

Szent István Egyetem, Állatorvos-tudományi Kar

Biológiai Intézet

**Viselkedési konzisztencia és egyedi minőségjelző tulajdonságok  
kapcsolata hím gyíkoknál (*Iberolacerta cyreni*)**

**Készítette:** Bertók Péter

**Témavezető:** Dr. Herczeg Gábor

ELTE TTK, Állatrendszertani és Ökológiai Tanszék

**Társtémavezető:** Horváth Gergely

ELTE TTK, Állatrendszertani és Ökológiai Tanszék

**Belső konzulens:** Dr. Kis János

SZIE ÁOTK, Biológiai Intézet, Ökológiai Tanszék

Budapest

2014

## Tartalom

1. Bevezetés .....	2
1.1 A viselkedési konzisztencia formái és a főbb fogalmak.....	2
1.2 A viselkedési konzisztencia evolúciós magyarázata .....	5
1.3 Célkitűzések .....	7
2. Anyag és módszer .....	8
2.1 A vizsgált faj .....	8
2.2 Állatok befogása és morfológiai változók lemérése .....	9
2.3 Viselkedési tesztek.....	10
2.3.1 Aktivitás .....	11
2.3.2 Kockázatvállalás.....	11
2.3.3 Agresszió.....	12
2.4 Adatfeldolgozás.....	12
2.4.1 A vizsgált változók .....	12
2.4.2 Statisztikai módszerek.....	13
3. Eredmények .....	15
3.1 Viselkedési konzisztencia.....	15
3.2 Összefüggések az egyedi minőségjelző tulajdonságokkal .....	16
4. Diskusszió.....	21
5. Összefoglalás.....	26
6. Summary.....	27
7. Köszönetnyilvánítás.....	28
8. Irodalomjegyzék.....	29
9. Függelékek .....	37

# 1. Bevezetés

## 1.1 A viselkedési konzisztencia formái és a főbb fogalmak

Az emberek viselkedésükben köztudottan eltérnek egymástól, személyiségük különböző, de vajon az állatoknál is akadnak különböző személyiségek? Valójában az állati személyiségek tanulmányozása a viselkedésökológia egyik leggyorsabban fejlődő területe (Gosling, 2001; Réale et al., 2007; Bell et al., 2009; Jandt et al., 2013). Mára már számos taxonnál tudományosan bizonyították az állati személyiségek jelenlétét a gerinctelenektől kezdve a főemlősökig (Gosling, 2001; Carter et al., 2012b; Jandt et al., 2013; Carere & Maestriperi, 2013).

Egy populációba tartozó, azonos körülmények között vizsgált 'hasznos' (azaz azonos nemű, korú, stb.) állatok viselkedésében fellépő egyedi különbségeket korábban ritkán tartották biológiai szempontból jelentősnek. A viselkedés extrém plaszticitását és az adott ökológiai kontextusban egy optimális viselkedési stratégiát feltételezve, a megfigyelt egyedi különbségeket mérési hibának vagy random zajnak, azaz egy adaptív, optimális átlag körül fellépő, nem adaptív varianciának tulajdonították (Gosling, 2001). Főleg az elmúlt évtizedben azonban számos tanulmányban kimutatták, hogy egy populáció egyedei standardizált körülmények között is viselkedésbeli eltéréseket mutatnak és ezek a különbségek nem csak statisztikailag, hanem biológiailag is szignifikánsak (Gosling, 2001; Sih et al. 2004; Bell & Sih, 2007; David et al., 2011; Carter et al., 2012a). A viselkedési konzisztencia, azaz az egyedek közti tartós viselkedési eltérések jelensége, az emberi személyiségek közti eltérésekre emlékeztet, így a jelenség leírására több, a humán pszichológiában is alkalmazott elnevezést vettek át, mint például állati személyiség, viselkedési szindróma, temperamentum (Gosling, 2001; Réale et al., 2007; Carere & Maestriperi, 2013). Mivel a viselkedési konzisztenciával foglalkozó tudományterület még viszonylag fiatal, ezért sok a módszertani nehézség és bizonytalanság, véleménybeli különbségek fordulnak elő a különböző tanulmányokban még a definíciókkal összefüggésben is (Carter et al., 2012a). A személyiségkutatásban gyakran használt fogalmak szakdolgozatom szerinti értelmezését az alábbiakban fejtem ki.

Az állati perszonalitás vagy személyiség (*animal personality*) egy populáció egyedei között, egy viselkedésen belül megjelenő konzisztens különbségeket jelenti, amelyek időben tartósan

megmaradnak (Dall et al., 2004). Ahhoz, hogy egy populációról elmondhassuk, hogy az egyedei egy bizonyos viselkedés tekintetében állati személyiséggel rendelkeznek, a viselkedésnek statisztikailag repetábilisnak, vagyis ismételhetőnek kell lennie (Réale et al., 2007; Bell et al. 2009; Stamps et al., 2012).

Az egy viselkedésen belül megjelenő konzisztenciát jelölő állati személyiség fogalmával szemben a viselkedési szindróma (*behavioural syndrome*) funkcionálisan eltérő viselkedések (pl.: agresszivitás és kockázatvállalás) közti konzisztenciát – vagyis időben stabil korrelációt – jelent (Sih et al., 2004a; Sih et al., 2004b; Bell, 2007). A korreláció felléphet egy viselkedési jelleg különböző kontextusokban történő megnyilvánulásai között is (pl.: agresszivitás kompetítorokkal és utódokkal szemben). A viselkedési szindróma meglétéhez szükséges, hogy a vizsgált viselkedések tekintetében az egyedek között konzisztens különbségek legyenek, azaz a viselkedési szindróma nem értelmezhető az állati személyiségek megléte nélkül (Garamszegi et al., 2012).

Az előbbiekkal szemben, a temperamentum (*temperament*) fogalma alatt egy hipotetikus egyedi jellemzőt értünk, amely a különböző kontextusokban különböző viselkedésekként fejeződik ki. Például az agresszivitást tekinthetjük a temperamentum kifejeződésének egy intraszpecifikus versenyhelyzetben, a kockázatvállalást pedig tekinthetjük a temperamentum kifejeződésének predációs veszély mellett (Herczeg & Garamszegi, 2012; Jandt et al., 2013).

Fontos továbbá a viselkedési típus (*behavioural type*) fogalmát megemlíteni, amely a viselkedések egyedi konfigurációját jelenti. Míg állati személyiségnél egyedi átlagokat, addig viselkedési szindrómáknál komplex mérőszámokat is használhatunk, például viselkedési főkomponenseket (Herczeg et al., 2009; Herczeg & Garamszegi, 2012; David et al., 2011).

Egy egyed személyiségének jellemzésénél általában csak a viselkedési típust alkalmazzák, azonban újabb tanulmányok szerint ez nem elegendő az egyed viselkedésének leírásához (Stamps et al., 2012; Herczeg & Garamszegi, 2012), mivel az egyeden belüli viselkedési változatosság (*within-individual variation*) is a személyiség egy fontos komponense. Az egyeden belüli változatosság mértéke egyedek között eltér, és időben tartósan megmarad (Stamps et al., 2012). Habár a viselkedési típus és az egyeden belüli változatosság egy egyed potenciálisan független jellemzői, előfordulhat több komplex viselkedési stratégia, ahol ez a két komponens összefügghet egymással (Stamps et al., 2012; Horváth et al., elbírálás alatt).

A személyiségjegy (*personality trait*), mint fogalom a pszichológiában is használatos a személyiség leírására. A viselkedésökológiában a személyiségjegyek az egyedek viselkedési

repertoárjának főbb aspektusait jelölik. A személyiség-kutatás során használt öt fő személyiségjegyet (*Big Five*) a következő: aktivitás, exploráció, kockázatvállalás, agresszivitás és szociabilitás (Réale et al., 2007; Edwards et al., 2013; Garamszegi et al., 2013). Ezeket az alábbiak szerint definiálhatjuk:

- Aktivitás: az egyed viszonylag stresszmentes, ismerős környezetben mutatott mozgási aktivitása
- Exploráció: egy idegen szituációra, ismeretlen stimulusra adott válasz
- Kockázatvállalás: az egyed válasza egy kockázatos helyzetre
- Agresszió: a fajtársakkal szemben tanúsított ellenségesség mértéke
- Szociabilitás: az egyedek agressziómentes hajlama fajtársak keresésére/elkerülésére

Bár a legtöbbször ezt az öt személyiségjegyet használják fel állati személyiségek megállapításánál, de ezek mellett egyéb, közvetlenül az egyik személyiségjegyhez sem tartozó viselkedéseknél is vizsgálhatunk személyiséget (Herczeg et al., 2013). Fontos azonban a vizsgált viselkedések funkcionális elkülönítése. A jó elkülönítés segíthet elkerülni a hamis viselkedési szindrómák megállapítását (Herczeg & Garamszegi, 2012), amelyek látszólag különböző viselkedések korrelációján alapulnak, de valójában a korreláló változók ugyanazt a viselkedést mérik (pl.: a vetélytárs felé mutatott fenyegető jelzések száma és az aktuális támadások száma) és így a korreláció evidens. Ellentétes probléma, ha egy viselkedési teszt valójában nem egy, hanem több viselkedést mér egyszerre, megnehezítve az értelmes interpretációt (Carter et al., 2012a; Edwards et al., 2013). Előfordulhat az is, hogy ugyanannak a változónak eltérő kontextusokban való rögzítésével más-más viselkedést mérünk (Carter et al., 2012b).

A vizsgált viselkedések és mérőszámaik megfelelő kiválasztása esetén is problémát okozhatnak a mérések alatti közvetlen környezeti hatások és az azokra adott egyedi válaszok. Mivel a kísérleti körülmények a vizsgált állatok számára általában idegenek, ezért ha nem akarjuk, hogy a vizsgálatba beleszóljon az idegen környezetre adott válasz, akklimatizációs időt kell biztosítanunk az állatok számára, hogy hozzászokjanak új környezetükhöz (Biro, 2012; Garamszegi et al., 2013). Mindezek mellett az állatok habituációja is fontos tényező sokszor ismételt viselkedési kísérleteknél, az általa okozott torzítást az ismétlések közt eltelt idő növelésével lehet csökkenteni (Edwards et al., 2013). Összességében fontos tehát a mérendő

viselkedések és az aktuális változók megfelelő kiválasztása, a mérendő viselkedés kontextusának figyelembevétele, a kísérleti elrendezés pontos megtervezése és a háttérváltozók kiszűrése (Gosling, 2001; Carter et al., 2012a).

## **1.2 A viselkedési konzisztencia evolúciós magyarázata**

A viselkedési konzisztencia kialakulásában szerepet játszó evolúciós és egyedfejlődési mechanizmusok még ma sem teljesen ismertek. Az viselkedési konzisztencia jelensége azért érdekes, mert eredményeképpen az állatok viselkedése egyes szituációkban látszólag előnytelen, hiszen a konzisztens viselkedés az egyedek viselkedésbeli plaszticitásának csökkenését, azaz az egyedi viselkedési repertoár populációs repertoárhoz mért beszűkülését vonja maga után. Például az állati személyiség oldaláról közelítve azt láthatjuk, hogy egy kockázatvállaló egyed egyértelműen kockázatos szituációban (például ragadozó jelenlétében) is előmerészkedik táplálékért, felesleges kockázatot vállalva. A viselkedési szindrómák léte még nehezebben magyarázható, mivel a különböző viselkedések között fennálló korreláció miatt, ha az egyik viselkedés (pl. aktivitás) megváltozik, az a másik viselkedés (pl. agresszió) változását is magával vonja, a csatoltan megjelenő viselkedésbeli változás pedig könnyen lehet hátrányos adott környezetben (Bell, 2007; Bell & Sih, 2007). Problémás lehet még egy viselkedés eltérő ökológiai kontextusok közötti korrelációja is: egy konzisztensen agresszív egyed nem csak a riválisaival szemben, de akár a saját párjával és utódaival szemben is agresszívan léphet fel (Biro et al., 2004; Stamps, 2007). Az itt felsorolt példák alapján a viselkedési konzisztencia maladaptívnek tűnhet, ezért a jelenség evolúciós magyarázatot igényel.

A viselkedési konzisztencia létét két fő hipotézissel magyarázzák, ezek a kényszer és az adaptív hipotézisek. Az első megközelítés szerint a viselkedési konzisztencia jelenségéért proximális mechanizmusok a felelősek. Ez lehet az egyed valamilyen fiziológiai jellemzője pl.: valamilyen hormonális hatás, esetleg egy gén által okozott pleiotrópikus hatás (Biro et al., 2004; Øverli et al., 2007). Ebből szemszögből a viselkedési konzisztencia egy adaptív evolúciót korlátozó tényező (Sih et al., 2004a; Herczeg & Garamszegi et al., 2012).

A második megközelítés szerint viszont a magának a viselkedési konzisztenciának a megléte adaptív. Ez utóbbi esetben a konzisztens egyedi különbségek fennmaradását több potenciális mechanizmus is magyarázhatja. Talán a legáltalánosabb magyarázat a környezeti tényezők tér,- és

időbeli változatosságán alapuló fluktuáló szelekció, ami a populációban a viselkedési polifenizmus fennmaradását okozhatja (Dingemanse et al., 2004; Stamps, 2007). Egy alternatív magyarázat lehet a frekvencia-függő szelekció ahol a különböző viselkedési típusok előnyösége a populációban található viselkedési típusok relatív gyakoriságától függ (lásd, héja-galamb játékelméleti modell (Maynard Smith, 1982)). Itt mindig a kisebb relatív gyakorisággal előforduló viselkedési típus az előnyösebb, így a az egyedek közti eltérések stabilan fennmaradhatnak a populációban (Dall et al. 2004). Az egyedek viselkedésével kapcsolatban álló, különböző életmenet stratégiákon alapuló csereviszonyok (*tradeoff*) is magyarázatot adhatnak a viselkedési konzisztencia jelenlétére. Például egy növekedés-mortalitás csereviszonyt feltételezve, ha az egyedek aktivitása vagy kockázatvállalása összefügg a bevitt táplálék mennyiségével, akkor a konzisztensen aktívabb vagy kockázatvállalóbb egyedek több időt töltenek táplálkozással, intenzívebben növekednek, de ezzel a ragadozók támadásának is jobban ki vannak téve (Biro et al., 2004; Stamps, 2007; Biro & Stamps, 2008). Az viselkedés életmenet-stratégiákba való integrációjának legújabb elmélete az „Élet-sebesség szindróma” (*Pace-of-Life Syndrome*) ahol a különböző (gyors / lassú) életmenet stratégiákhoz a megfelelő viselkedési stratégia párosul (Réale et al., 2010; Niemela et al., 2012, 2013).

A fenti elméletek tesztelése még gyerekcipőben jár. Egy fontos lépés a viselkedési konzisztencia és az egyedek rátermettsége (fitness) közti kapcsolatok feltárása. Ennek vizsgálata azonban nehézségekbe ütközik, mivel a valós rátermettség becslése a természetben csak ritkán kivitelezhető. Egy lehetséges megközelítés a viselkedési konzisztencia és egyedi minőséget potenciáisan jelző bélyegek összefüggését vizsgálni, hiszen így következtetni lehet az egyedek rátermettségének és viselkedésének a kapcsolatára (Biro et al., 2004; Stamps, 2007; David et al., 2011; Le Galliard et al., 2004, 2013).

Érdekes módon a viselkedési konzisztencia vizsgálatánál a konzisztencia statisztikai bizonyítása után a kutatók csak az egyedi viselkedési típusokra koncentrálnak, az egyeden belüli viselkedési változatosság teljes negligálása mellett. Pedig az, hogy az egyedek milyen mértékű precizitással fejezik ki viselkedési típusukat, szintén összefüggésben állhat rátermettségükkel, és az egyedi változatosság evolúciója akár a viselkedési típustól függetlenül is fontos lehet a viselkedési konzisztencia kialakulásában (Herczeg & Garamszegi, 2012; Stamps et al., 2012).

### 1.3 Célkitűzések

Szakedolgozatomban a viselkedési konzisztencia és az egyedi minőséget feltehetőleg jól indikáló tulajdonságok kapcsolatát vizsgálom, az *Iberolacerta cyreni* magashegyi nyakörvösgyíknál. Modellfajunk biológiája régóta intenzíven kutatott (pl.: Amo et al., 2004; López et al., 2004, 2006; Martín & López, 2006), ezért sok egyedi tulajdonság információtartalmáról jó elképzelésünk van. Azért is érdemes volt egy gyíkfajt vizsgálni, mert a hüllők egy meglehetősen alulreprezentált csoport a személyiség-vizsgálatokban (Smith & Blumstein, 2008; Garamszegi et al., 2012). Pedig a hüllőknél számos példa akad intraspecifikus vizuális és kémiai jelzésekre, amelyek összefüggésben állnak az egyedek rátermettségével (Bajer et al., 2010; Molnár et al., 2012, López et al., 2004; Martín & López, 2006), így értékes adatokat szolgáltathatnak a viselkedési konzisztencia evolúciójáról és a kialakulása során szerepet játszó szelekciós folyamatokról.

Dolgozatomban céлом volt annak megállapítása, hogy

- Kimutatható-e állati személyiség és viselkedési szindróma a faj vizsgált populációjánál, aktivitás, kockázatvállalás és agresszivitás tekintetében?
- Található-e összefüggés az egyedek viselkedési típusa és egyeden belüli változatosságuk között?
- Van-e kapcsolat a viselkedési típusok és egyeden belüli viselkedési változatosság, valamint az egyedi minőséget potenciálisan jelző tulajdonságok (pl.: testméret, kondíció, színezet) között?

Mivel sok más taxonnál ismert az állati személyiség és viselkedési szindróma megléte (Smith & Blumstein, 2008; Garamszegi et al., 2012, 2013), itt is szignifikáns viselkedési konzisztenciát vártunk. A viselkedési típus – viselkedési változatosság összefüggéséről eddig még minimális mennyiségű információ érhető el (Stamps et al. [2012] publikált egy gyenge korrelációt). Mi egy pozitív összefüggést feltételeztünk, ahol a „bátrabb” viselkedési típusokat (magasabb aktivitás, kockázatvállalás, agresszió) az egyedek magasabb konzisztenciával fejezik ki, hogy a vállalt költségekért cserében remélt előnyöken biztosan realizálni tudják. Végezetül, azt vártuk, hogy a



jobb minőségű hím gyíkok (pl.: nagyobb, színesebb) bátrabb viselkedést mutatnak, mint a gyengébb minőségű fajtársaik.

## 2. Anyag és módszer

### 2.1 A vizsgált faj

Az *Iberolacerta cyreni* Müller & Helmich, 1937 (Függelékek, 1.Kép), angolul *Carpetan rock lizard*, a Lacertidae családba tartozó faj, korábban a *Lacerta monticola* Boulenger, 1905 (ma *Iberolacerta monticola* Boulenger, 1905) alfajának tekintették (Cabido et al., 2009). Ez a faj Spanyolország középső részén őshonos, a Madridtól északra elterülő hegységben (Sierra de Bejar, Sierra de Gredos, La Serrota, Sierra del Guadarrama), 1700 és 2500 méter közötti tengerszint feletti magasságon fordul elő (Salvador et al., 2008)

Kedvelt élőhelyei a mérsékelt, hűvös, bozótos, sziklás területek, általában az erdők szélén. Kis méretűek, a hosszuk farokkal együtt kb. 20-22 cm, a fark hossza akár a testhossz kétszerese is lehet. A nőtények színe barna, a hímek barnásak vagy türkiz árnyalatúak. A hátukon fekete mintázat figyelhető meg, amely az oldalukon sűrűbbé válik, a hasuk egyszínű, világos. Az ivarérett hímek oldalán egy kék pontsor is található. A fiatalok barnás-szürkék élénk kékeszöld farokkal. A fő táplálékuk rovarok és egyéb ízeltlábúak (Amo et al. 2004).

Áprilistól októberig aktívak, a párzási időszak május második felében van. Évente egyszer raknak tojást. A hímek territóriummal rendelkeznek, amelyek gyakran átfednek egymással, így a nőtényekért versengő hímek között gyakran fordulnak elő agresszív összecsapások (Salvador et al., 2008). A harcok kimenetelében és a dominancia sorrend kialakításában a testméret és kondíció mellett a nagyobb fejméretből adódó harapási erőnek van döntő szerepe (López et al., 2004).

A Lacertidae család több tagjához hasonlóan ez a faj is rendelkezik femorális mirigyekkel, amelyek váladéka fontos szerepet tölt be az intraspecifikus kommunikációban. A szekrénum kémiai összetétele megbízható információt szolgáltat az egyedek minőségéről és a hímek közti dominancia sorrendről hímeknek és nőtényeknek egyaránt (López et al., 2006). A nőtények képesek érzékelni a hímek pórusaiból származó szekrénum D-provitamin (*cholesta-5,7-dien-3-ol*) mennyiségét, vonzóbbnak találják a provitamint nagyobb mennyiségben tartalmazó szekrénumot

(Martín & López, 2006). A nőstények szintén preferálják a több femorális pórussal, illetve alacsonyabb pórusszám-aszimmetriával rendelkező hímek által termelt váladékot (Martín & López, 2000; López et al., 2006; Martín & López, 2006).

Több Lacertidae családba tartozó gyíkfaj hímje párzási időszakban élénk színezetet mutat, amely szintén egyedi minőséget tükrözhet. Ilyen minőségjelző színezet például a zöld gyíkok (*Lacerta viridis*) hímjeinek torokfoltja és annak UV komponense (Bajer et al., 2010; Molnár et al., 2012), vagy az *I. cyreni* esetében a hímek oldalán megfigyelhető kék pontsorban lévő pontok száma, amely a hímek méretéről, koráról és kondíciójáról hordoz információt (López et al., 2004). Ennek a vizuális jelzésnek főleg a hím-hím interakciókban van szerepe, mivel a pontsor már távolról jelzi a rivális hím minőségét, és ezzel elkerülhetők a felesleges összecsapások (López et al., 2004).

## 2.2 Állatok befogása és morfológiai változók lemérése

A vizsgálatainkhoz felhasznált *I. cyreni* egyedeket 2013.jún.1.-én és 2.-án fogtuk be Spanyolországban, a Puerto de Navacerrada nevű területen (Sierra de Guadarrama, Madrid tartomány), a gyíkok párzási időszaka alatt. A befogás helyszíne tengerszint felett kb. 1900 méteres magasságban található, sziklás, kavicsos és bozótosokkal sűrűn borított élőhelyen. Csak ép, vagy teljesen regenerálódott farkkal rendelkező, adult hím egyedeket fogtunk be. Az adult hímeket színezetük alapján könnyen meg lehet különböztetni a fiatal hímektől és a nőstényektől. Az állatok befogásához "hurkolás"-t alkalmaztunk, ez nem más, mint egy egyszerű, hosszú rúd végére rögzített damil csúszóhurok, amely a gyíkok nyak köré hurkolva ráfeszül az állatokra és később könnyen kioldható. Ez a módszer állatokra semmilyen káros hatással nincs, a befogás során egyetlen gyík sem sérült meg. Összesen 54 egyedet fogtunk be.

A befogott egyedeket a befogás helyszínétől 5 kilométerre lévő „El Ventorillo” kutatóállomásra szállítottuk. Az 54 egyedből véletlenszerűen 36-ot választottunk ki, ezeken az egyedeken végeztük el a viselkedési kísérleteket és ezeknek az adataival dolgoztunk. A maradék 18-at az agresszivitás vizsgálatokban használtuk fel, mint agressziót kiváltani hivatott egyedeket. A kiválasztott 36 egyed színezeti és morfológiai tulajdonságait a befogás utáni napon mértük le.

A lemért morfológiai bélyegek a következők voltak: orrcsúcs-kloáka távolság (*snout-vent-length*, SVL), fejhossz (HL), fejszélesség (HW), fejmagasság (HH), állkapocs szélesség (JW),

valamint a jobb comb, bal comb, jobb lábszár és bal lábszár hossza. Minden hosszúsági adatot milliméterben, két tizedesjegy pontossággal mértünk digitális tolómérővel. Az állatok testtömegét háromszor mértük le: a befogás után közvetlenül, a viselkedési kísérletek megkezdése előtt és a viselkedési kísérletek befejezése után. Ez azért volt szükséges, hogy nyomon tudjuk követni az állatok testtömeg változásait, és ez alapján következtessünk az állatokat a kísérletek alatt ért stresszhatás mértékére. Stresszhatásra utaló jelentős testsúly változást nem tapasztaltunk. A statisztikai analízisekbe a természetes állapotot legjobban leíró, befogás után közvetlenül lemert testtömeget használtuk (előzetes analíziseink szerint a másodszor és harmadszor mért testtömeg nem függött össze a viselkedési változóinkkal). Vizsgáltuk az egyedek ektoparazitáltságát is, azonban egyetlen egyedben sem találtunk külső élősködőket. Továbbá az állatok jobb és bal oldalán található kék oldalfoltokat (ocellusok) és az állatok combjain lévő femorális pórusokat megszámláltuk. Egyedenként négy testtájon mértünk reflektanciát hordozható spektrofotométer segítségével (Ocean Optics 2000, Ocean Optics Inc.): a háton, a torkon, a fejtetőn és az oldalfoltokon. Mind a négy testtáj esetében háromszor mértünk.

Ezután az állatokat szabad ég alatt helyeztük el, egyenként, átlátszatlan, szürke műanyag dobozokban (56,5 cm × 36,5 cm × 31,4 cm; hosszúság, szélesség, magasság) (Függelék, 2.Kép). Aljzatnak kókuszrostot alkalmaztunk és minden egyed számára biztosítottunk egy üreges tégladarabot búvóhely céljára, melyet reggelente eltávolítottunk, esténként pedig visszahelyeztünk. A kísérletek között dróthálóval borítottuk a dobozokat, hogy megvédjük az állatokat a potenciális ragadozóktól. A dobozok hat blokkban (hat doboz blokkonként) voltak elrendezve, olyan helyzetben, hogy a fény-árnyék arány minden dobozban hasonló legyen. Az állatokat tíz napig hagytuk akklimatizálódni a viselkedési tesztek megkezdése előtt. Az akklimatizációs időszak és a kísérletek ideje alatt vizet és táplálékot (házi tücsök, *Acheta domestica*; csótány, *Blatta lateralis*) *ad libitum* biztosítottunk az állatok számára délutánonként (még bőven a napi aktivitási időszakban), a megfigyelési időszak után. Az el nem fogyasztott táplálékot reggelente eltávolítottuk.

### **2.3 Viselkedési tesztek**

A viselkedési tesztek június 12. és június 25. között végeztük el egymás utáni napokon (Június 18.-án és 19.-én az esős idő miatt szüneteltettük a megfigyeléseket). Az aktivitás és

kockázatvállalás tesztek egy napon hajtottuk végre („A” nap), az agresszivitás tesztek külön („B” nap). Az „A” és „B” napok felváltva követték egymást, így az azonos kísérletek közt eltelt két nap a habituáció esélyét csökkentette (Edwards et al., 2013). A kísérletekről a dobozok fölé erősített webkamerákkal (LifeCam HD-3000, Microsoft) vagy digitális videokamerákkal (Panasonic HC-V100) készítettünk felvételeket. Minden kamera egy blokk eseményeit rögzítette. Végül 24 egyed viselkedési adatait tudtuk analizálni (közvetlenül a viselkedési tesztek előtt logisztikai problémáknak köszönhetően 12 egyed megszökött).

### **2.3.1 Aktivitás**

Az aktivitás tesztek a gyíkok saját dobozaiban, délelőttönként (11:15-12:15 óra) zajlottak. A gyíkok megszokott, stresszmentes környezetben leadott mozgásmintázatát rögzítettük. Aktivitási változóként a teljes megtett utat használtuk. A kísérletből öt ismétlést hajtottunk végre.

### **2.3.2 Kockázatvállalás**

A kockázatvállalásos kísérletek a gyíkok előmerészkedési latenciáját mérték egy potenciálisan kockázatos, idegen környezetben. A tesztek az aktivitás kísérletek után zajlottak le, az eredeti dobozoktól eltérő méretű (36,5 cm × 22,4 cm × 25 cm; hosszúság, szélesség, magasság) és színű fekete műanyag dobozokban (N = 11). A kísérleteket kora délután (12:30-14:00 óra) hajtottuk végre, naponta három körben. A gyíkok véletlenszerűen kerültek sorra és az elhelyezésük is véletlenszerű volt. A gyíkokat először egy kisebb, teljesen zárt, kézzel nyitható ajtóval rendelkező, átlátszatlan dobozba (búvóhely; 11,2 cm × 7,3 cm × 5,4 cm; hosszúság, szélesség, magasság) helyeztük. Ezután a lezárt búvóhelyeket egyenként helyeztük a teszt dobozokba. A kísérleti elrendezés a 3.Képen látható (Függelékek). Itt 5 perc akklimatizációs időt hagytunk az állatoknak mielőtt kinyitottuk volna a búvóhelyek ajtaját. Az dobozok fölé rögzített videokamerák 10 perces felvételeket készítettek az állatokról. A tesztelésre használt búvóhelyeket és teszt dobozokat minden kísérlet után elmostuk, hogy az esetlegesen hátrahagyott olfaktorikus ingerek ne befolyásolják a soron következő állat viselkedését. A felvételek elemzése során, az ajtók eltávolításától a gyíkok búvóhelyekről való előmerészkedéséig (orrhegytől a kloáka tájáig történő kibújás) eltelt időt mértük le. Az időt másodpercben mértük. A kísérletet hatszor ismételtük meg.

### **2.3.3 Agresszió**

Agresszivitás tesztek során, a rezidens hímek egy „betolakodó” hímre adott agresszív válaszát mértük. A tesztek a „B” napokon 11:15-től zajlottak. A vizsgált egyedek lakódobozába behelyeztünk egy átlátszó dobozba (13 cm × 10,8 cm × 5,6 cm; hosszúság, szélesség, magasság) zárt másik hím egyedét, a kísérletek előtt kiválasztott 18 gyík közül. A doboz kémiai ingerek számára átjárható volt. A „betolakodó” hímek alacsony száma miatt választottuk ezt a módszert, hogy csökkentjük a „betolakodókra” kifejtett stressz mértékét. A lakódoboz átellenes végébe egy ugyanolyan, de üres doboz került, ezzel korrigálva a doboz, mint idegen tárgy hatását. Egyszerre hat rezidens egyed volt tesztelve, blokkonként egy, random sorrendben. A „betolakodó” hímekkel való párosítás is véletlenszerű volt. A tesztből öt ismétlést hajtottunk végre. A kísérlet az üres, átlátszó dobozok lakódobozba való helyezésével vette kezdetét. Ezután helyeztük be a „betolakodó” egyedét, majd a dobozok fölé rögzített webkamerák 15 perces felvételeket készítettek a rezidens hímek reakcióiról. A felvételek elemzése során, egyértelmű agresszív válaszreakciók a rezidens hímek részéről nem voltak megfigyelhetők, így az agresszivitás tesztekben nyert adatokat statisztikailag már nem elemeztük.

## **2.4 Adatfeldolgozás**

### **2.4.1 A vizsgált változók**

Az állatok viselkedésének elemzéséhez 24 egyed adatai álltak rendelkezésünkre. Az aktivitás felvételek elemzése a következők szerint zajlott: minden egy órás felvételtől 3 ×10 percet elemeztünk (1-10. perc, 25-35. perc, 50-60. perc) a MATLAB (MathWorks Inc., Naticks, Massachusetts, USA) programmal, mely megadta az egyedek mozgásának koordinátáit és a dobozok sarkait jelző referenciapontokat. Ezekből kiszámítható volt az egyedek által milliméterben megtett távolság (a három 10 perces felvétel eredményének összege).

A kockázatvállalás leírásához a másodpercben vett előbújási-látencia időt használtuk. Azok az egyedek, amelyek a tesztek során 10 perc alatt sem jöttek elő, maximális 600-as értéket kaptak. A statisztikai vizsgálatok során azoknak az egyedeknek az adatait, amelyek a kísérletek alatt egynél többször nem jöttek elő, nem használtuk fel, mert előzetes elemzéseink alapján úgy találtuk,

megtartásuk „mesterséges viselkedési konzisztencia” megjelenését okozza. Ezért 18 egyed kockázatvállalási adatait használtuk.

#### 2.4.2 Statisztikai módszerek

Az aktivitási és kockázatvállalási „személyiségek” kimutatásához repetabilitást becsültünk, általános lineáris modelleket (GLM) alkalmazásával (Nakagawa & Schielzeth, 2010). Az egyedek viselkedési típusát az egyedek viselkedési átlagaival (miután a viselkedések repetábilisnek bizonyultak, lásd Eredmények), a viselkedés egyeden belüli változatosságát pedig az ismételt mérések szórásával jellemeztük. Viselkedési szindróma jelenlétét az aktivitási és kockázatvállalási viselkedési típusok között Spearman-féle rangkorrelációs koefficiens alapján teszteltük. A viselkedési típusok és a hozzájuk tartozó változatosság összefüggéseit szintén rangkorrelációkkal teszteltük.

A viselkedési változók és egyedi minőséget leíró morfológiai karakterek és szexuális szignálok közti kapcsolat teszteléséhez GLM-eket futtattunk. Mindkét viselkedés esetében teszteltük a viselkedési típus és egyeden belüli viselkedési változatosság egyedi minőséggel való kapcsolatát is. Mivel viselkedési szindrómára utaló korrelációt találtunk (lásd, Eredmények) analizáltuk a komplex viselkedési típust és a szindrómától való egyedi eltérés mértékét (viselkedések közötti egyedi változatosság) is (Herczeg & Garamszegi, 2012). A komplex viselkedési típust az aktivitási és kockázatvállalási viselkedési típusokon futtatott főkomponens analízis (PCA) főkomponensével (magyarázott variancia aránya = 76%; faktorsúlyok > 0,87) írtuk le (Herczeg et al., 2009; David et al., 2011). A viselkedések közötti egyedi változatosságot az aktivitási és kockázatvállalási viselkedési típusok egyedi rangjainak abszolút különbségével jellemeztük (*syndrome deviation*, SYD, Herczeg & Garamszegi, 2012). A SYD megmutatja, hogy az egyes egyedek mennyire esnek távol a viselkedési szindróma által prediktált hipotetikus tökéletes rangkorrelációtól, információt adva az egyedek hozzájárulásáról a korrelációhoz (Herczeg & Garamszegi, 2012). A komplex viselkedési típus és a SYD kapcsolatát rangkorrelációval teszteltük.

Morfológiai változóink az alábbiak voltak: SVL, relatív testtömeg (kondíció), relatív fejméret, relatív combhossz, relatív lábszárhossz, teljes pórusszám, teljes oldalfoltszám, a teljes intenzitás, relatív UV színintenzitás. A fejméretet a négy fejméret változóra (HH, HL, HW, JW) futtatott PCA első főkomponensével (magyarázott variancia aránya = 66%; faktorsúlyok > 0,67)

jellemeztük. A „relatív” változók (testtömeg, fejméret, comb- és lábszárhossz) az adott változó és az SVL regressziójából származó reziduálisok voltak. A nyers változók GLM modellekbe való bevitele helyett a reziduálisokon alapuló megközelítést választottuk a multikolinearitás elkerülése érdekében (Molnár et al., 2012, 2013).

A színváltozók feldolgozása során a spektrofotométer által 300-700 nm-es tartományban mért reflektancia értékeket 5 nm-enként átlagoltuk, majd ezután átlagoltuk a testtájankénti három mérést is. Az így kapott értékekre testtájanként PCA-t futtattunk, a lehetséges tengelyek közül az egynél nagyobb sajátértékkel rendelkezőket tartottuk meg (Függelék, 1. Táblázat). A torok és fejtető esetében két-két, a hát és az oldalfoltok esetében egy-egy főkomponenst kaptunk. Az első főkomponens mindig erősen és pozitívan függött össze az eredeti változókkal, tehát a teljes akromatikus intenzitást (*total brightness*; innenől „teljes intenzitás”) írta le, a második főkomponens pedig az ember által látható tartomány alatti hullámhosszakat reprezentáló változókkal függött össze erősen és pozitívan, tehát az ultraibolya (UV) színintenzitást írta le (Függelék, 1. Táblázat). Mivel Pearson-korrelációk alapján (Függelék, 2. Táblázat) a hat színváltozónk között számos összefüggést találtunk, ezért egy újabb PCA-t futtatunk a hat színváltozóra. A PCA két egynél nagyobb sajátértékkel rendelkező főkomponenst adott. Az első főkomponens a „közös” teljes intenzitás (magyarázott variancia aránya = 61,2%; faktorsúlyok > 0,4) a második pedig a „közös” UV színintenzitást írta le (magyarázott variancia aránya = 27,1%; faktorsúlyok > -0,71).

A kiinduló GLM-ek az összes magyarázó változót tartalmzták interakciók nélkül. Modellszelekciós eljárásunkhoz egyenkénti kihagyás (*backward stepwise*) módszerét alkalmaztunk a  $P < 0,05$  kritérium alapján, csökkenő sorrendben távolítva el a nem szignifikáns változókat. Mivel a GLM-ek nem tekinthetők függetlennek, a végső modellek hatásait *false discovery rate* (FDR) korrekcióval vettük figyelembe (Benjamini & Hochberg, 1995), mivel a többi Bonferroni-jellegű korrekciós módszerrel szemben ezt ajánlja a szakirodalom (Moran, 2003; García, 2004; Nakagawa, 2004).

A statisztikai vizsgálatokat IBM SPSS Statistics 18 programmal (PASW Statistics 18, SPSS Inc., Chicago) végeztük.

### 3. Eredmények

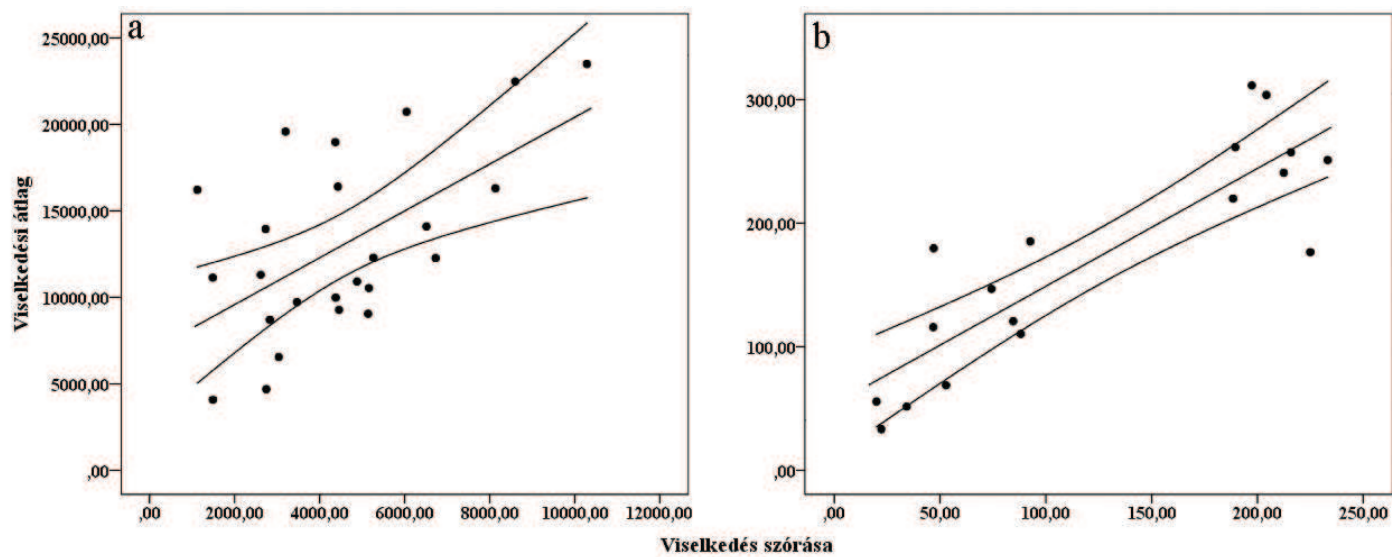
#### 3.1 Viselkedési konzisztencia

Az eredményeink alapján a vizsgált viselkedések mindegyike repetábilisnak bizonyult (aktivitás:  $R$  [repetabilitás] = 0,47;  $SE$  [standard hiba]= 0,1;  $F_{1,23} = 5,47$ ;  $P < 0,001$ ; kockázatvállalás:  $R = 0,17$ ;  $SE = 0,1$ ;  $F_{1,17} = 2,19$ ;  $P < 0,009$ ), tehát az állati személyiség mindkét viselkedés esetében kimutatható.

Az aktivitás és kockázatvállalás erős korrelációt mutatott ( $r_s = -0,513$ ;  $P = 0,03$ ;  $CI$  [95%-os konfidencia intervallum] = -0,6 – -0,78). A kapott korreláció számszerűen negatív volt, de mivel a bátrabb egyedeket alacsonyabb latencia érték jellemzi, az aktívabbakat pedig nagyobb megtett távolság, ezért biológiailag pozitív korrelációról beszélhetünk: az aktívabb egyedek egyúttal nagyobb kockázatot is vállaltak. Tehát a vizsgált populáció esetében aktivitás-kockázatvállalás szindróma figyelhető meg.

A viselkedési típus és az egyedi viselkedési változatosság pozitívan korrelált mind az aktivitás ( $r_s = 0,46$ ;  $P = 0,02$ ;  $CI = 0,04 - 0,74$ ; 1a. ábra), mind a kockázatvállalás ( $r_s = 0,8$ ;  $P < 0,001$ ;  $CI = 0,47 - 0,94$ ; 1b. ábra) esetében. Mivel a bátrabb egyedeket alacsonyabb latencia érték jellemzi, kockázatvállalás esetében a kockázatvállalóbb egyedeket kisebb szórás, míg aktivitás esetében az aktívabb egyedeket nagyobb szórás jellemzi. A komplex viselkedési típus és a SYD nem korreláltak ( $r_s = 0,09$ ;  $P = 0,73$ ;  $CI = -0,56 - 0,65$ ).

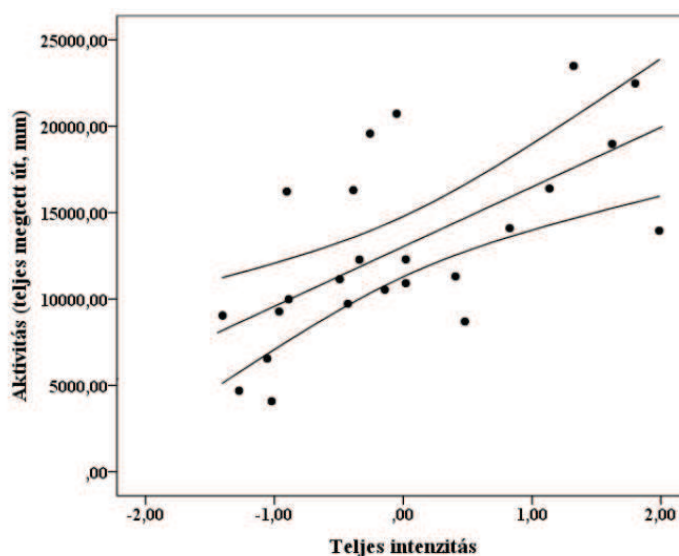




**1. ábra.** A viselkedési típus (átlag) és egyedi viselkedési változatosság (szórás) kapcsolata a) aktivitásnál és b) kockázatvállalásnál. Az aktivitást a megfigyelés alatti összes megtett úttal (mm), a kockázatvállalást pedig a búvóhely elhagyásának látenciájával (másodperc) jellemeztük.

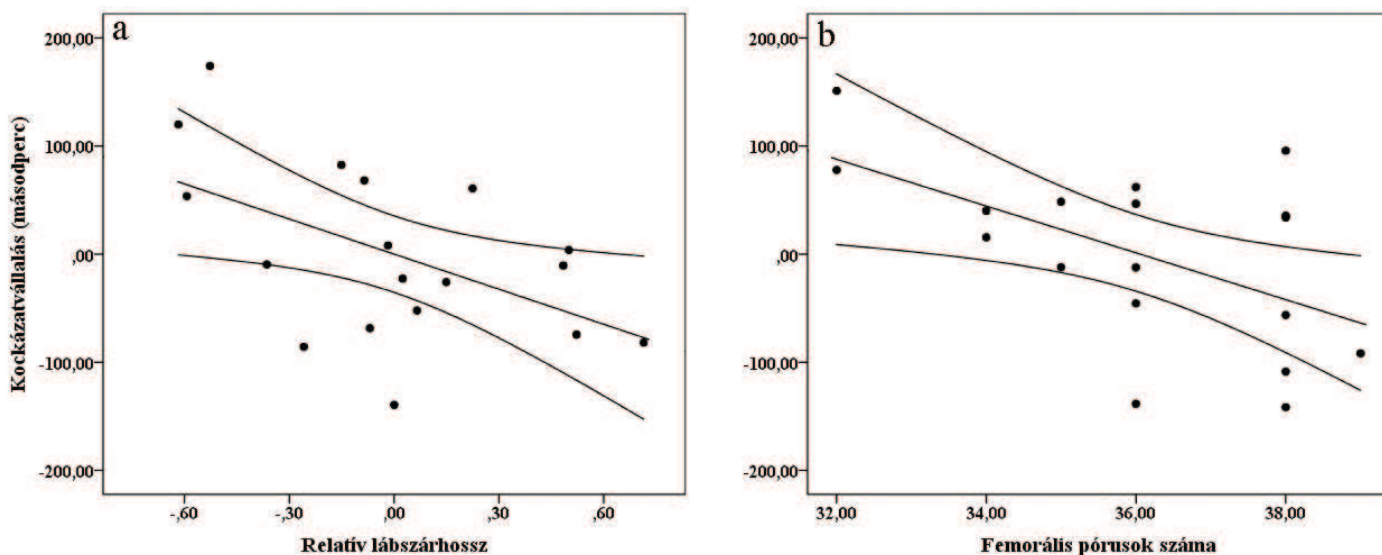
### 3.2 Összefüggések az egyedi minőségjelző tulajdonságokkal

A viselkedési típusok tekintetében számos szignifikáns összefüggést találtunk. Az aktívabb hímek nagyobb teljes intenzitással bírtak, mint a kevesebbet mozgó fajtársaik ( $F_{1,22} = 16,11$ ;  $P = 0,001$ ;  $\eta^2$  [hatásnagyság, *partial eta squared*] = 0,4; 2. ábra).



**2. ábra.** Az aktivitás és a teljes intenzitás kapcsolata. A teljes intenzitást a négy különböző testtájon mért reflektanciából képzett változóval (részletek a módszertani leírásban) jellemeztük.

A kockázatvállalóbb hímeknek relatíve hosszabb lábszáruk ( $F_{1,15} = 6,24$ ;  $P = 0,03$ ;  $\eta^2 = 0,3$ ; 3a. ábra) és több femorális pórusuk volt ( $F_{1,15} = 7,23$ ;  $P = 0,02$ ;  $\eta^2 = 0,3$ ; 3b. ábra), mint a kockázatkerülőbb hímeknek.

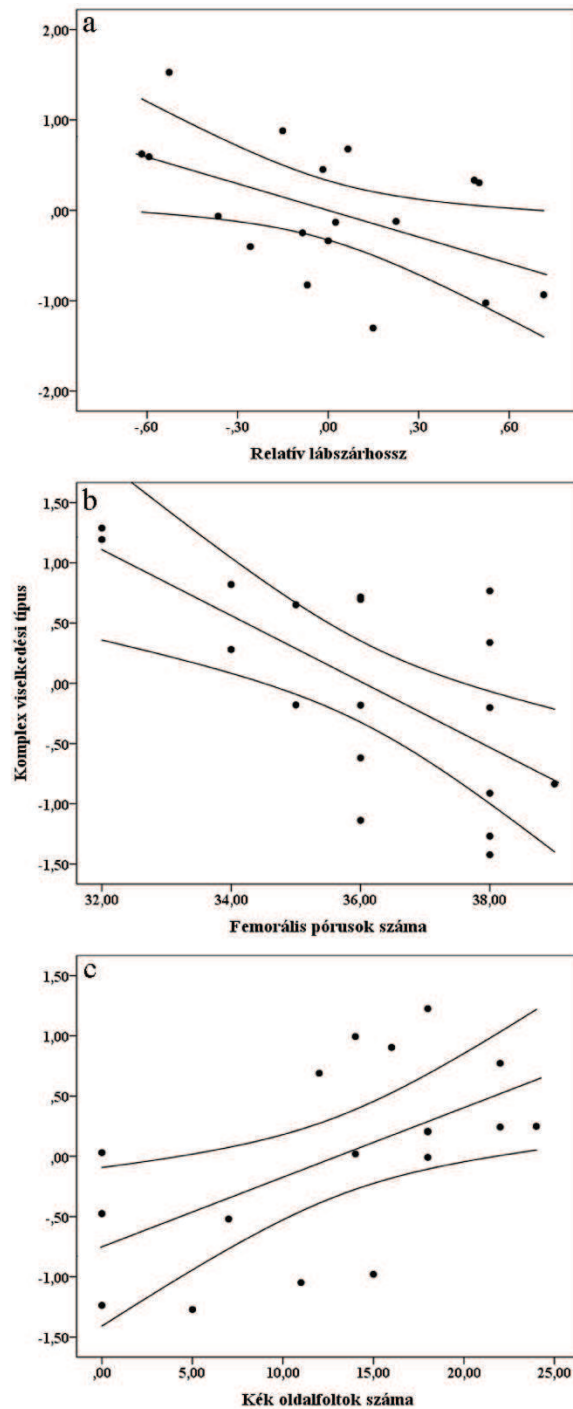


**3. ábra.** A kockázatvállalás és a) relatív lábszárhossz, illetve b) femorális pórusok számának kapcsolata. A relatív lábszárhosszt a testhossz – lábszárhossz regresszió reziduálisaival adtuk meg.

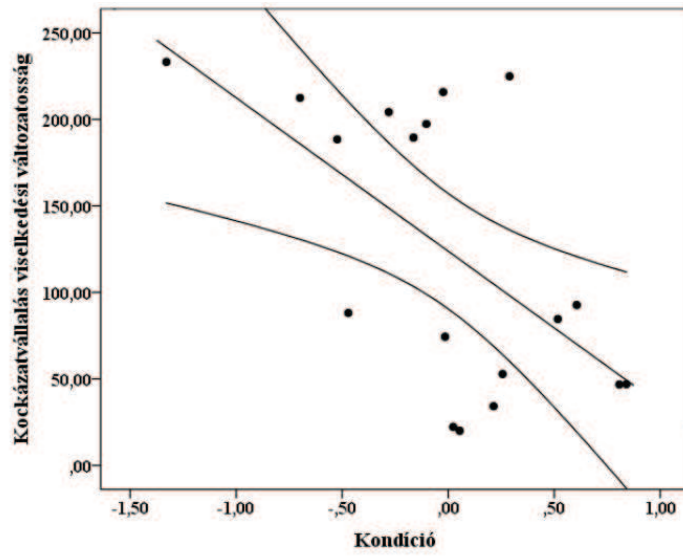
A komplex viselkedési típust leíró főkomponens (egy gradienst ír le az aktív/kockázatvállaló egyedektől a passzív/kockázatkerülő egyedekig; az egyszerűség kedvéért „bátorság”-nak hívom) esetében a bátrabb hímeknek hosszabb lábszáruk ( $F_{1,14} = 5,73$ ;  $P = 0,03$ ;  $\eta^2 = 0,3$ ; 4a. ábra), több femorális pórusuk ( $F_{1,14} = 13,11$ ;  $P = 0,003$ ;  $\eta^2 = 0,5$ ; 4b. ábra), ugyanakkor kevesebb kék oldalfoltjuk volt ( $F_{1,14} = 7,61$ ;  $P = 0,02$ ;  $\eta^2 = 0,4$ ; 4c. ábra), mint a gyávább gyíkoknak.

Az egyeden belüli viselkedési változatosság vizsgálatakor csak a kockázatvállalásnál találtunk szignifikáns hatást; a jobb kondícióban lévő hímek konzisztensebbek voltak, mint a gyengébb társaik ( $F_{1,16} = 8,94$ ;  $P = 0,01$ ;  $\eta^2 = 0,4$ ; 5. ábra).

A  $\eta^2$  értékek alapján a szignifikáns hatások erősnek számítanak (Cohen, 1988). A nem szignifikáns hatásokat a Függelékben (3. Táblázat) mutatom be.



**4. ábra** A komplex viselkedési típus (alacsony értékek: magas aktivitás - magas kockázatvállalás) és különböző egyedi minőségjelző bélyegek kapcsolata (a: relatív lábszárhossz; b: femorális pórusok száma; c: kék oldalfoltok száma). A komplex viselkedési típust leíró változót az aktivitási és kockázatvállalási viselkedési típusokon futtatott főkomponens analízissel képeztük. A relatív lábszárhosszt a testhossz – lábszárhossz regresszió reziduálisaival adtuk meg.



**5. ábra** A kockázatvállalásnál becsült egyedi viselkedési változatosság (szórás) és a kondíció kapcsolata. A kondíciót a testhossz – testtömeg regresszió reziduáisaival adtuk meg.

## 4. Diskusszió

Eredményeink alapján a vizsgált *I. cyreni* populáció ivarérett hím egyedeinél a viselkedési konzisztencia mind állati személyiségként, mind viselkedési szindrómaként megfigyelhető. Viselkedésükben konzisztens egyedek közötti eltérések tapasztalhatóak az aktivitásban és kockázatvállalásban egyaránt, azaz ez a két viselkedés személyiségjegyként működik. Emellett a konzisztensen aktívabb egyedek egyúttal konzisztensen kockázatvállalóbbak is, vagyis ez a két viselkedés szindrómát alkot a populációban. Továbbá összefüggéseket mutattunk ki a viselkedési típusok és az egyedi viselkedési változatosság között, amire eddig csak egy publikált példát ismerünk (Stamps et al., 2012). Végezetül, számos összefüggést találtunk a viselkedési változóink és az egyedi, feltehetően minőségjelző tulajdonságok között.

Tudomásunk szerint ez az első alkalom, hogy ennél fajnál állati személyiséget és viselkedési szindrómát mutattak ki. Már számos taxonban akad példa állati személyiség és viselkedési szindróma jelenlétére, főleg a gerincesek körében. Azon belül is főként az emlősöknél, a madaraknál és a halaknál, de vannak megfigyelések gerincteleneknél is (Smith & Blumstein, 2008; Garamszegi et al., 2012). A hüllők esetében azonban a viselkedési konzisztencia egy keveset kutatott téma, ezért eredményeink ebből a szempontból tekintve is újszerűek (lásd még Stapley, 2006). Az általunk detektált aktivitás - kockázatvállalás viselkedési szindróma rendkívül erősnek számít. Az *I. cyreni*-nél becsült korrelációs koefficiens ( $r_s = -0,513$ ) lényegesen nagyobb, mint a viselkedési szindrómák átlagos korrelációs koefficiense ( $r_s = 0,198$ ) (Garamszegi et al., 2012). Az agresszivitás személyiség kimutatásának sikertelensége adódhat a nem megfelelő kísérleti megközelítésből. Már számos taxonban sikerült az agresszivitás személyiségeket bizonyítani (Gosling, 2001; Réale et al., 2007) többek között gyíkokban is (Stapley, 2006), így nem kizárt, hogy ennek a populációnak az egyedei is rendelkeznek agresszivitás személyiséggel, ezért érdemes lehet a vizsgálatot más kísérleti elrendezésben megismételni.

A bátrabb egyedek viselkedésüket „kiszámíthatóbban” fejezték ki „gyávább” társaiknál, ellenben aktivitás esetében az aktívabb egyedek kevésbé precízek voltak. Figyelembe véve, hogy kevés vizsgálat áll rendelkezésünkre, mely ezekkel az összefüggésekkel foglalkoznak (Stamps et al., 2012; Horváth et al., elbírálás alatt), így pusztán találgatásokra hagyatkozhatunk az összefüggés biológiai hátterének magyarázata során. Elképzelhető, hogy kockázatvállalás esetében a szélsőséges (nagyon kockázatvállaló) viselkedési típussal járó előnyök csak akkor

érvényesülnek, ha az állat viselkedését konzisztensen fejezi ki. Továbbá, az extrém viselkedési típus tekinthető egyfajta specializációnak (Koolhas et al., 1999), amely maga utána vonja a kis viselkedési változatosságot. Érdekes, hogy a nagyobb aktivitású egyedek kisebb precizitást mutatnak, mint az alacsonyabb aktivitású fajtársaik, tehát a mintázat pontosan az ellentéte annak, amit a kockázatvállalás esetében látunk. Egy lehetséges magyarázat, hogy itt a kis aktivitás tekinthető specializációnak (Koolhas et al., 1999). A fajnál két területhasználati / szaporodási stratégiát ismerünk, vannak territóriumtartó és szabadon mozgó, „besurranó” hímek (López et al., 2003). Elképzelhető, hogy a territóriumtartó hímek kiszámíthatóan kevesebbet mozognak, mint a „besurranó” stratégiát folytató társaik (López et al., 2003). Az egyeden belüli viselkedési változatosságnak több komponense lehet. Ide tartozik egyrészt a viselkedés adaptív plaszticitása, amelyet a változó környezeti tényezők indukálnak (Dingemanse et al., 2010; Dingemanse & Wolf, 2013), másrészt a környezeti tényezőktől független változatosság, amely a mérési hiba mellett magába foglalja az adott egyed viselkedési „precizitását” is. Esetünkben a kísérleti elrendezés féltermészetes (*semi-natural*) volt, így az időjárási változások különböző hatással lehettek a különböző egyedekre, aminek következtében a viselkedési plaszticitást és precizitást a nem tudtuk egymástól elválasztani.

Az egyedi minőségjelző bélyegeket összefüggéseit nem csupán a viselkedési típussal, hanem az egyeden belüli változatossággal kapcsolatban is vizsgáltuk, amelyet eddig csak néhány tanulmányban vettek figyelembe (Stamps et al. 2012; Schuett et al. 2012). Az élénkebb színezetű (pontosabban, a magasabb teljes intenzitású) egyedek aktívabbak voltak, mint a kevésbé élénk színezetűek. A gyíkok esetében a színezet őszi minőségjelző bélyeg lehet (Bajer et al., 2010; Molnár et al., 2012), amelynek kifejezése az állat számára költségekkel jár, így valószínűleg csak a jó minőségű, jó kondíciójú hímek engedhetik meg maguknak. Az aktív, folyamatos mozgás segíthet a jó kondíció elérésben. Zöld gyíkoknál úgy tűnik, hogy a territóriumot nem védő, többet mozgó egyedeknek nem kell a területvédelem költségeivel számolniuk így többet fektethetnek színezetük élénkítésébe, ellentétben a területvédő hímekkel, amelyeknek többet kell fektetniük területük megőrzését segítő tulajdonságokba (Molnár, 2013). Az *I. cyreni*-nél a hímek szaporodási időszak alatti színezetének pontos információtartalma nem ismert, így csak általánosságban feltételezhetjük, hogy az élénkebb színezet a dominánsabb hímekre jellemző (területhasználati stratégiától függetlenül) és ezen hímek magasabb aktivitást mutatnak az alacsonyabb státuszú fajtársaiknál.

A több femorális pórussal és hosszabb lábszárral rendelkező gyíkok kockázatvállalóbbnak bizonyultak kevesebb pórussal bíró, rövidebb lábú társaiknál. Az *I. cyreni* nőstények a több femorális pórussal rendelkező, nagyobb méretű hímek szagát preferálják a kisebb, kevesebb pórussal rendelkezőké helyett (Martín & López, 2000; López et al., 2002). Ez alapján a pórusok nagy száma hímeknél őszinte bélyeg, amely utalhat a méretre vagy a korra. A jó minőség, nagy méret fenntartásához, azonban megnövekedett táplálékbevitel is szükséges. Ezek alapján elképzelhető, hogy több pórussal rendelkező hímek fokozott kockázat esetén is előmerészkednek rejtekhelyükről, hogy élelmet szerezzenek maguknak. Halak esetében már kimutattak összefüggést a méret és a kockázatvállalás között (Biro et al., 2004; Stamps, 2007). Amennyiben a pórusszámot mint általános minőségjelző tulajdonságot tekintjük, elképzelhető, hogy a jobb minőségű egyedek magasabb kockázatot vállalva sem csökkentik a rátermettségüket a kockázatkerülő, de gyengébb minőségű hímekhez képest. A hátsó lábak hossza és a maximális sebesség közti összefüggést gyíkoknál már több tanulmányban vizsgálták (Bauwens et al., 1995; Vanhooydonck et al. 2002). A hosszabb láb gyorsabb futást tesz lehetővé, amely ragadozók jelenlétében rendkívül hasznosnak bizonyulhat az állatok számára. Emellett a lábak hossza és a menekülési távolság is nagyobb az olyan populációkban, amelyek magas predációs nyomáshoz adaptálódtak (Vervust et al.; 2007). Tehát a lábhossz pozitívan befolyásolhatja a menekülési képességet és közvetve a kockázatvállalást. Mivel a kockázatvállalóbb gyíkok szélsőséges viselkedési típusukból kifolyólag valószínűleg gyakran találkoznak predátorokkal, ezért lehetséges, hogy a kockázatvállaló de rövid lábú egyedek kiszelektálódtak a populációból.

A viselkedési szindróma megléte miatt releváns komplex viselkedési típus, tehát az egyedek kockázatvállalása és aktivitása együtt, a relatív lábszárhosszal és a pórusszámmal pozitívan, az oldalsó kék foltok számával viszont negatívan függött össze. A lábszár hosszával és a pórusszámmal való kapcsolatot magyarázhatja a komplex viselkedési típus kockázatvállalás komponense, amit fentebb már tárgyaltam. A kevesebb oldalfolttal rendelkező hímek aktívabbak és kockázatvállalóbbak voltak, mint a több oldalfolttal rendelkező társaik. Ez az eredmény a várakozásainknak ellentmond, és meglehetősen nehezen interpretálható. Az összefüggést magyarázhatják az eltérő térhasználati stratégiák. Az oldalfoltok száma korfüggő és a hím-hím kompetícióban játszanak minőségjelző szerepet: az öregebb, domináns hímek több oldalfolttal rendelkeznek fiatalabb fajtársaiknál (López et al. 2004), és amennyiben ezek a hímek túlnyomó részt területvédő stratégiát követnek, érthető, hogy a nagyobb mozgási aktivitású, besurranó



stratégiájú hímek kényszerülnek magasabb kockázat vállalására. Persze észben kell tartanunk, hogy a dolgozatomban vázolt vizsgálat korrelatív, és így egzakt ok-okozati viszonyok feltárására nem alkalmas, és az ellentmondónak tűnő eredmények esetén spekulációra kényszerülünk.

A jobb kondíciójú egyedek magasabb konzisztenciával fejezték ki kockázatvállalási viselkedésüket. Ezt az összefüggést két oldalról lehet megközelíteni. Egyrészt tekinthetünk az egyeden belüli viselkedési változatosságra, mint kondíció-függő jellegre, másrészt feltételezhetjük, hogy az alacsony viselkedési változatosságra lapozott viselkedési stratégia magasabb kondícióhoz vezethet (feltehetően megnövekedett költségekkel párhuzamosan). Az első esetben a magas viselkedési konzisztencia egy költséges tulajdonság, amit csak a jó minőségű, magas kondíciójú hímek engedhetnek meg maguknak. A második esetben elképzelhető, hogy a viselkedési flexibilitás csökkentéséből felszabaduló extra energia (hiszen nem kell az adaptív viselkedési döntésekhez szükséges költséges kognitív képességeket és az ezek mögött álló központi idegrendszert kifejleszteni) jelenik meg a magasabb kondícióban (Niemelä et al., 2012). Mindkét esetre igaz, hogy egy populáción belüli alternatív stratégiákat feltételez, amelyek megléte a stratégiákhoz kapcsolódó térben és időben változó rátermettséggel magyarázható. Rendkívül kevés a viselkedési változatosság – rátermettség kapcsolatát boncolgató vizsgálat, ezért egyelőre egy általános magyarázat még nem adható.

Az eredményeinkből levonható egy főleg módszertani következtetés is. A viselkedési típusok és az egyéb, feltehetően minőségjelző egyedi tulajdonságok kapcsolatát vizsgáltuk a két személyiségjegyénél külön, és a szindróma megléte miatt a két személyiségjegyet egyesítő komplex változónál is. Bár az eredmények nagyban átfednek, az első megközelítésnél nem tudtuk kimutatni a kék oldalfoltokkal való kapcsolatot, a másodiknál pedig kiesett a teljes intenzitás. Fontos kiemelni, hogy mindkét hatás szignifikáns volt az FDR korrekció után is, sőt, a szignifikancia mindkét esetben magas hatásmagysággal párosult. Valószínűsíthető tehát, hogy nem gyenge, jelentéktelen hatásokról, vagy műtermékekről van szó, hanem biológiailag is szignifikáns összefüggésekről. Ezért javasoljuk későbbiekben viselkedési konzisztencia és minőség kapcsolatának vizsgálatánál mind a komplex viselkedési típusok, mind a viselkedési típusok külön-külön való elemzését.

Összességében elmondható, hogy vizsgált *I. cyreni* populációban amellet, hogy a viselkedési konzisztencia jelensége megfigyelhető, az egyedek viselkedése szoros kapcsolatban áll potenciálisan minőségjelző bélyegekkal. Mivel a hüllők egy erősen alulreprezentált csoport a

személyiségkutatás terén, ezért nagy előrelépés, hogy sikerült mind személyiséget, mind viselkedési szindrómát kimutatnunk egy gyíkfajnál. Vizsgálatainkban az egyeden belüli változatosságot is figyelembe vettük, és az eredményeink alapján ez is egy informatív egyedi tulajdonságnak tűnik, amelyet későbbi személyiség kutatásokban is érdemes lehet figyelembe venni. Számos összefüggést sikerült kutatásunk során kimutatni a viselkedési konzisztencia és a feltehetően egyedi minőséget jelző tulajdonságok között. Mivel az egyedi minőség alapján lehetséges az egyedek rátermettségére következtetni, ezért vizsgálataink segíthetnek a viselkedési konzisztencia háttérében álló mechanizmusok megismerésében. A mi vizsgálatunk korrelatív megközelítést alkalmazott. A korrelatív eredmények inkább alkalmasak hipotézisek generálására, mintsem valódi következtetések levonására. Kutatásunk így – bár általános válaszokat adni nem képes – erős alap lehet a későbbiekben célzott kísérletes munkákhoz.

## 5. Összefoglalás

A viselkedési konzisztencia, vagyis az egyedek között megjelenő konzisztens viselkedésbeli különbség evolúciója jelenleg a viselkedésökológia egyik legintenzívebben kutatott területe. Egy viselkedésen belül megjelenő konzisztencia esetén állati személyiségről, viselkedések között kialakuló konzisztencia esetén viselkedési szindrómáról beszélhetünk. A viselkedési konzisztencia kutatása során a legfontosabb cél az egyedi viselkedésbeli eltérések kialakulásában szerepet játszó evolúciós mechanizmusok felderítése. A valódi rátermettség meghatározása vadon élő állatoknál igen nehéz feladat, de egy lehetséges megközelítés az egyedi minőségjelző tulajdonságok rátermettség-indikátorként való használata, ezért a viselkedési konzisztenciára ható szelekciós erők vizsgálatának egy módja lehet a viselkedés és minőségjelző tulajdonságok kapcsolat tesztelése.

A dolgozatomban vázolt kutatásban vadon befogott *Iberolacerta cyreni*-nél (Squamata: Lacertidae) vizsgáltuk az aktivitási és kockázatvállalási személyiség, valamint a viselkedési szindróma jelenlétét és ezek összefüggéseit potenciálisan minőségjelző bélyegekkel. Teszteltük a viselkedési típus (átlagos viselkedés) és az egyeden belüli változatosság (átlag körüli szórás) összefüggéseit is.

A vizsgált *I. cyreni* populáció egyedei között konzisztens különbségeket találtunk aktivitás és kockázatvállalás esetében is, azaz „személyiségük van” és ez a két viselkedés pozitív szindrómát alkot. Az aktívabb egyedek kevésbé voltak konzisztensek mint a passzívabbak, ugyanakkor a kockázatvállalóbb egyedek konzisztensebbek voltak, mint a kockázatkerülők. Az aktívabb egyedek színezete élénkebb, a kockázatvállalóbb egyedek több femorális pórussal és hosszabb lábszárral rendelkeznek, a jobb kondíciójú egyedek precízebbek kockázatvállalási viselkedésükben. A szindrómát figyelembe vevő komplex „bátorság” változó pozitívan függött össze a pórusszámmal és a lábszárhosszal, és negatívan a kék oldalfoltok számával.

Eredményeink úttörőnek tekinthetők hüllőknél, melyek a kérdés jó modelljei lehetnek. Bár a viselkedési konzisztencia és a potenciálisan egyedi minőségjelző bélyegek közötti összefüggések (a vizsgálat korrelatív mivolta miatt) nem alkalmasak egyértelmű következtetések levonására, az egyedi minőség rátermettséggel való kapcsolatából kifolyólag evolúciós szemszögből fontos kapcsolatokat jelezhetnek. Így eredményeink további célzott kísérletes vizsgálatok alapjául szolgálhatnak.

## 6. Summary

Understanding the evolutionary background of consistent individual differences in behaviour (animal personality in single, behavioural syndrome across multiple behaviours) is a prime aim of current evolutionary behavioural ecology. Properly assessing true fitness is notoriously hard, especially in the wild. One way to circumvent this problem is to use quality-indicator traits as fitness proxies. Hence, studying the link between behavioural consistency and quality-indicator traits can be an important step in the evolutionary analysis of behavioural consistency.

In the study outlined in my thesis, we studied whether wild-caught, adult male *Iberolacerta cyrenii* (Squamata: Lacertidae) had personality and showed behavioural syndrome, and whether behavioural consistency was linked to potentially quality-indicator traits. We analysed both behavioural types (mean behaviour) and individual behavioural variation (standard deviation around the mean).

Lizards in the study population showed high behavioural consistency both within and across activity and risk-taking, indicating the presence of animal personality and behavioural syndrome. More active individuals were less consistent than their passive conspecifics, while more risk-taking lizards were more consistent than the risk-averse ones. Activity was positively related to total brightness, while risk-taking was positively related to relative tibia length and number of femoral pores. The complex behavioural variable including both activity and risk-taking was positively related to relative tibia length and number of femoral pores, but negatively to the number of lateral blue spots. Consistency of risk-taking showed positive condition-dependence.

Our results are pioneering in reptiles, which are a promising model for the future. Due to the correlative nature of our study, making clear cause-causative interpretations of the numerous behaviour – potential quality-indicator trait links is impossible, they are still suggestive of important evolutionary mechanism. Hence, our results form a springboard for targeted manipulative experiments in the future.

## **7.Köszönetnyilvánítás**

Ezúton szeretném megköszönni témavezetőmnek, Dr. Herczeg Gábornak szakértelmét, útmutatásait, jótanácsait, amellyel dolgozatom megírását lehetővé tette és támogatta. Köszönöm társ-témavezetőmnek, Horváth Gergelynek a rengeteg munkát és segítséget, amellyel hozzájárult dolgozatom elkészítéséhez. Munkájuk nélkül ez a dolgozat nem jöhetett volna létre.

Hálával tartozom Pilar López-nek, és José Martín-nak, akik helyet biztosítottak nekünk Spanyolországban kísérleteink elvégzéséhez, valamint segédkeztek a spektrofotometriás mérésekben is, lehetővé téve mindezzel kutatásaink lefolytatását.

Köszönöm Mészáros Boglárkának a kísérlet előkészítéséhez nyújtott segítségét, Kopena Renátának, amiért részt vállalt az állatok befogásában, valamint Nagy Gergely munkáját, amivel a felvételek elemzését segítette.

Nem utolsósorban köszönettel tartozom konzulensemnek, Dr. Kis Jánosnak, hogy bátran fordulhattam hozzá kérdéseimmel.

## 8. 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: 290–293
- BAJER K., MOLNÁR O., TÖRÖK J., HERCZEG G. 2010: Female European green lizards (*Lacerta viridis*) prefer males with high ultraviolet throat reflectance. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 64: 2007–2014
- BAUWENS, D., GARLAND, T. JR., CASTILLA, A. M., VAN DAMME, R. 1995: Evolution of Sprint Speed in Lacertid Lizards: Morphological, Physiological and Behavioral Covariation. *Evolution*, 49: 848-863
- BELL, A. M. 2005: Behavioural differences between individuals and two populations of stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *Journal of Evolutionary Biology*, 18: 464–473
- BELL, A. M. 2007: Future directions in behavioural syndromes research. *Proceedings of the Royal Society B*, 274: 755–761
- BELL, A. M., HANKISON, S. J., LASKOWSKI, K. L. 2009: The repeatability of behaviour: a meta-analysis. *Animal Behaviour*, 77: 771–783
- BELL, A. M., HANKISON, S. J., LASKOWSKI, K. L. 2009: The repeatability of behaviour: a meta-analysis. *Animal Behaviour*, 77: 771–783
- BELL, A. M., SIH, A. 2007: Exposure to predation generates personality in three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Ecology Letters*, 10: 828–834
- BENJAMINI, Y., HOCHBERG, Y. 1995: Controlling the False Discovery Rate: a Practical and Powerful Approach to Multiple Testing. *Journal of the Royal Statistical Society B*, 57: 289–300

- BIRO, P. A. 2012: Do rapid assays predict repeatability in labile (behavioural) traits? *Animal Behaviour*, 83: 1295-1300
- BIRO, P. A., ABRAHAMMS, M. V., POST, J. R., PARKINSON, E. A. 2004: Predators select against high growth rates and risk-taking behaviour in domestic trout populations. *Proceedings of the Royal Society B*, 271: 2233–2237
- CARERE, C., MAESTRIPIERI, D. 2013: Introduction: Animal Personalities: Who Cares and Why? In: CARERE, C., MAESTRIPIERI, D. (ed.): *Animal Personalities: Behavior, Physiology, and Evolution*. Chicago: The University of Chicago Press. 1-9p.
- CARLOS CABIDO, C., GALÁN, P., LÓPEZ, P., MARTÍN, J. 2009: Conspicuousness-dependent antipredatory behavior may counteract coloration differences in Iberian rock lizards. *Behavioral Ecology*, 20: 362–370
- CARTER, A. J., FEENEY, W. E., MARSHALL, H. H., COWLISHAW, G. & HEINSOHN, R. 2012a: Animal personality: what are behavioural ecologists measuring? *Biological Reviews*, 000-000
- CARTER, A. J., MARSHALL, H. H., HEINSOHN, R. & COWLISHAW, G. 2012b: How not to measure boldness: novel object and antipredator responses are not the same in wild baboons. *Animal Behaviour*, 84: 603-609
- COHEN, J. 1988: *Statistical Power analysis for the Behavioral Sciences*. Hillsdale, New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates
- 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: 734–739

- DAVID, M., AUCLAIR, Y., CÉZILLY, F. 2011: Personality predicts social dominance in female zebra finches, *Taeniopygia guttata*, in a feeding context. *Animal Behaviour*, 81:219–224
- DINGEMANSE, N.J., BOTH, C., DRENT, P.J., TINBERGEN, J.M. 2004: Fitness consequences of avian personalities in a fluctuating environment. *Proceedings of Royal Society London B* 271: 847-852
- 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
- DINGEMANSE, N.J., WOLF, M. 2013: Between-individual differences in behavioural plasticity within populations: causes and consequences. 85: 1031-1039
- DINGEMANSE, N.J., WRIGHT, J., KAZEM, A.J.N., THOMAS, D.K., HICKLING, R., DAWNAY, N. 2007: Behavioural syndromes differ predictably between 12 populations of three-spined stickleback. *Journal of Animal Ecology*, 76:1128–1138
- 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, ZS., 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*, 26:1213–1235.
- GARAMSZEGI L, ZS., 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.
- GARCÍA, L. V. 2004: Escaping the Bonferroni iron claw in ecological studies. *Oikos*, 105: 657-663



GOSLING, S. D. 2001: From mice to men: what can we learn about personality from animal research. *Psychological Bulletin*, 127 (1): 45-86

HERCZEG G., GARAMSZEGI L. ZS. 2012: Individual deviation from behavioural correlations: a simple approach to study the evolution of behavioural syndromes. *Behavioral Ecology And Sociobiology*, 66: 161–169

HERCZEG G., GONDA, A., MERILÄ, J. 2009: Predation mediated population divergence in complex behaviour of nine-spined stickleback (*Pungitius pungitius*). *Journal of Evolutionary Biology*, 22: 544–552

HERCZEG, G., AB GHANI, N. I., MERIL, J. 2013: Evolution of stickleback feeding behaviour: genetics of population divergence at different ontogenetic stages. *Journal of Evolutionary Biology*, 26 (5): 955-962

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*, 89: 48-67

KOOLHAAS, J.M., KORTE, S.M., DE BOER, S.F., VAN DER VEGT, B.J., VAN REENEN, C.G., HOPSTER, H., DE JONG, I.C., RUIS, M.A.W., BLOKHUIS, H.J. 1999: Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 23: 925–935

LE GALLIARD, J.-F., CLOBERT, J., FERRIÈRE, R. 2004: Physical performance and darwinian fitness in lizards. *Nature*, 432: 502–505.

LE GALLIARD, J.-F., PAQUET, M., CISEL, M., MONTES-POLONI, L. 2013: Personality and the pace-of-life syndrome: variation and selection on exploration, metabolism and locomotor performances. *Functional Ecology*, 27: 136–144

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*, Vol. 32, No. 2, 473-488

LÓPEZ, P., ARAGÓN, P., MARTÍN, J. 2003: Responses of female lizards, *Lacerta monticola*, to males' chemical cues reflect their mating preference for older males *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 55: 73–79

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

LÓPEZ, P., MUNOZ, A., MARTÍN, J. 2002: Symmetry, male dominance and female mate preferences in the Iberian rock lizard, *Lacerta monticola*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 52: 342-347

MARTÍN, J., LÓPEZ, P. 2000: Chemoreception, symmetry and mate choice in lizards. *Proceedings of the Royal Society B*, 267:1265–1269

MARTÍN, J., LÓPEZ, P. 2006 :Vitamin D supplementation increases the attractiveness of males' scent for female Iberian rock lizards. *Proceedings of the Royal Society B*, 273: 2619–2624

MAYNARD SMITH, J.. 1982: *Evolution and the Theory Games*. Cambridge: Cambridge University Press, 234p.

MOLNÁR O. 2013: Doktori értekezések tézisei Egyedi minőség és többszörös jelzésrendszer a zöld gyíknál (*Lacerta viridis*). Budapest: ELTE Biológia Doktori Iskola, Zootaxonómia-Állatökológia-Hidrobiológia Program, 10p.

- MOLNÁR O., BAJER K., MÉSZÁROS B., TÖRÖK J., HERCZEG G. 2013: Negative correlation between nuptial throat colour and blood parasite load in male European green lizards supports the Hamilton–Zuk hypothesis. *Naturwissenschaften*, 100(6): 551–558
- MOLNÁR O., BAJER K., TÖRÖK J., HERCZEG G. 2012: Individual quality and nuptial throat colour in male European green lizards. *Journal of Zoology*, 287: 233–239
- MORAN, M. D. 2003: Arguments for rejecting the sequential Bonferroni in ecological studies. *Oikos*, 100: 403–405
- NAKAGAWA, S. 2004 A farewell to Bonferroni: the problems of low statistical power and publication bias. *Behavioral Ecology*, 6: 1044–1045
- NAKAGAWA, S., SCHIELZETH, H. 2010: Repeatability for Gaussian and non-Gaussian data: a practical guide for biologists. *Biological Reviews*, 85: 935–956.
- NIEMELÄ, P.T., DINGEMANSE, N.J., ALIORAVAINEN, N., VAINIKKA, A., KORTET, R. 2013: Personality pace-of-life hypothesis: testing genetic associations among personality and life history. *Behavioral Ecology*, 24 (4): 935–941
- NIEMELÄ, P.T., VAINIKKA, A., FORSMAN, J.T., LOUKOLA, O.J., KORTET, R. 2012: How does variation in the environment and individual cognition explain the existence of consistent behavioral differences? *Ecology and Evolution*, 3(2): 457–464
- 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: 396–412

- 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 B*, 365: 4051–4063
- RÉALE, D., READER, S. M., SOL, D., MCDOUGALL, P. T., DINGEMANSE, N. J. 2007: Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews*, 82: 291–318
- SALVADOR, A., DÍAZ, A. J., VEIGA, J. P., BLOOR P., BROWN, R. P. 2008: Correlates of reproductive success in male lizards of the alpine species *Iberolacerta cyreni*. *Behavioral Ecology*, 19:169–176
- SCHUETT, W., LAAKSONEN, J., LAAKSONEN, T. 2012: Prospecting at conspecific nests and exploration in a novel environment are associated with reproductive success in the jackdaw. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66: 1341-1351.
- SIH, A., BELL, A. M., JOHNSON, J. C., ZIEMBA, R. E. 2004a: Behavioral syndromes: an integrative overview. *Quarterly Review of Biology*, 79: 241–277
- SIH, A., BELL, A. M., JOHNSON, J. C., ZIEMBA, R. E. 2004b: Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 372–378
- SMITH, B.R., BLUMSTEIN, D.T.2008: Fitness consequences of personality: a meta-analysis. *Behavioral Ecology*, 19: 448–455
- STAMPS, J. A. 2007: Growth-mortality tradeoffs and ‘personality’ traits in animals. *Ecology Letters*, 10: 355–363
- STAMPS, J. A., BRIFFA, M., BIRO, P. A. 2012: Unpredictable animals: individual differences in intraindividual variability (IIV). *Animal Behaviour*, 83: 1325-1334

STAPLEY, J. 2006: Individual variation in preferred body temperature covaries with social behaviours and colour in male lizards. *Journal Of Thermal Biology*, 31: 362–369

VANHOODYDONCK, B., VAN DAMME, R., AERTS, P. 2002: Variation in speed, gait characteristics and microhabitat use in lacertid lizards. *The Journal of Experimental Biology*, 205: 1037–1046

VERVUST, B., GRBAC, I., VAN DAMME, R. 2007: Differences in morphology, performance and behaviour between recently diverged populations of *Podarcis sicula* mirror differences in predation pressure. *Oikos*, 116: 1343-1352

## 9. Függelék



1. Kép (Horváth Gergely fotója)



2. Kép (Horváth Gergely fotója)



3. Kép (Horváth Gergely fotója)

**1. Táblázat:** A négy, 5 nm-enként átlagolt spektrumokon testtájanként (fejtető, torok, hát, oldalfoltok) futtatott főkomponens analízis informatív főkomponensei, az általuk magyarázott változatosság és a faktorsúlyaik.

	Fejtető PC1 (teljes intenzitás)	Fejtető PC2 (UV színintenzitás)	Torok PC1 (teljes intenzitás)	Torok PC2 (UV színintenzitás)	Hát PC1 (teljes intenzitás)	Oldalfoltok PC1 (teljes intenzitás)
	Magyarázott varianciák					
	60,74%	31,75%	73,24%	19,16%	88,3%	91,63%
Hullámhossz	Faktorsúlyok					
nm_300	0,323	0,853	0,657	0,598	0,928	0,924
nm_305	0,315	0,865	0,663	0,604	0,928	0,926
nm_310	0,310	0,883	0,664	0,624	0,927	0,930
nm_315	0,329	0,897	0,674	0,638	0,931	0,935
nm_320	0,346	0,909	0,690	0,659	0,936	0,945
nm_325	0,347	0,920	0,701	0,674	0,938	0,951
nm_330	0,352	0,925	0,712	0,682	0,940	0,950
nm_335	0,367	0,923	0,711	0,694	0,935	0,949
nm_340	0,368	0,919	0,708	0,693	0,939	0,949
nm_345	0,368	0,918	0,704	0,693	0,940	0,944
nm_350	0,374	0,913	0,698	0,696	0,942	0,938
nm_355	0,384	0,907	0,691	0,701	0,944	0,936
nm_360	0,388	0,901	0,688	0,698	0,946	0,940
nm_365	0,388	0,899	0,687	0,696	0,948	0,943
nm_370	0,391	0,898	0,688	0,695	0,952	0,942
nm_375	0,392	0,897	0,694	0,687	0,952	0,945
nm_380	0,405	0,889	0,702	0,676	0,955	0,950
nm_385	0,425	0,877	0,718	0,657	0,954	0,956
nm_390	0,446	0,865	0,728	0,645	0,952	0,958
nm_395	0,469	0,852	0,748	0,625	0,951	0,962
nm_400	0,491	0,838	0,773	0,597	0,954	0,966
nm_405	0,526	0,814	0,794	0,573	0,958	0,971
nm_410	0,572	0,791	0,825	0,531	0,959	0,975
nm_415	0,628	0,753	0,865	0,468	0,961	0,979
nm_420	0,695	0,696	0,896	0,408	0,965	0,981
nm_425	0,755	0,636	0,922	0,355	0,968	0,982
nm_430	0,807	0,570	0,949	0,274	0,973	0,983
nm_435	0,856	0,493	0,967	0,197	0,974	0,984
nm_440	0,887	0,430	0,973	0,159	0,975	0,984
nm_445	0,903	0,377	0,973	0,143	0,975	0,983
nm_450	0,911	0,328	0,971	0,120	0,974	0,982
nm_455	0,907	0,297	0,965	0,102	0,973	0,981
nm_460	0,894	0,279	0,952	0,104	0,969	0,978
nm_465	0,891	0,249	0,941	0,091	0,968	0,973



nm_470	0,929	0,139	0,958	0,011	0,974	0,979
nm_475	0,959	0,003	0,964	-0,105	0,982	0,982
nm_480	0,964	-0,100	0,948	-0,199	0,983	0,979
nm_485	0,958	-0,181	0,924	-0,268	0,981	0,977
nm_490	0,943	-0,252	0,891	-0,335	0,969	0,972
nm_495	0,936	-0,273	0,879	-0,359	0,964	0,970
nm_500	0,939	-0,250	0,904	-0,315	0,973	0,974
nm_505	0,938	-0,229	0,919	-0,271	0,980	0,974
nm_510	0,929	-0,235	0,923	-0,249	0,976	0,973
nm_515	0,923	-0,244	0,920	-0,246	0,969	0,973
nm_520	0,914	-0,265	0,914	-0,252	0,966	0,973
nm_525	0,904	-0,295	0,910	-0,261	0,962	0,973
nm_530	0,891	-0,332	0,894	-0,300	0,957	0,970
nm_535	0,879	-0,363	0,886	-0,311	0,950	0,968
nm_540	0,871	-0,385	0,880	-0,323	0,941	0,967
nm_545	0,873	-0,385	0,885	-0,316	0,942	0,966
nm_550	0,886	-0,356	0,911	-0,270	0,950	0,969
nm_555	0,904	-0,322	0,928	-0,214	0,950	0,970
nm_560	0,912	-0,324	0,935	-0,218	0,950	0,969
nm_565	0,905	-0,369	0,934	-0,289	0,943	0,967
nm_570	0,876	-0,436	0,898	-0,403	0,920	0,959
nm_575	0,855	-0,467	0,859	-0,465	0,898	0,949
nm_580	0,837	-0,486	0,831	-0,500	0,875	0,936
nm_585	0,836	-0,486	0,837	-0,493	0,880	0,932
nm_590	0,859	-0,461	0,874	-0,451	0,909	0,945
nm_595	0,879	-0,434	0,900	-0,409	0,924	0,953
nm_600	0,887	-0,423	0,909	-0,386	0,929	0,953
nm_605	0,874	-0,440	0,895	-0,406	0,921	0,946
nm_610	0,876	-0,432	0,892	-0,405	0,927	0,948
nm_615	0,881	-0,422	0,891	-0,396	0,929	0,948
nm_620	0,882	-0,417	0,890	-0,382	0,929	0,947
nm_625	0,880	-0,416	0,886	-0,381	0,926	0,945
nm_630	0,879	-0,407	0,879	-0,382	0,923	0,942
nm_635	0,891	-0,376	0,882	-0,357	0,927	0,947
nm_640	0,894	-0,354	0,883	-0,340	0,929	0,950
nm_645	0,884	-0,356	0,870	-0,362	0,922	0,946
nm_650	0,879	-0,344	0,864	-0,363	0,914	0,939
nm_655	0,878	-0,327	0,863	-0,359	0,906	0,937
nm_660	0,877	-0,307	0,864	-0,346	0,902	0,934
nm_665	0,883	-0,275	0,871	-0,327	0,898	0,931
nm_670	0,902	-0,184	0,892	-0,263	0,913	0,952
nm_675	0,906	-0,129	0,901	-0,230	0,911	0,960
nm_680	0,905	-0,108	0,899	-0,231	0,906	0,961

nm_685	0,905	-0,073	0,904	-0,219	0,904	0,962
nm_690	0,901	-0,044	0,911	-0,204	0,892	0,961
nm_695	0,895	-0,007	0,919	-0,173	0,850	0,934
nm_700	0,891	0,013	0,924	-0,151	0,750	0,888

**2. Táblázat:** A hat színváltozó összefüggése Pearson korreláció alapján. A szignifikáns összefüggéseket félkövér betűtípussal jelöltük. r: korrelációs koefficiens, P: szignifikancia szint, CI: 95%konfidencia intervallum

		Fejtető UV reflektancia	Hát teljes reflektancia	Torok teljes reflektancia	Torok UV reflektancia	Oldalfoltok teljes reflektancia
Fejtető teljes reflektancia	r	0,000	0,347	<b>0,623</b>	-0,164	0,395
	P	1,000	0,096	<b>0,001</b>	0,443	0,056
	CI	-0,462–0,380	-0,204–0,691	<b>0,041–0,885</b>	-0,575–0,250	-0,147–0,715
Fejtető UV reflektancia	r		<b>0,813</b>	<b>0,451</b>	<b>0,812</b>	<b>0,785</b>
	P		<b>0,000</b>	<b>0,027</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>
	CI		<b>0,704–0,910</b>	<b>0,233–0,722</b>	<b>0,558–0,936</b>	<b>0,618–0,903</b>
Hát teljes reflektancia	r			<b>0,701</b>	<b>0,500</b>	<b>0,908</b>
	P			<b>0,000</b>	<b>0,013</b>	<b>0,000</b>
	CI			<b>0,477–0,846</b>	<b>0,070–0,848</b>	<b>0,813–0,957</b>
Torok teljes reflektancia	r				0,000	<b>0,719</b>
	P				1,000	<b>0,000</b>
	CI				-0,356–0,535	<b>0,482–0,856</b>
Torok UV reflektancia	r					<b>0,499*</b>
	P					<b>0,013</b>
	CI					<b>0,054–0,847</b>

**3. Táblázat:** Az egyenkénti visszahelyettesítéses módszerrel kapott nem szignifikáns hatások az aktivitás viselkedési típus (átlag) és egyeden belüli változatosság (szórás) modellekben

Aktivitás	Magyarázó változó	$F(df_1, df_2)$	$P$
átlag	UV színintenzitás	0,663 (1,21)	0,425
	SVL	0,094(1,21)	0,763
	Relatív fejméret	0,012(1,21)	0,912
	Kondíció	0,047(1,21)	0,830
	Relatív combhossz	0,153(1,21)	0,700
	Relatív lábszárhossz	0,432(1,21)	0,518
	Oldaldoltok száma	2,157(1,21)	0,157
	Póruzsám	0,205(1,21)	0,656
szórás	Teljes intenzitás	3,791(1,22)	0,064
	UV színintenzitás	2,014(1,22)	0,170
	SVL	2,326(1,22)	0,141
	Relatív fejméret	0,004(1,22)	0,952
	Kondíció	0,999(1,22)	0,329
	Relatív combhossz	0,134(1,22)	0,718
	Relatív lábszárhossz	0,446(1,22)	0,511
	Oldaldoltok száma	0,242(1,22)	0,628
Póruzsám	0,011(1,22)	0,918	

**4. Táblázat:** Az egyenkénti visszahelyettesítéses módszerrel kapott nem szignifikáns hatások a kockázatvállalás viselkedési típus (átlag) és egyeden belüli változatosság (szórás) modellekben

Kockázatvállalás	Magyarázó változó	$F(df_1, df_2)$	$P$
átlag	Teljes intenzitás	1,445(1,14)	0,249
	UV színintenzitás	0,583(1,14)	0,458
	SVL	1,840(1,14)	0,196
	Relatív fejméret	0,442(1,14)	0,517
	Kondíció	0,647(1,14)	0,434
	Relatív combhossz	0,061(1,14)	0,808
	Oldaldoltok száma	4,122(1,14)	0,062
szórás	Teljes intenzitás	0,025(1,15)	0,875
	UV színintenzitás	0,106(1,15)	0,749
	SVL	0,521(1,15)	0,481
	Relatív fejméret	1,056(1,15)	0,320
	Relatív combhossz	0,063(1,15)	0,806
	Relatív lábszárhossz	0,644(1,15)	0,435
	Oldaldoltok száma	1,696(1,15)	0,212
	Póruzsám	1,312(1,15)	0,270

**5. Táblázat:** Az egyenkénti visszahelyettesítéses módszerrel kapott nem szignifikáns hatások a komplex viselkedési típus és a *syndrome deviation* (SYD) modellekben.

	Magyarázó változó	$F(df_1, df_2)$	$P$
Komplex viselkedési típus	Teljes intenzitás	0,137(1,13)	0,717
	UV színintenzitás	0,264(1,13)	0,616
	SVL	0,100(1,13)	0,757
	Relatív fejméret	2,374(1,13)	0,147
	Kondíció	0,001(1,13)	0,979
	Relatív combhossz	0,308(1,13)	0,588
	SYD	Teljes intenzitás	0,140(1,16)
UV színintenzitás		2,060(1,16)	0,170
SVL		0,446(1,16)	0,514
Relatív fejméret		2,332(1,16)	0,146
Kondíció		0,009(1,16)	0,924
Relatív combhossz		0,914(1,16)	0,353
Relatív lábszárhossz		0,476(1,16)	0,500
Oldaldoltok száma		0,037(1,16)	0,850
Póruzsám		0,061(1,16)	0,808

# HuVetA - SZIA

## ELHELYEZÉSI MEGÁLLAPODÁS ÉS SZERZŐI JOGI NYILATKOZAT\*

Név: .....

Elérhetőség (e-mail cím): .....

A feltöltendő mű címe: .....

.....

A mű megjelenési adatai: .....

Az átadott fájlok száma: .....

---

Jelen megállapodás elfogadásával a szerző, illetve a szerzői jogok tulajdonosa nem kizárólagos jogot biztosít a HuVetA és a SZIA számára, hogy archiválja (a tartalom megváltoztatása nélkül, a megőrzés és a hozzáférhetőség biztosításának érdekében) és másolásvédett PDF formára konvertálja és szolgáltatassa a fenti dokumentumot (beleértve annak kivonatát is).

Beleegyeznek, hogy a HuVetA és a SZIA egynél több (csak a HuVetA és a SZIA adminisztrátorai számára hozzáférhető) másolatot tároljon az Ön által átadott dokumentumból kizárólag biztonsági, visszaállítási és megőrzési célból.

Kijelenti, hogy a átadott dokumentum az Ön műve, és/vagy jogosult biztosítani a megállapodásban foglalt rendelkezéseket arra vonatkozóan. Kijelenti továbbá, hogy a mű eredeti és legjobb tudomása szerint nem sérti vele senki más szerzői jogát. Amennyiben a mű tartalmaz olyan anyagot, melyre nézve nem Ön birtokolja a szerzői jogokat, fel kell tüntetnie, hogy korlátlan engedélyt kapott a szerzői jog tulajdonosától arra, hogy engedélyezhesse a jelen megállapodásban szereplő jogokat, és a harmadik személy által birtokolt anyagrész mellett egyértelműen fel van tüntetve az eredeti szerző neve a művön belül.

A szerzői jogok tulajdonosa a hozzáférés körét az alábbiakban határozza meg (**egyetlen, a megfelelő négyzetben elhelyezett x jellel**):

- engedélyezi, hogy a HuVetA-ban/SZIA-ban tárolt művek korlátlanul hozzáférhetővé váljanak a világhálón,
- a Szent István Egyetem belső hálózatára (IP címeire) korlátozza a feltöltött dokumentum(ok) elérését,
- a SZIE Állatorvos-tudományi Könyvtárban található, dedikált elérést biztosító számítógépre korlátozza a feltöltött dokumentum(ok) elérését,
- csak a dokumentum bibliográfiai adatainak és tartalmi kivonatának feltöltéséhez járul hozzá (korlátlan hozzáféréssel),

\* Jelen nyilatkozat az 5/2011. számú, *A Szent István Egyetemen folytatott tudományos publikációs tevékenységgel kapcsolatos adatbázis kialakításáról és alkalmazásáról* című rektori utasításhoz kapcsolódik, illetve annak alapján készült.

Kérjük, **nyilatkozzon a négyzetben elhelyezett jellel a helyben használatról is:**

Engedélyezem a dokumentum(ok) nyomtatott változatának helyben olvasását a könyvtárban.

Amennyiben a feltöltés alapját olyan mű képezi, melyet valamely cég vagy szervezet támogatott illetve szponzorált, kijelenti, hogy jogosult egyetérteni jelen megállapodással a műre vonatkozóan.

A HuVetA/SZIA üzemeltetői a szerző, illetve a jogokat gyakorló személyek és szervezetek irányában nem vállalnak semmilyen felelősséget annak jogi orvoslására, ha valamely felhasználó a HuVetA-ban/SZIA-ban engedéllyel elhelyezett anyaggal törvénysértő módon visszaélne.

Budapest, 201... év .....hó .....nap

\_\_\_\_\_  
aláírás  
szerző/a szerzői jog tulajdonosa

*A HuVetA Magyar Állatorvos-tudományi Archívum – Hungarian Veterinary Archive a Szent István Egyetem Állatorvos-tudományi Könyvtár, Levéltár és Múzeum által működtetett szakterületi online adattár, melynek célja, hogy a magyar állatorvos-tudomány és -történet dokumentumait, tudásvagyonát elektronikus formában összegyűjtse, rendszerezze, megőrizze, kereshetővé és hozzáférhetővé tegye, szolgáltassa, a hatályos jogi szabályozások figyelembe vételével.*

*A HuVetA a korszerű informatikai lehetőségek felhasználásával biztosítja a könnyű, (internetes keresőgépekkel is működő) kereshetőséget és lehetőség szerint a teljes szöveg azonnali elérését. Célja ezek révén*

- *a magyar állatorvos-tudomány hazai és nemzetközi ismertségének növelése;*
- *a magyar állatorvosok publikációira történő hivatkozások számának, és ezen keresztül a hazai állatorvosi folyóiratok impakt faktorának növelése;*
- *az Állatorvos-tudományi Kar és az együttműködő partnerek tudásvagyonának koncentrált megjelenítése révén az intézmények és a hazai állatorvos-tudomány tekintélyének és versenyképességének növelése;*
- *a szakmai kapcsolatok és együttműködés elősegítése,*
- *a nyílt hozzáférés támogatása.*

*A SZIA Szent István Archívum a Szent István Egyetemen keletkezett tudományos dolgozatok tára.*



## Témavezetői nyilatkozat

Alulírott Dr. Herczeg Gábor kijelentem, hogy Bertók Péter „Viselkedési konzisztencia és egyedi minőségjelző tulajdonságok kapcsolata hím spanyol hegyi gyíkoknál (*Iberolacerta cyreni*)” c. szakdolgozatának tartalmát ismerem, az abban foglaltakkal egyetértek, és a dolgot benyújtásra, illetve védeésre alkalmasnak tartom.

Budapest, 2014. április 29.

Dr. Herczeg Gábor

Egyetemi adjunktus

ELTE TTK, Állatrendszertani és Ökológiai Tanszék