

**Viselkedési konzisztencia vizsgálata az
erdei békán (*Rana dalmatina*)**

Doktori értekezés

Készítette: Urszán Tamás János

Témavezetők:

Prof. Dr. Török János

Dr. Herczeg Gábor

ELTE Biológia Doktori Iskola

Iskolavezető: Prof. Dr. Erdei Anna

Zootaxonómia-Állatökológia-Hidrobiológia Program

Programvezető: Prof. Dr. Török János

Eötvös Loránd Tudományegyetem

Természettudományi Kar

Biológiai Intézet



Budapest, 2015

Tartalomjegyzék

1. Elméleti háttér	4
1.1 A viselkedési konzisztencia.....	5
1.2 A viselkedési konzisztencia az evolúció tükrében	10
1.3 Hipotézisek a viselkedési konzisztencia létezésének magyarázatára	13
1.4 A POLS hipotézis bemutatása	17
1.5 A viselkedési konzisztenciát vizsgáló kísérletek esetében figyelembe veendő tényezők	20
2. Célkitűzések	22
3. A vizsgált faj – az erdei béka (<i>Rana dalmatina</i>)	24
3.1 A vizsgálatban résztvevő populáció élőhelye.....	28
4. Viselkedési konzisztencia és életmenet-szindrómák (POLS) vizsgálata.....	30
4.1 Bevezető	30
4.2 Anyag és Módszer	31
4.2.1 A kísérleti állatok gyűjtése	31
4.2.2 Elhelyezés és kísérleti elrendezés.....	32
4.2.3 Személyiségvizsgálatok.....	34
4.2.4 Statisztikai módszerek	38
4.3 Eredmények.....	42
4.3.1 Viselkedési konzisztencia.....	42
4.3.2 Életmenet szindrómák (POLS).....	44
4.4 Az eredmények megvitatása.....	46
4.4.1 Viselkedési konzisztencia – személyiség és viselkedési szindróma.....	46
4.4.2 Életmenet szindrómák (POLS).....	49
4.4.3 A korai egyedfejlődési szakaszban elvégzett viselkedési tesztek hatása.....	50
5. A tapasztalat hatása a viselkedési konzisztenciára az egyedfejlődés során.....	51
5.1 Bevezetés.....	51
5.2 Anyag és Módszer	52
5.2.1 Az állatok begyűjtése és elhelyezése	53
5.2.2 Személyiség vizsgálatok.....	57
5.2.3 Statisztikai módszerek	58
5.3 Eredmények.....	60
5.3.1 Kezelések hatása a viselkedési típusra	60
5.3.2 Viselkedési konzisztencia.....	62

5.4 Az eredmények megvitatása.....	64
5.4.1 A viselkedési konzisztencia jelenléte a kezelési csoportokban	64
5.4.2 Az egyedfejlődés környezetének szerepe	66
5.4.3 Viselkedési konzisztencia, mint gén – környezet interakcióból származó válasz.....	68
6. Következtetés és kitekintés.....	70
7. Köszönetnyilvánítás	72
8. Irodalomjegyzék.....	74
9. Függelék	92
10. Összefoglalás.....	96
11. Summary	99
12. Tudományos publikációk	102

1. Elméleti háttér

A személyiség egy általános definíció szerint „az egyedek azon jellegzetességeit jelenti, amelyek leírják és magyarázzák a kogníció és a viselkedés időlegesen állandó mintázatait” (Gosling 2008). Az emberi személyiséggel foglalkozó tudományok gyökere egészen az ókori filozófiáig és tudományig nyúlik vissza (Robinson 1995) de talán mondhatjuk, hogy az öntudat hajnala óta lenyűgözte és érdeklődése középpontjában tartotta az embert a tény, hogy viselkedésünkben sem vagyunk egyformák. Az emberi személyiség tudományos igényességű kutatása több mint 100 év hagyománnyal büszkélkedhet (Galton 1883). Ugyanakkor az ókor óta léteznek történetek, melyek megemlékeznek a különféle emberi személyiségjegyekhez hasonló tulajdonságú állatokról. A fajnemesítés során pedig gyakran bizonyos egyedek jellegzetes viselkedése alapján szelektáltak az évszázadok során. Ezek „köztudott” volta ellenére azonban tudományos módszertan segítségével sokáig nem vizsgálták a személyiség kérdéskörét állatokban. Habár egyesek feltételezték a komplex viselkedési minták mögött álló személyiség meglétét (pl. csimpánzok esetén – Yerkes 1939), a személyiségkutatás a közelmúlt terméke, amelyeket pionír vizsgálatok alapoztak meg (Huntingford 1976; Clark & Ehlinger 1987). Azonban e korai időszakban a terület majdnem érdektelenségbe fulladt a viselkedésökológusok körében. Az „egyéni optimum” paradigma értelmében, a természetes és szexuális szelekció válaszaként a környezet változatosságára egyetlen optimum kialakulása feltételezhető egy adott populáción belül. Ennek tükrében a populáción belül tapasztalható viselkedési változatosságról úgy tartották, hogy vagy a fenotípusos plaszticitás (egy adott genotípus különböző környezetekben eltérő fenotípusok kialakítására képes – West-Eberhard 2003) terméke, vagy csak egyszerűen random zaj az adaptív átlag körül (Wilson *et al.* 1994; Wilson 1998; Gosling 2001; Dall *et al.* 2004; Sih *et al.* 2004a), hiába volt ismert, hogy egyazon fajon belül léteznek különböző viselkedési stratégiákat folytató egyedek, például reprodukciós és táplálkozási stratégiák terén (Barnard & Sibly 1981; Clark & Ehlinger 1987).

Az első pionír vizsgálatokhoz képest majd egy évtizedet kellett várni, mire Wilson *et al.* 1994-es ösztönzőleg ható publikációja nyomán ismét a viselkedésökológia látókörébe került az állati személyiség. Az időközben végbement paradigmaváltás a populáció szintű optimalizáció irányába is hozzájárult a látásmód megváltoztatásához, mely szerint bizonyos esetekben a populáción belül a szelekció több egymás mellett létező választ részesíthet

előnyben (Dingemanse & Réale 2013). Az állati személyiség kutatása rohamos fejlődésnek indult az elmúlt két évtized során (Gosling & John 1999; Gosling 2001; Sih *et al.* 2004a; Groothuis & Carere 2005; Penke *et al.* 2007; Réale *et al.* 2007, 2010a; Nettle & Penke 2010; Stamps és Groothuis 2010b; Garamszegi és Herczeg 2012; Carere és Maestripieri 2013; Sih *et al.* 2015). Az évek során kiderült, hogy konzisztens egyedi különbségek vannak egy viselkedésen belül és funkcionálisan elkülönülő viselkedések között, s hogy ezek a jelenségek széles körben elterjedtek mind a gerincesek, mind a gerinctelenek között (Smith és Blumstein 2008; Garamszegi *et al.* 2012). Feltárták továbbá, hogy a személyiségjegyek, élettani jellegek és az életmenet között összefüggések állhatnak fenn, s hogy e jellegek együtt változó csoportjai evolválódhatnak és fenntarthatja őket a szelekció (Dingemanse *et al.* 2004; Carere és Eens 2005; Wolf *et al.* 2007; Dingemanse és Wolf 2010; Wolf és Weissing 2010; Schuett *et al.* 2010; Carere és Maestripieri 2013).

1.1 A viselkedési konzisztencia

Ahogy az emberi személyiséggel foglalkozó pszichológiában is folyton viták kereszttüzeiben állnak a definíciók és fogalmak, nincs ez másként az állati személyiségek területén sem. A jelenség megnevezésére részben a pszichológiai szakirodalomból, részben a viselkedésökológiából átemelt kifejezéseket alkalmaznak: temperamentum; megküzdési stílus; viselkedési szindróma vagy állati személyiség. A különféle területekből merítő kutatók közötti szaknyelvi káosz elkerülése érdekében többen is igyekeztek rendet rakni és pontos definíciókkal szolgálni (Gosling 2001, Sih *et al.* 2004a,b; Bell és Sih 2007; Réale *et al.* 2007, 2010a; Dingemanse *et al.* 2010; Garamszegi & Herczeg 2012; Garamszegi *et al.*, 2013; Jandt *et al.*, 2014). Alapvetően a személyiség viselkedésbeli különbségeket jelent, amelyek mentén az egyedek konzisztensen elkülönülnek egymástól, azaz viselkedési konzisztenciát (*behavioural consistency*). Az irodalomban többféle felosztás is létezik a személyiségre, az egyik példa a szűk és tág értelemben vett személyiség megközelítés.

A szűk értelemben vett megközelítést olyan kutatók alkalmazzák, akik csak bizonyos viselkedéscsoportok konzisztenciájának vizsgálatával foglalkoznak, amelyek leginkább új és kockázatos szituációkban nyilvánulnak meg (Réale *et al.* 2010a), ilyenek például az agresszió és a kockázat-vállalás különböző formái. A szűk értelemben vett megközelítés

pszichológiából átvett elemeket is tartalmaz, például vizsgálják az emocionális aspektusok és a viselkedés kifejeződése közötti kapcsolatokat, melyek főleg hormonális alapokon függenek össze (Coppens *et al.* 2010; Koolhaas *et al.* 2010). Az ezt a megközelítést alkalmazó tanulmányokban a stressz helyzetben mutatott személyiség közvetlen élettani és genetikai hátterét vizsgálják (Coppens *et al.* 2010; van Oers & Mueller 2010). A stressz élettanával foglalkozó irodalomban gyakran használják a megbirkózási stílus (*coping style*) fogalmát, amely a szűk értelemben vett személyiség megközelítésből fakad. Ez lényegében a környezettel való megbirkózás, azaz hogy a genetikai különbségeken keresztül a környezeti változásra mutatott reaktivitásban hol helyezkedik el az egyed. A stressz helyzetben mutatott, genetikai különbségekből fakadó viselkedési elkülönülésre az egyedek között sokféle adat áll rendelkezésre, halakkal és madarakkal foglalkozó vizsgálatoknak köszönhetően (Øverli *et al.* 2005; Huntingford *et al.* 2010; Koolhaas *et al.* 2010).

A tág értelemben vett megközelítés a populáció szintjén tapasztalható korrelációkra fókuszál, legyen szó egyazon viselkedés két különböző szituációban mutatott megnyilvánulásáról, vagy funkcionálisan különböző viselkedések közötti korrelációról (Réale *et al.* 2010a). Ez a megközelítés közel áll magához a viselkedési szindróma definíciójához (*behavioural syndrome*; Sih *et al.* 2004a), amely két funkcionálisan különböző viselkedés közötti korreláció meglétét jelenti. Ebben a tekintetben az állati személyiséget egyazon viselkedésen belüli konzisztenciának – repetabilitásnak – definiálhatjuk. Ehhez a megközelítéshez tartozik a *Big Five* személyiség felosztása, amely az emberi személyiség-kutatások analógiájaként öt egymástól funkcionálisan elkülönülő viselkedést különböztet meg (Réale *et al.* 2007), melyek mindegyike egy-egy viselkedési tengelyt jelöl:

1. Kockázat-vállalási tengely (Félénk – Merész)

Kockázatos szituációkban mutatott viselkedéseket jelent, amilyen például a ragadozó elkerülés. Fontos eleme még a szituáció ismertsége, mérése többnyire az állat által ismert helyeken zajlik.

2. Explorációs tengely (Neofób – Felfedező)

Az exploráció mindig valamilyen ismeretlen dolog felfedezését jelenti. A neofóbiát gyakran valamilyen új, eddig ismeretlen objektum vagy élelem forrás segítségével mérik, míg a felfedezőkészséget leginkább ismeretlen terület felderítésével vizsgálják. Különbség lehet az

egyedek között abban is, hogy mennyi időt töltenek az ismeretlen dolog felderítésével, azaz mennyire alaposak.

3. Aktivitási tengely (Passzív – Aktív)

Az általános mozgási aktivitást jelöli, amelyet az állat az általa ismert területen végez.

4. Agresszivitás tengely (Alacsony – Magas agresszivitású)

Az agresszió jelenthet fenyegetést, támadást, üldözést vagy dominancia szituációkban mutatott viselkedést és ezek ellentétét.

5. Szocialitás tengely (Aszociális – Szociális)

A társas viselkedést a fajtársakkal szemben vizsgálják, ahol általában az a meghatározó, hogy az egyed hányszor és milyen minőségben lép szociális interakciókba, vagy hogyan reagál azok hiányára.

A *Big Five* által sugallt felosztással szemben a főemlősök körében 14 csoportba sorolható személyiségjegyeket vizsgálnak, amelyek inkább az emberi pszichológiában bevett elkülönítéseket tükrözik, továbbá módszertani különbségként említhető, hogy sok esetben szubjektív megfigyelőket alkalmaznak (Freeman & Gosling 2010). Meg kell említeni, hogy olyan fontos viselkedésekben is fellelhetők konzisztens egyedi különbségek, mint amilyen például az utódgondozás (Curley & Branchi 2013), vagy a táplálkozási aktivitás (Herczeg *et al.* 2013) melyek nem szerepelnek a *Big Five*-nek megfelelő személyiség tengelyek között. Egyúttal bizonyos kutatók megkérdőjelezzik például az explorációs tengely létjogosultságát. Garamszegi *et al.* (2013) meta-analízise szerint az új tárgy felderítése a kockázat-vállalással, míg egy ismeretlen terület bejárása az általános aktivitással mutat összefüggést – mindkettő az eredeti megfogalmazás szerint az explorációs viselkedéshez tartozik. Ezek alapján a *Big Five* féle elkülönítés nem állja a helyét minden esetben és inkább javasolt ökológiai funkciók alapján elkülöníthető, tisztán meghatározható viselkedések vizsgálata (Herczeg *et al.* 2013).

Mindenképpen fontos hogy a vizsgálatokat végző kutatók jól elkülöníthető személyiségjegyeket vizsgáljanak és a szakterület pontos meghatározásait alkalmazzák. Ellenkező esetben megeshet, hogy két funkcionálisan nem különböző viselkedés között találnak összefüggést a kutatók (Herczeg & Garamszegi 2012). Statisztikai módszerek szempontjából sem mindegy a megfelelő meghatározás alkalmazása (Garamszegi & Herczeg

2012; Dingemanse *et al.* 2012a). A disszertációban általam használt és az állati személyiséghez kapcsolódó fogalmakat az 1. Táblázatban foglaltam össze (Garamszegi & Herczeg 2012; Jandt *et al.* 2014; Urszán *et al.* 2015).

Az általam használt definíció szerint a viselkedési konzisztencia azon a esete, amikor egy adott viselkedésen belül konzisztensen elkülönülnek az egyedek (azaz a viselkedés repetabilitást mutat), az állati személyiséget jelenti. Az ebben a formában értelmezett állati személyiség a következő egyedre jellemző mérőszámokkal jellemezhető. A viselkedési típus az egyed „átlagos viselkedése”, amely az egyedenként ismételt lement viselkedési változókból származtatható egy-egy személyiségjegyet illetően. Ennek kapcsán beszélhetünk viselkedési megjósolhatóságról, amely megmutatja, hogy a rendszeres ismétlések során egy állat mennyire pontosan mutatja saját viselkedési típusát (Stamps *et al.* 2012). Ezt az egyedi változatosságot a viselkedésben állandó környezetben is mutatja az állat, azaz nem azonos az egyed viselkedési plasztikusságával – amely a környezeti változásra indukálódott viselkedési válasz mértéke. A viselkedési konzisztencia következő szintjén a konzisztencia funkcionálisan különböző viselkedéseken keresztül lép fel (azaz a viselkedések között korrelációt találunk). Ilyenkor viselkedési szindrómáról beszélünk, amely a populációra jellemző jelleg – mivel csak több egyed együttes analízisivel lehetséges az észlelése. A viselkedési szindróma alapesetben egyedi szinten nincs számszerűsítve, de például dimenziócsökkentő módszerekkel (pl. főkomponens analízis) egyedileg becsülhető.

Szót kell még ejtenem az evolúcióbiológiai szakirodalomból átemelt reakciónorma megközelítés alkalmazásáról a viselkedési konzisztencia vizsgálatának tekintetében (*behavioural reaction norm approach* - Dingemanse *et al.* 2010; Dingemanse & Wolf 2013), amely a viselkedési konzisztenciát egyéni görbékből vezeti le. Ebben a megközelítésben az egyedi viselkedést egy környezeti gradiens függvényében ábrázolják. Ilyenkor az egyedek önálló viselkedési egyenesének meredeksége azonosítható a viselkedési plaszticitással, míg a személyiséget az egyed statisztikailag centralizált környezetben mutatott statisztikai interceptje jelenti. Az egyedi mérések pontjainak távolsága az illesztett egyenestől a viselkedési megjósolhatóságot adja meg. Ez a megközelítés megfelelő kísérlettervezés mellett alkalmas arra, hogy a viselkedést kialakító genetikai, környezeti és a kettő interakciójából eredő hatásokat szétválassza egymástól, illetve lehetőséget ad a viselkedési plaszticitást evolúciós kontextusban történő vizsgálatára (Dingemanse *et al.* 2010; Stamps & Groothuis 2010b; Westneat *et al.* 2011; Mathot *et al.* 2012; Dingemanse & Wolf 2013).

Kifejezés	Definíció
Viselkedési konzisztencia (<i>behavioural consistency</i>)	Konzisztens viselkedési különbségek egyedek között
Állati személyiség (<i>animal personality</i>)	Konzisztens egyedi különbségek egy viselkedésen belül (a viselkedési konzisztencia alosete)
Viselkedési szindróma (<i>behavioural syndrome</i>)	Konzisztens egyedi különbségek több, funkcionálisan elkülönülő viselkedés alapján (a viselkedési konzisztencia alosete)
Temperamentum (<i>temperament</i>)	Egy hipotetikus viselkedési háttérváltozó, ami különböző ökológiai kontextusokban funkcionálisan különböző viselkedésekként fejeződik ki (a viselkedési konzisztencia mögött álló pszichológiai kényszer)
Viselkedési típus (<i>behavioural type</i>)	Többszörös mérésekből számított átlagos viselkedés
Viselkedési plaszticitás (<i>behavioural plasticity</i>)	Környezeti változás által indukált változás az egyed viselkedésében (egyetlen egyed által mutatott reakciónorma)
Viselkedési megjósolhatóság (<i>behavioural predictability</i>)	Olyan egyedre jellemző viselkedési változás, amely független a környezet hatásától – leírja, hogy a viselkedési típus kifejeződése mennyire jelezhető előre a mérések között
Megküzdési stílus (<i>coping style</i>)	Stresszel szemben mutatott élettani és viselkedési válaszok elkülönülése a proaktív-reaktív tengely mentén (a tengelyről bővebben lsd. 13. oldal)
Életmenet szindróma (<i>Pace-of-Life Syndrome</i> , POLS)	Konzisztens egyedi különbségek viselkedési, élettani, kognitív és életmenet jellegekben

1. táblázat. A disszertációban előforduló kulcsfogalmak és definíciójuk.

1.2 A viselkedési konzisztencia az evolúció tükrében

A viselkedési konzisztencia létezéséből intuitív módon feltehető az a kérdés, hogy a jelenség nem korlátozza-e az evolúciót azáltal, hogy csökkenti az adaptív fenotípusos plaszticitást? Az állati személyiség jelenléte akár egyetlen viselkedésben is nagymértékben szűkítheti az egyed számára a lehetséges viselkedési repertoárt, továbbá a változó környezetben mutatott viselkedési plaszticitást is befolyásolhatja. A viselkedési szindróma csökkenti mind az adaptív plaszticitást, mind az adaptív evolúciót, ugyanis minden kapcsoltság alatt lévő viselkedésben csak egyszerre, azonos irányba ható változások képesek az irányultságot eltolni. Bizonyos esetekben a viselkedési konzisztencia maladaptív: például a *Dolomedes triton* haláspóknál megfigyelhető a párzás előtti kannibalizmus. Ennek mértéke eltérő, ám egyes nőstények minden hímeket megesznek, ezáltal kizárva magukat a párzásból; továbbá ez a jelenség nem tűnik el a nőstények elpusztulásával a populációkból, hanem minden generációban újra megtalálható (Sih *et al.* 2004b). A viselkedési konzisztencia maladaptív látszata ellenére az irodalomból ismeretes hogy mind gerincesek, mind gerinctelenek tekintetében rengeteg taxonnál tetten érhető valamiféle viselkedési konzisztencia (Smith & Blumstein 2008; Garamszegi *et al.* 2012, 2013; Carere & Maestripieri 2013). Az állati személyiség repetabilitása a közepes értéktartományba, illetve az alá esik (0,37-0,47), egy meta-analízis szerint (Bell *et al.* 2009). Mi lehet a látszólagosan maladaptív hatással bíró jelenség létezésére a válasz? Miért ennyire elterjedt a különféle állati taxonok között ez a jelenség? Miért van az, hogy hasonló állapotú élőlények különböző személyiség típusok kifejeződésével reagálnak ugyanarra a problémára? Ez evolúciós magyarázatot követel.

Például a haláspókok esetében a darwini perspektívát használva, az egyedi optimális viselkedések mentén haladva a jelenség nehezen magyarázható. A potenciális párzó partnereket elfogyasztó nőstény *D. triton* pókok fekunditása csökken, ami szembe megy az evolúció általános irányával (Mather & Logue 2013). Azonban a viselkedési szivárgás (*behavioural spillover*) logikáját használva, amely a viselkedési konzisztencia keretrendszeréből feltételezhető, Arnqvist és Henrikson (1997) úgy gondolta, hogy az agresszió összefügghet a táplálkozási viselkedéssel. Ez fiatal korban jelentősen hozzájárulhat a növekedéshez a felfokozott táplálkozás következtében, azonban ez a szelekciós nyomás alatt álló falánkság átszivároghat a felnőttkorba, ahol a fekunditás csökkenését okozza (Sih *et al.*

2004b). A hipotézist Johnson és Sih (2005; 2007) vizsgálta meg: nőstény pókokat követtek végig különböző életfázisokon keresztül, miközben mérték bátorságukat, agresszivitásukat, falánkságukat, növekedési rátájukat és fekunditásukat. A tanulmányok szerzői azt találták, hogy a juvenilis (nem ivarérett, fiatal) egyedek viselkedése előre jelezte a felnőtt viselkedést préda jelenlétében. A fiatalkori falánkság mértéke összefüggött a felnőttkorban mérhetővel, a fekunditással és az agresszivitással is. Ezek a viselkedések egyúttal összefüggést mutattak a kockázat-vállalással szimulált ragadozó támadással szemben. Johnson és Sih érvei szerint a fiatal pókoknak úgy kell viselkedniük (falánkak, agresszívak és bátrak), hogy maximalizálják a növekedést, a túlélést, s bizonyos esetekben a diszperziót – ugyanakkor ez ellentétes azzal, hogy a felnőttként a szaporodást kell maximalizálniuk. A kényszer, amelyet a viselkedések kapcsoltságából fakadó viselkedési szivárgás okoz, jelentős evolúciós következményeket idézhet elő, melynek eredménye, hogy a szelekció egyszerre preferálja is és ellene is szelektál a falánk, agresszív és bátor pókoknak (Mather & Logue 2013). Hasonló eset áll fenn, ha például egy szalamandra lárva akkor is aktív, amikor ragadozók vannak jelen (Sih *et al.* 2003). Ezek a mintázatok nem értelmezhetők, ha az adott viselkedést csak magában vizsgáljuk. Több viselkedés párhuzamos vizsgálatával az egyedfejlődés alatt azonban értelmet nyerhetnek önmagukban érthetetlen jelenségek is. Ugyanakkor újabb kérdésként felmerül az, hogy miért nem képes az evolúció szétkapcsolni az egyik életszakaszban adaptív, a másikban azonban maladaptívra váló asszociációkat? Miért ilyen rugalmatlan a viselkedési architektúra?

Egy flexibilisebb architektúra evolúcióját elméletileg két dolog is akadályozhatja. Hiába előnyös egy ilyen rendszer, ha evolúciós úton nem elérhető. Egy komplex fenotípusból a másikba való átmenet a legtöbb esetben több köztes lépést igényel (például új hormonális rendszer csak több lépésben tudna kialakulni). Átmeneti lépések azonban önmagukban előnytelenek lehetnek, azaz az előnyösebb fenotípus evolúcióját megakadályozzák a rátermettségi térben lévő völgyek, ha a jelenlegi viselkedési korrelációk megfeleltethetőek egy lokális csúcshoz – jelezve, hogy az összefüggő jellegek valamelyest jól adaptálódtak egymáshoz (Wolf *et al.* 2013). A másik lehetőség, ha egy flexibilisebb viselkedési architektúra mégsem lenne előnyös. Ilyen helyzetekben várható, hogy az evolúció során adaptív viselkedési csatornázás következik be (West-Eberhard 2003; Edgell *et al.* 2009). Ilyen helyzet állhat elő, amikor a rugalmasság költségekkel jár, melyeket nem tud kompenzálni az ezzel járó előny. Mindkét esetben fennmaradhatnak az elsőre maladaptívra tűnő korrelációk (Wolf *et al.* 2013).

A viselkedési konzisztencia módszertani problémát is okoz, ha klasszikus evolúcióbiológia segítségével kívánjuk vizsgálni. Ennek a megközelítésnek követelményei: az

egyedek különbözzenek a vizsgált jellegekben; a vizsgált jellegek változatosságának legyen legalább részleges genetikai háttere; a vizsgált jelleg egyedi értékei különböző rátermettséggel járjanak az egyedek számára (Lynch & Walsh, 1998). A viselkedési konzisztencia a következő problémákat okozza ebben a keretrendszerben szemlélve.

A viselkedési konzisztencia egyedi szinten alapesetben nem értelmezhető. Az állati személyiség azonosításához egy adott populáció személyiségjegyekben mutatott repetabilitását vizsgálják. Továbbá a személyiség csak több változó segítségével (viselkedési típus, viselkedési megjósolhatóság, viselkedési plaszticitás), illetve görbékből származtatva írható le (reakciónorma megközelítés). A viselkedési szindróma korrelációkon keresztül mutatható ki, amely a személyiséghez hasonlóan a populáció tulajdonsága, így alapesetben egyedi szinten nincs kvantifikálható értéke, jelenleg számszerűsíteni csak valamilyen populációhoz vagy ideális esethez hasonlító módszerrel lehetséges (pl. Herczeg & Garamszegi 2012).

A viselkedési konzisztencia esetében nem zárható ki, hogy a jelenség a fenotípusos plaszticitáson keresztül jön létre (pl. pókokban, Sweeney *et al.* 2013). Ha ez igaz, akkor egy adott genotípus különböző környezetekben más-más személyiséget alakíthat ki, így elrejtve magát a direkt szelekciós hatások elől. Valószínűleg bizonyos esetekben a viselkedési szindrómát jelentő összefüggések a funkcionálisan különböző viselkedések között pusztán környezeti hatásra alakulnak ki, függetlenül az egyedek genotípusától. A viselkedési típusokra mesterségesen szelektált vonalakban egy adott genotípus jellemzően egy adott viselkedési tengely egyik végpontja közelében alakít ki viselkedési repertoárt. Ilyen rágcsáló és madár vonalakban többször megfigyelték, hogy a tengely két végpontja közelében lévő viselkedési típusok teljesen átalakulnak egymásba, ha a korai egyedfejlődés során jelentős ingerek érik a fejlődő állatokat, legyen szó anyai hatásról vagy éppen az alom összetételéről (Curley és Branchi 2013; Groothuis & Maestripieri 2013). Mindez epigenetikus szabályozó rendszeren keresztül jön létre (Caramaschi *et al.* 2013; Curley & Branchi 2013), amely befolyásolhatja a génekre kifejtett szelekciós folyamatokat. Továbbá ismert, hogy mitokondriális DNS-beli eltérések is vezethetnek konzisztens egyedi különbségekhez a személyiségben az anyagcserén keresztül (pl. Løvlie *et al.* 2014). Mivel gyakran egy populáción belül széles spektrumát találjuk a személyiségeknek, ezekhez közvetlenül rátermettséget kapcsolni komplex vizsgálatokat kíván. A már tárgyalt viselkedési szivárgás jelensége a funkcionálisan különböző viselkedések összekötésével komplex szelekciós mintázatokat eredményezhet, amelynek felderítése igen nehéz, ezért a mögöttes hatások rejtve maradhatnak.

1.3 Hipotézisek a viselkedési konzisztencia létezésének magyarázatára

A viselkedési konzisztencia széleskörű létezésének magyarázatára több hipotézis is született. A stressz kezelési stílus teória (*stress coping styles*) a stresszre adott viselkedési és élettani válaszok közötti összefüggéseket tárja fel és keres rájuk magyarázatot (Koolhaas *et al.* 1999; Caramaschi *et al.* 2013). Cannon (1916) munkássága tárt fel először efféle összefüggést egerekben: a harcban mutatott teljesítmény és a menekülés összefüggött a szimpatikus idegrendszer aktivitásával és a mellékvese kéreg szimultán stimulációjával. A kutatók észrevették a későbbiekben, hogy azok az egerek, amelyek inkább nyernek a harcban, nagyobb eséllyel szenvednek kardiovaszkuláris tünetektől, melynek a magasabb szimpatikus idegrendszeri aktivitásuk az oka. Azok az egerek, melyek inkább veszettek vagy behódolóak voltak, a Hipotalamusz-Hipofízis-Mellékvese (*HPA*) tengely fokozott aktivitását mutatták (Henry & Stephens 1977). Olyan vizsgálatok segítségével, melyek a stresszre adott élettani válaszok mellett, a funkcionális viselkedésbeli különbségekre is kitértek, Koolhaas *et al.* (1999) megalkották a megküzdési stílusok fogalmát (*coping styles*). Koolhaas és munkatársai kétféle fő stratégiát különítettek el. A proaktív stratégia agresszivitást, kockázat-vállalást és rugalmatlan viselkedést jelent, és általában jellemző rá a „harcolj vagy menekülj” (*fight or flight*) viselkedési reakció, amely magas fokú érzelmi aktivitásra utal. Ezzel szemben a reaktív stratégiát folytató állatok agressziója alacsony, kockázatkerülők és viselkedésük rugalmas, emellett stresszhelyzetben gyakran megfagyással reagálnak. Ezt a mintázatot a viselkedési és élettani stratégiák elkülönülésben megtalálták disznóknál (Hessing *et al.* 1994), madaraknál (Groothuis & Carere 2005) vagy éppen főemlősöknél (Kalin & Shelton 2003), de halakban is (Øverli *et al.* 2007). Hasonló, bár bonyolultabb összefüggések a konzisztens személyiségjegyek és az élettani jellegek között az embereken végzett vizsgálatokban is tetten érhetőek (Oswald *et al.* 2006). A tapasztalt jelenségek idegrendszeri, hormonális hátterét a kutatók mesterséges szelekciós vonalak létrehozásával vizsgálták (összegezve Caramaschi *et al.* 2013 által).

A megküzdési stílussal foglalkozó, laboratóriumi állatok vizsgálatából származó eredmények szolgálták a „kényszer” hipotézis alapjául, amely a természetben megfigyelhető viselkedési konzisztencia mintázatokat hívatott megmagyarázni (Bell 2005). A kényszer hipotézis azt feltételezi, hogy a konzisztens viselkedések és a funkcionálisan különböző személyiségjegyek közötti összefüggéseket egy közös (pl. élettani) háttér okozza. Ilyen lehet a

több viselkedést egyszerre befolyásoló hormonális hatás (Ketterson & Nolan 1999); genetikai kapcsoltság, meghatározottság, pleiotrópia (van Oers *et al.* 2005; van der Waaij *et al.* 2008; Dingemanse *et al.* 2009; van Oers & Mueller 2010; Dochtermann & Dingemanse 2013; Rigterink *et al.* 2014); vagy pszichológiai alapok (a temperamentum létezése, Gosling 2001; Garamszegi *et al.* 2013). Az ilyen kényszerek megléte ahhoz vezet, hogy a viselkedések plasztikussága csökken, illetve az egyes viselkedések nem képesek gyors evolúciós változásra a háttérben álló élettani és genetikai szerkezet komolyabb átrendeződése nélkül - azaz a konzisztencia megléte, vagy épp hiánya nem az éppen aktuális környezetre adott választ tükrözi. Továbbá, ha az egyik viselkedésre hatnak a szelekciós erők, akkor a másik is meg fog változni azok kapcsoltsága miatt. Ebből az következik, hogy kapcsolt viselkedések esetén a viselkedések független optimalizációjára nincs lehetőség. A kényszer hipotézissel összecseng a megküzdési stílusok vizsgálata közben felderített mögöttes mechanizmusok beazonosítása is, illetve a mesterséges szelekcióval létrehozott, viselkedésükben is különböző vonalak egyedeinek tanulmányozásával kapott eredmények (Curley & Branchi 2013; Caramaschi *et al.* 2013).

A kényszer hipotézissel szemben az adaptív hipotézis szerint az állati személyiség és a funkcionálisan különböző viselkedések kapcsoltsága nem kényszerként fogható fel, hanem adaptív válaszként a szelekciós erőkre (Bell 2005; Dingemanse *et al.* 2007). Ha a kényszer hipotézis magában igaz lenne, akkor egyazon fajon belül, különböző populációk között ugyanazt a viselkedési konzisztenciát lehetne megfigyelni a változó szelekciós hatások ellenére is. Az adaptív hipotézis értelmében a viselkedési konzisztencia lokális adaptációként jön létre – az ennek felderítésére irányuló vizsgálatok általában több különböző élőhely típusban élő populációt hasonlítanak össze, főleg mivel a viselkedési konzisztencia csoport szintű jelenség. A háromtüskés pikó (*Gasterosteus aculeatus*) két különböző ragadozó nyomást tapasztaló populációjának vizsgálatával Bell (2005) megállapította, hogy viselkedési szindróma csak abban a populációban volt jelen, ahol erős volt a ragadozó nyomás. Ez alapján Bell úgy gondolta, hogy a viselkedési konzisztencia a háromtüskés pikó esetében nem állhat a kényszer hipotézisben feltételezett erős szelekciót korlátozó kényszerek alatt. Dingemanse *et al.* (2007) a kérdést 12 pikó populáción vizsgálta újra. Az eredmények alapján egyértelmű volt, hogy viselkedési szindrómák csak a ragadozó nyomásnak kitett populációkban alakultak ki, valószínűleg szelekciós válaszként a ragadozók jelenlétére. Habár a kutatók vadon befogott halakat használtak, és így az evolúciós háttér tesztelhetetlen volt, úgy vélték, hogy ebben az esetben az adaptív hipotézist sikerült igazolniuk a genetikai háttér vizsgálata nélkül is. Ugyanakkor más vizsgálatok (Brydges *et al.* 2008; Pruitt *et al.* 2010) nem találtak

eltéréseket különböző szelekciós nyomásnak kitett populációk között.

Bell és Sih (2007) továbbment a kérdésben, és megvizsgálták a Bell 2005-ös vizsgálatában szereplő ragadozómentes populáció egyedeinek válaszát ragadozó jelenlétére. Ismert volt, hogy az ebben a populációban lévő egyedek nem mutatnak viselkedési szindrómát. A kísérlet során hagyták, hogy egy ragadozó elfogyassza a kísérleti állatok felét. A túlélőket ismét megmérve közvetlenül tesztelték a ragadozó okozta szelekció, és a fenotípusos plaszticitás hatásait a viselkedési szindróma kialakulására. Azt tapasztalták, hogy a túlélőknél kialakult a kockázat-vállalás – agresszió szindróma, amely alapvetően a ragadozó nyomás alatt álló populációk viselkedésére jellemző. Ezt a mintázatot kétféle jelenség is okozhatta. Korrelációs szelekciós hatásként a ragadozó eleve azokat az egyedeket fogyasztotta el, amelyekben a kockázat-vállalás és az agresszió között ellentétes irányú összefüggés állt fenn. Habár ebben a vizsgálatban a bátrabb állatok nagyobb eséllyel estek prédául, ez az összefüggés az agresszió esetében nem volt igaz, így a korrelációs szelekció hatása elvethető. A másik lehetőség hogy a ragadozó jelenlétére a fenotípusos plaszticitás segítségével reagáltak az állatok, létrehozva a viselkedési konzisztenciát – ha valóban ez áll a tapasztalt mintázat háttérében, akkor a viselkedési konzisztencia nem lokális (genetikai) adaptáció hatására jön létre egy populációban.

Sweeney *et al.* (2013) pókok vizsgálatával jutottak olyan eredményre, amely támogathatja az egyéni tapasztalat és a fenotípusos plaszticitás fontos szerepét. Mesterségesen szaporított egyedeket hasonlítottak össze laboratóriumi nevelés és szabadon eresztes majd újrafogás segítségével több életszakaszon keresztül. Eredményeik alapján viselkedési szindróma csak az ivarérett stádiumú és vadon nevelkedett pókban alakult ki. Ebben a csoportban a mortalitás nagyon alacsony volt, amely alapján Sweeney *et al.* (2013) elvetették, hogy a mintázat erős szelekciós nyomás hatására jött létre, az szerintük a környezet és az egyéni tapasztalat által kiváltott fenotípusosan plasztikus válasz eredménye lehetett.

Az anyai hatások meghatározóak lehetnek abban, hogy az utódokat felkészítsék a várható környezetre, s ilyen formán nem meglepőek azok az eredmények, melyek arról szólnak, hogy a szülők befolyásolják az utódok személyiségét (összefoglalva Groothuis & Maestriperi 2013). A laboratóriumi rágcsálók vizsgálatából egyértelműen kitűnik, hogy a korai egyedfejlődési szakaszban az anyai viselkedés meghatározó tapasztalat lehet. Ha például kicserélik az anyákat, vagy mesterséges módon változtatnak a gondozási viselkedésen, akkor az utódok az aktuális anya törzsére jellemző elhelyezkedést veszik fel a viselkedési tengelyeken (összefoglalva Curley & Branchi 2013). Ezzel egyező eredményt talált Schuett *et al.* (2015) madaraknál, ahol is az explorációt nem az eredeti szülők génjei határozták meg az

utódban, hanem a gondozó anya viselkedési mintázata. A SAL (gyorsan támadó) és LAL (lassan támadó) egérvonalak a proaktív és reaktív megküzdési stílusoknak felelnek meg. Ha a LAL vonalban manipulálják az almokban a nemeket, akkor az alapesetben meglévő viselkedési szindróma a neofóbia és az agresszió között megszűnik (Benus & Henkelman 1998) – ami arra utal, hogy még szelekciós vonalakban sem feltétlenül eredendően fixek a viselkedési konzisztenciából fakadó korrelációk. A kényszer illetve adaptációs hipotézisek vizsgálatai és a fenti eredmények együttesen felhívják a figyelmet arra, hogy a viselkedési konzisztencia megfelelő evolúciós vizsgálatához a genetikai, környezeti és a kettő interakciójából származó hatások együttes figyelembevétele szükséges.

Rand *et al.* (2003) és Dall *et al.* (2004) munkájának nyomán több modell is született, amelyek a viselkedésben és állapotváltozóban (*state variables*) meglévő egyedek közti különbségek megjelenésének és fennmaradásának együttes magyarázatára fókuszálnak. A modellek szerint a viselkedések és az állapotok között fennálló pozitív-negatív visszacsatolások segítségével maradhatnak fenn (Sih *et al.* 2015). A viselkedési konzisztenciában tapasztalható repetabilitást magyarázhatják az egyedek között különböző, lassan változó vagy fixált állapotváltozók (Dall *et al.* 2004; Wolf & Weissing 2010; Dingemanse & Wolf 2010; Luttbeg & Sih 2010). Ennek értelmében az egyedek azért különböznek viselkedésükben, mert állapotukban is különböznek, és e különbségeknek megfelelő adaptív válaszok formájában állítják be viselkedésüket (Sih *et al.* 2015). Egy egyed állapota minden olyan tulajdonságot jelent, amely hatással van az egyed által mutatott viselkedések költségeire és előnyeire (Houston & McNamara 1999), legyen szó változékonny energiaállapotról, kondícióról, szaporodási sikerről, élettani változókról, morfológiáról, információs szintekről, tapasztalatról, szociális rangról. Egy egyed állapotába olyan változók is tartoznak, amelyek nem a fókuszban lévő egyed egyedi tulajdonságai, hanem a szociális környezet részei, versenytársak, ragadozók, paraziták (Sih *et al.* 2015). Bármelyik ilyen tulajdonságban lévő konzisztens egyedi különbségek, az adaptív állapot-függő viselkedésekkel együttesen magyarázhatják a konzisztens egyedi különbségek meglétét az állati személyiségben. Az ezek között fennálló visszacsatolási körök képesek fenntartani a korrelációs szelekción keresztül konzisztensen elkülönülő labilis állapotokat és az ahhoz csatlakozó konzisztens egyedi különbségeket a viselkedésben (Sih *et al.* 2015).

A legtöbb visszacsatolási modell abból indul ki, hogy az egyedek adaptív módon az állapotukhoz állítják viselkedésüket (pl. a nagyobb befektetéssel rendelkezők óvatosabbak), ugyanakkor az állapotváltozó nem reagál adaptív módon a viselkedés változására. Egy alternatív nézet szerint a viselkedési konzisztencia valójában egy integrált és adaptív

fenotípusból származik, amelyben az állapot és a viselkedés adaptívan reagál egymásra (Sih *et al.* 2015). A klasszikus héja-galamb játék evolúciós változatában, a ko-evolváló állapotváltozó hiányában az evolúció olyan egyedeket részesít előnyben, amelyek inkonzisztensek viselkedésükben (amelyek folyamatosan változtatják viselkedési stratégiájukat). Ugyanakkor, ha egy állapotváltozó ko-evolvál a viselkedéssel (pl. agresszió - metabolikus ráta) akkor különféle, konzisztens személyiségeket kapunk melyek összefüggnek eltérő konfigurációjú élettani paraméterekkel: például alacsony anyagcsere rátájú egyedeket, melyek nem agresszívek szemben az agresszív, gyors anyagcseréjű egyedekkel (Wolf & McNamara 2012). Ha ezt a modellt kitágítjuk, akkor több jelleget integrálva előre jelezhetjük gyors és lassú általános életmenet szindrómák (*pace-of-life syndromes*; POLS) kialakulását, melyek összekapcsolják a viselkedést, a kogníciót, az élettant és a rátermettséget (Biro & Stamps 2008; Réale *et al.* 2010b; Sih & Del Giudice 2012; Sih *et al.* 2015).

1.4 A POLS hipotézis bemutatása

Réale *et al.* (2010b) által bevezetett POLS hipotézis integrálja a viselkedést, az életmenet stratégiákat és különféle élettani állapotokat a gyors-lassú életmenet kontinuum mentén. A hipotézis szerint a különféle viselkedési típusok, életmenet stratégiák és élettani állapotok együttese bizonyos esetekben adaptívabbak lehetnek, mint mások. Ebből fakadóan adott populáción belül a konzisztensen elkülönülő viselkedések, azaz személyiségek az egyedi életmenet stratégiák hozományai (Stamps 2007; Wolf *et al.* 2007; Careau & Garland 2012). A környezet változékonyságának köszönhetően a különböző kombinációk egyenlő rátermettséget jelenthetnek az élet során, mert változataik más-más környezetben lehetnek adaptívak (Biro *et al.* 2006; Réale *et al.* 2010b; Wolf & Weissing 2010). A 2. táblázatban összefoglaltam Réale *et al.* (2010b) alapján, hogy a gyors és a lassú POLS miben tér el egymástól, kiegészítve a kognícióra vonatkozó előrejelzésekkel (Sih és Del Giudice 2012).

Lassú POLS	Gyors POLS
Hosszú élet	Rövid élethossz
Későbbre tolt szaporodás	Korai szaporodás
Alacsony növekedési ráta	Magas növekedési ráta
Alacsony diszperzió	Magas diszperzió
Nagyfokú utódgondozási készség	Alacsony utódgondozási készség
Alacsony agresszió	Magas agresszió
Kockázatkerülő	Kockázat-vállaló
Alapos és lassú exploráció	Felületes és gyors exploráció
Alacsony aktivitás	Magas aktivitás
Magas szociabilitás	Alacsony szociabilitás
Lassú tanulási képesség új szituációban	Gyors tanulási képesség új szituációkban
Kiváló visszafordításos tanulás	Rossz visszafordításos tanulás
Hatékony információ feldolgozás	Felületes információ feldolgozás
Rugalmas rutinképzés	Rugalmatlan rutinképzés
Magas HPA aktivitás	Alacsony HPA aktivitás
Alacsony szimpatikus idegrendszeri aktivitási hajlandóság	Magas szimpatikus idegrendszeri aktivitási hajlandóság
Magas paraszimpatikus idegrendszeri aktivitási hajlandóság	Alacsony paraszimpatikus idegrendszeri aktivitási hajlandóság
Lassú anyagcsere	Fokozott anyagcsere
Alacsony érzékenység az oxidatív stresszre	Fokozott érzékenység az oxidatív stresszre
Erős immunválasz	Gyenge immunválasz

2. táblázat. A gyors-lassú életmenet szindróma (POLS) tengely mentén elkülönülő két szélső stratégia életmenettel kapcsolatos, viselkedési és élettani tulajdonságai (Réale *et al.* 2010b) kiegészítve kognitív tulajdonságokkal (Sih & Del Giudice 2012)

A proaktív állatok a POLS tükrében a következő viselkedést mutatják: aktívak, kockázat-vállalók, gyors, de felületes felfedezők, aszociálisak és agresszívek. A reaktív állatok ezzel szemben passzívak, kockázatkerülők, lassú, de alapos felfedezők, szociálisak és nem agresszívek. A POLS hipotézis egyes perdikcióit megjelenése után többen is tesztelték, de

leginkább elemenként. Careau *et al.* (2011) összefüggést talált az őzegerek (*Peromyscus maniculatus*) anyagcsere rátája és felfedező viselkedése között a hipotézis perdikcióinak megfelelően. Niemelä *et al.* (2012) a kockázat-vállalás-immunválasz közti előre jelzett összefüggést találta meg, azonban a vizsgált texasi tücsökben (*Gryllus integer*) nem volt nyoma a kockázat-vállalás és a növekedési ráta összefüggésének. David *et al.* (2012) zebra-pinty (*Taeniopygia guttata*) vizsgálatával kimutatta az összefüggést a proaktivitás mértéke és a táplálkozási hajlandóság között. A sebes pisztráng esetében (*Salmo trutta*) Adriaenssens és Johnsson (2013) megtalálta az előre jelzett agresszió-mortalitás összefüggést, ugyanakkor a szintén észlelt negatív aktivitás-mortalitás összefüggés ellentmondott a POLS hipotézisben foglaltaknak. Hulthén *et al.* (2013) széles kárász vizsgálatával (*Carassius carassius*) kimutatta, hogy a kockázat-vállalóbb halak trendszerűen gyorsabban nőnek, továbbá morfológiai plasztikusságuk is magasabb. Le Galliard *et al.* (2013) az elevenszülő gyík (*Zootoca vivipara*) vizsgálatánál a POLS hipotézisnek ellentmondó összefüggéseket talált abban a tekintetben, hogy a gyors anyagcseréjű és felületes felfedező fiatalok túlélése ugyanolyan nagy volt, mint az alacsony anyagcseréjű, alapos felfedezőké. Løvlie *et al.* (2014) a babzsizsik vizsgálatával (*Callosobruchus maculatus*) támogatta a POLS hipotézis azon előrejelzését, hogy az aktívabb állatok rövidebb ideig élnek. Cole és Quinn (2014) széncinege (*Parus major*) vizsgálatával azt találta, hogy az alacsony kockázatot vállaló madarak inkább a saját túlélésükbe fektetnek és ezen keresztül egy valószínűsíthető későbbi szaporodásba, mint a jelenlegi szaporodásba, ha veszélyeztetve érzik magukat. Az irodalmat áttekintve látható, hogy több tanulmány is talált a POLS hipotézis által feltételezett összefüggéseket, de az életmenet szindrómák bizonyos elemeit nem sikerült kimutatni, és ellentmondások is akadtak.

A proaktív stratégia a rutinképzésen keresztül inkább állandó környezetben jelenthet előnyt az állatok számára (Sih *et al.* 2004b). A proaktív állatok gyors fejlődésen keresztül kevésbé költséges kognitív apatatust építenek ki (Coppens *et al.* 2010; Niemelä *et al.* 2013), amely alacsony viselkedésbeli varianciát és plaszticitást eredményezhet. A stresszre válaszként adott megküzdési stílussal foglalkozó tanulmányokból kitűnik az is, hogy a proaktív állatok leginkább belső állapotuknak megfelelően határozzák meg viselkedésüket. A reaktív állatok ezzel szemben kevésbé hajlamosak rutinképzésre, sokkal érzékenyebbek a külső hatásokra és változó környezetekben teljesítenek jól. Ezáltal a külső környezet nagyobb hatással bírhat a viselkedési konzisztencia kialakulására és a plasztikusságára a reaktív stratégiát folytatók esetében, mint a proaktív állatoknál (Carere & Maestripieri 2013).

1.5 A viselkedési konzisztenciát vizsgáló kísérletek esetében figyelembe veendő tényezők

A viselkedési konzisztencia vizsgálata a legtöbb esetben viszonylag kevés egyedden történik, mivel minden egyedet többször kell mérni és ez nehezen kivitelezhető (Garamszegi & Herczeg 2012; Stamps *et al.* 2012). Az így kapott mérési eredményekből statisztikai módszerekkel meghatározzák a személyiség jelenlétét repetabilitás becslés segítségével. Ezután meghatározzák a viselkedési típust, majd a funkcionálisan különbözőnek vélt viselkedések között korrelációk keresésével derítik fel a viselkedési szindrómák esetleges jelenlétét (Garamszegi és Herczeg 2012). Sok esetben viselkedési szindrómák detektálásánál a kutatók meglepészenek azzal, hogyha fenotípusos korrelációt találnak két funkcionálisan eltérő viselkedés között. Ez a megközelítés azonban hibás következtetések levonásához vezethet, hiszen a fenotípusos korrelációk egyedek közötti és egyedeken belüli korrelációk közös hatásából erednek (Dingemanse & Réale 2013). A funkcionálisan különböző viselkedések közötti korrelációt, azaz a viselkedési szindrómát ténylegesen csak az egyedek közötti korrelációk jelentik (Dingemanse & Doctermann 2013; Dingemanse & Réale 2013). Ha ezt nem vesszük figyelembe, előállhat az a helyzet, hogy amit találunk, viselkedési szindrómaként azonosítjuk annak ellenére, hogy nincs mögötte valódi egyedek közti eltérés. Ilyen hatást fejthet ki az egyedden belüli korreláción keresztül, ha a korrelációs szelekció miatt, mindegyik viselkedés egy közös irányba mozdul el vagy egyszerűen csak rosszul mérünk valamit (Dingemanse *et al.* 2010). Fenotípusos korreláció előállhat úgy is, hogy a mögöttes viselkedések nem repetabilisek (Bell & Stamps 2004).

Fontos, hogy a kísérleti állatok története is ismert legyen a kutatók előtt, hiszen már a születés előtti és a korai egyedfejlődési fázisban tapasztalt környezet meghatározó lehet a viselkedési konzisztenciára nézve (Curley & Branchi 2013). Nem beszélve arról, hogy a viselkedési konzisztenciát befolyásoló környezeti hatások könnyen származhatnak a kísérleti körülményekből (Ruiz-Gomez *et al.* 2008; Stamps & Groothuis 2010b). A viselkedési típusok vizsgálata önmagában nem elégséges, hogy a szelekció hatását teszteljük a személyiségre (Dingemanse & Réale 2013). A fent vázolt megközelítés teljesen figyelmen kívül hagyja az egyedi viselkedési megjósolhatóságot, amely akkor észlelhető, ha a vizsgált állatok mérési körülményei azonosak és a mérési hiba egyenlő mértékben oszlik meg közöttük. Több olyan kidolgozott módszer is megjelent, melyek az viselkedési megjósolhatóság viselkedési konzisztenciában betöltött szerepét vizsgálhatóvá teszik (Herczeg és Garamszegi 2012;

Stamps *et al.* 2012; Dingemanse és Dochtermann 2013). Stamps *et al.* (2012) mutatott rá Bernát-rákok (*Pagurus bernhardus*) és Ward korallsügerek (*Pomacentrus wardi*) vizsgálatán keresztül, hogy az egyeden belüli viselkedési változatosság (*Intra-individual variability*, IIV) fontos egyedi komponense lehet a viselkedési konzisztenciának. Ebben a tanulmányban a standardizált körülmények ellenére, a lehetséges összes befolyásoló elem kizárása után, még mindig statisztikailag szignifikáns eltérések mutatkoztak abban, hogy egy adott egyed mérései között mennyire pontosan követi saját viselkedését. A különböző egyedek más-más kiszámíthatósággal bírnak viselkedésükben egy adott kontextusban (Biro & Adriaenssens 2013), ezért elterjedőben van a viselkedési megjósolhatóság (*behavioural predictability*) kifejezés használata az egyéni viselkedési változatosság jelölésére, mellyel azt fejezzük ki, hogy az egyed viselkedésével mennyire pontosan alkalmazkodik a beálló helyzetekhez.

2. Célkitűzések

A kétéltűek kiváló alanyai az evolúciós ökológiai kísérleteknek, mivel összetett egyedfejlődésük és életmenetük során változatos környezetekkel kerülnek kapcsolatba, a diszperziós képességük viszonylag csekély és relatíve könnyen vizsgálhatóak a legtöbb fenotípusos jellegük kvantitatív genetikai alapjai (Beebe 1996; Miaud & Merilä 2001). Ezen felül jól látható és könnyen, gyorsan mérhető náluk a fenotípusos plaszticitás jelensége, amiért gyakori alanyai az ezzel foglalkozó vizsgálatoknak (pl. Denver 1997; Laurila és Kujasalo 1999; Merilä *et al.* 2000; Benard 2004; Lind & Johansson 2007; Luquet *et al.* 2011; Maher *et al.* 2013). Kétéltűek esetében már lárva korban (a metamorfózis előtt) is mérhetőek olyan életmenet változók, amelyek jelentős kihatással lesznek az egyedek egész életére. A fejlődési idő hossza és a realizált testtömeg alapvetően befolyásolja a lárvák és a juvenilis (átalakulás után lévő, de nem ivarérett) egyedek túlélését, sőt még a szaporodóképes korba jutott egyedeknél is kimutatható a lárvakori tulajdonságok rátermettségre gyakorolt hatása (Miaud & Merilä 2001). A legtöbb faj rövid időt tölt a lárva stádiumban, ezért már egy pár hónapos vizsgálat során felmérhetőek a rátermettséget indirekt módon becsülő jellegek. Személyiség vizsgálatok terén a csoportról kevés tanulmány áll rendelkezésre (Sih *et al.* 2003; Koprivinkar *et al.*, 2012; Wilson & Krause 2012), amelyek száma alapján a taxon extrém módon alulreprezentált a viselkedési konzisztenciával foglalkozó kutatásokban (Smith és Blumstein 2008; Garamszegi *et al.* 2012). A fentiek és korábbi kétéltűekkel való laboratóriumi tapasztalatom miatt döntöttem az erdei béka ebihalak viselkedési konzisztenciájának vizsgálatára mellett.

A disszertáció elméleti háttérében tárgyalt adaptív és kényszer hipotézisek teszteléséhez viszonylag sok adat áll rendelkezésre. Ezek többségét összevetve látható, hogy nem lehet egyértelműen állást foglalni egyik hipotézis mellett sem. A POLS hipotézis a személyiséget, élettani jellemzőket, a kogníciót és életmenet stratégiákat a rátermettséggel összefüggésben életmenet szindrómákba integrálja, és ezen keresztül kínál magyarázatot a személyiség jelenségére. Azonban a POLS hipotézis előrejelzéseit vizsgáló tanulmányok a hipotézis egyes feltételezéseit mutatták csak ki, az összes előre jelzett korreláció egyik esetben sem volt jelen. Bizonyos esetekben a vizsgálatok során pedig egyenesen ellentétes összefüggéseket találtak a kutatók. A kétéltűek kiválóan alkalmasak lehetnek a fentiek alapján POLS hipotézis egyes előrejelzéseinek tesztelésére, különös tekintettel a személyiség és az életmenet közötti összefüggésekre. Az erdei békák viselkedésének megjósolhatóságára

vonatkozó vizsgálataimmal az eddigiéknél összetettebb (komplexebb) módon szeretném tesztelni az életmenet szindróma hipotézis érvényesülésének feltételeit.

Több irodalmi adat is rendelkezésre áll az egyedfejlődési környezet fontosságáról a kialakuló viselkedési típus tekintetében (Curley & Branchi 2013; Groothuis & Maestripieri 2013). Vannak adatok arra nézve is, hogy az egyedfejlődés alatt az egyedre érő környezeti hatások képesek lehetnek viselkedési konzisztenciát kialakítani mind állati személyiség, mind viselkedési szindróma tekintetében (Benus & Henkelman 1998; Sweeney *et al.* 2013). Az egyedfejlődés alatt megtapasztalt ökológiailag releváns környezeti tényezők viselkedésre kifejtett hatásának vizsgálata ideális lehet a kételtűek esetében, ahol az ebihalak nagy számban nevelhetők kontrolált laboratóriumi körülmények között. Egy ilyen vizsgálat annak kimutatására is alkalmas lehet, hogy a csoport szinten megjelenő viselkedési konzisztencia milyen mértékben lehet eredménye az egyedfejlődési környezet által kiváltott fenotípusos plaszticitásnak.

Kísérleteimmal a következő kérdéseket, hipotéziseket szeretném tesztelni:

- a). Ha a természetből behozott petékből kikelő, egyesével és ragadozó jelenléte nélkül laboratóriumi *common garden* körülmények között (minden egyedre a laborban ugyanolyan körülmények és ingerek érnek, különbség köztük csak a kezelésekből van) tartott egyedek esetében konzisztensen elkülönülő személyiségek jelennek meg, akkor feltételezhető, hogy az adott populációban a személyiség genetikailag fixálódott komponenssel rendelkezik.
- b). Különböző egyedfejlődési fázisok között tesztelve felmérhető a személyiség stabilitása illetve változása az egyedfejlődés során. Egy korábbi vizsgálat alapján vadon befogott ebihalakban a személyiség konzisztensen megmaradt a metamorfózis után is. Azt várom, hogy fiatal és idősebb ebihalak személyisége is konzisztens lesz laboratóriumban nevelve.
- c.) Többször tesztelve az ebihalakat az egyedfejlődés során, kontrollként csak késői stádiumban tesztelt ebihalakat alkalmazva felmérhető magának a tesztnek az esetleges hatása a személyiségre nézve. Ez esetben várható, hogy a standard viselkedési tesztek nem fogják befolyásolni drasztikusan a személyiséget.
- d). A POLS hipotézis előrejelzései mentén összefüggést várok az ebihalak vizsgált személyiségjegyeinek viselkedési típusai és az indirekt rátermettség becslő életmenet

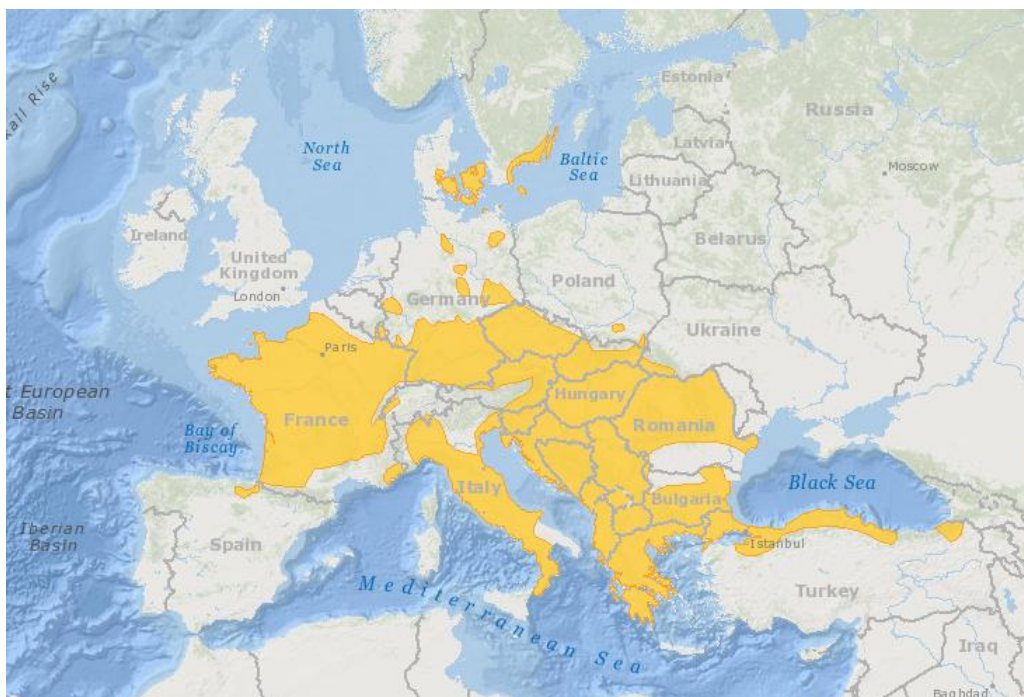
tulajdonságai között. A hipotézis alapján várható, hogy az aktívabb, bátrabb és felületesen felfedező egyedek hamarabb érik el a metamorfózist és relatíve nagyobb tömegnövekedést produkálnak egységnyi idő alatt.

e). Az egyedi viselkedésbeli megjósolhatóság és a rátermettség becslésére alkalmas változók (relatív tömegnövekedés, és fejlődési idő) közötti összefüggések felderítésével bővíthetők a POLS hipotézis előrejelzései.

f). Adott petecsomókból származó ebihalakat ökológiailag releváns környezeti tényezőnek kitéve (fajtársak jelenléte, ragadozók jelenléte) vizsgálható hogy a tapasztalatnak a fenotípusos plaszticitáson keresztül milyen hatása van a személyiség kialakulására az egyedfejlődés során. Az irodalom alapján várható hogy a ragadozó és a fajtárs jelenlét hatással lesz a személyiség kialakulására.

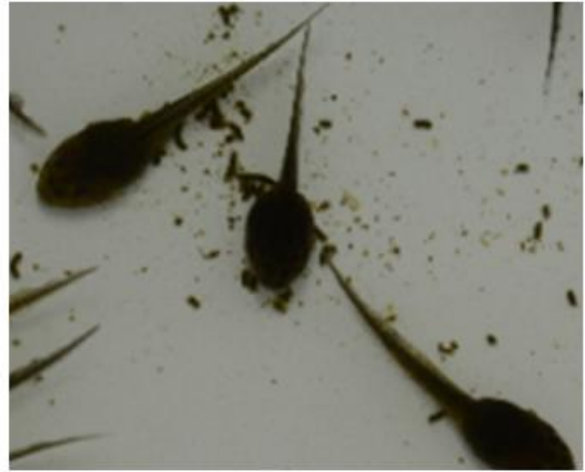
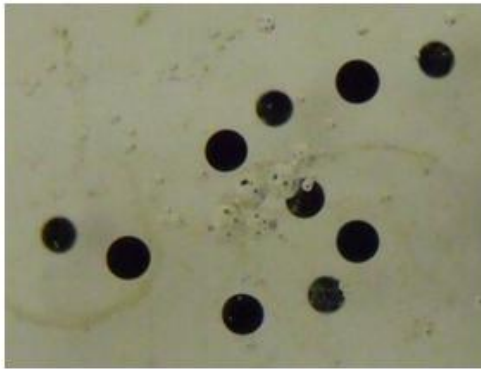
3. A vizsgált faj – az erdei béka (*Rana dalmatina*)

Az erdei béka (*Rana dalmatina* Fitzinger in Bonaparte, 1839) a kétéltűek (Amphibia) osztályán belül a farkatlan kétéltűek (Anura) rendjébe, a valódibéka-félék (Ranidae) családjába, a holarktikus elterjedésű barna- és bajszosbékákat magába foglaló *Rana* nembe tartozó faj. Az erdei béka legközelebbi rokonai a Pó vidékén honos olasz erdeibéka (*Rana latastei*) valamint a Dél-Balkánon előforduló görög béka (*Rana graeca*). Elterjedési területe az 1. ábrán látható, ahol tengerszinttől bizonyos helyeken egészen 1700 méter magasságig megtalálható. Főként lazább szerkezetű lombhullató erdőkben (tölgyes, bükkös, gyertyános, stb.) és azok nyílt részein, ritkábban réteken és cserjésekben fordul elő. Az ember által hasznosított területeken, például szántóföldek, legelők, csak ritkán találni meg. Túlevelű erdőkben nem fordul elő. Hazánkban a leggyakoribb barna, vagy bajszos béka, amely csakúgy, mint minden kétéltű fajunk, természetvédelmi oltalom alatt áll. Természetvédelmi értéke 10.000 forint (forrás: <http://www.khvsz.mme.hu>).



1. ábra. Az erdei béka (*Rana dalmatina*) elterjedési területe (forrás IUCN)

Az erdei béka (2. ábra) megjelenésében a hazánkban szintén előforduló gyepi békához (*Rana temporaria*) hasonlít. Habár az utóbbi jóval ritkább, főleg hegyvidéki területeken gyakran átfednek az elterjedések és a közös szaporodó hely használat is gyakori. Az erdei béka jóval gracilisabb és nyúlánkabb alkatú, mint a gyepi béka. Különösen feltűnőek hosszú lábai: ezeket előrenyújtva a sarokizület messze túlér az állatok orrán ellentétben a gyepi békával. Továbbá az orra inkább hegyesebb, mint a tompább orrú gyepi békáé. Hasi oldala is fehérebb vagy egyszínű, míg a márványozott, sötétebb színezetű has inkább a gyepi béka jellegzetessége. Az erdei béka hátának színe általában világosbarna, de ritkábban megfigyelhetőek vöröses színezetbe hajló példányok. Szembetűnő a fejen található kantár- és halántéksáv melynek sötét rajzolata nagy kontrasztban áll az állat többi színével. Ez rejti a dobhártyát a szem mögött, amely kisebb és közelebb áll a szemhez, mint a gyepi békánál. Az erdei béka jellemzően 6-8 centiméter hosszú, de a nőstények ennél nagyobbak is lehetnek. Szaporodási időszakban a hímek hüvelyk vánkosa nem üt el színezetében az ujjaktól. Az erdei béka ebihalak nagyméretű farok úszóval rendelkeznek, amely gyakran pöttyözött. Testük is viszonylag magas, amely megkülönbözteti a többi hazai faj lárváitól.



2.ábra. Az erdei béka (*Rana dalmatina*) különböző életszakaszai. Fent balra peték; fent jobbra hátsó láb fejlesztés kezdetén lévő ebihalak; középen metamorfózis kezdete; lent jobbra frissen átalakult egyed, lent balra kifejlett erdei béka. A Szerző és Laczi Miklós felvételeiből.

Az erdei béka hazánkban telelésből március elején jön elő (Görögországban január végén, Svédországban kora áprilisban; Hartel 2003). A telet elvermelve a szárazföldön tölti, de hidegebb régiókban a víz felszín alatt, az iszapba fúródva (Kuzmin 1999). Az ébredés után

nem sokkal indul a párzási időszak, s kizárólag ilyenkor láthatjuk az erdei békát vizek közelében. Szaporodó helyül a nagyobb keréknyomoktól a komolyabb, halakkal rendelkező tavakig, vagy patakok lassan csörgedező kiszélesedő részéig bármi megfelel számára. A szaporodási időszak korai szakaszában a hímek leginkább a víz mélyebb részét részesítik előnyben, majd később feljönnek a felszínre, ahogy a hőmérséklet emelkedik (Schneider *et al.* 1988). Ez a viselkedés befolyásolhatja a peték elhelyezését is, amelyet a gyepi békával ellentétben mindig magányos, labda alakú csomóban raknak le a nőstények. Ezek igen gyakran valamilyen víz alatti növényi részhez rögzítettek. Az erdei béka hímjei bizonyos esetekben territoriális viselkedést mutatnak, s úgy tűnik, felismerik a territóriumukkal határos többi hím hangjuk alapján (Lesbarrères és Lodé 2002) s a hímek hangja összefüggést mutat szaporodási sikerükkel (Lesbarrères *et al.* 2008). A nagyobb hímek érkeznek hamarabb s foglalnak el territóriumot, majd a nőstényekért folytatott harc klasszikus *scramble* típusú versengéssé alakul, ahogy az egyre több érkező hím szatellit viselkedésre áll át (Lodé és Lesbarrères 2004; Hettyey *et al.* 2005; Lesbarrères *et al.* 2008). Megfigyeltek viszonylag alacsony százalékban több híműl származó megtermékenyítést is (Lodé és Lesbarrères 2004). A peterakás általában éjszaka történik, a nőstény 500-1500 petét rak, melyek átmérője, tömege változó, a nőstény kondíciójától függ; továbbá kényszer kompromisszum (*trade-off*) áll fenn a peték tömege és a peték száma között (Weddeling *et al.* 2003). A nagyobb méretű nőstények mindezek mellett hajlamosak messzebb lévő peterakó helyek felkeresésére, akár az erdőszéleken túl is (Ponsero és Joly 1998). Az ebihalak 5-8 napon belül kelnek ki, néhány napig a szikzacskóból táplálkoznak, majd algákat, növényi részeket fogyasztanak, de elpusztult fajtársak teteméből is szívesen lakmároznak. Az erdei béka ebihalak ragadozó jelenlétében változtatnak farkuk morfológián (Lardner 2000). Az erdei békák szelektíven reagálnak a különféle ragadozók jelentette veszélyre, a szitakötő lárvákra reagálva legerősebben, s aktivitásukat is csökkentik (Hettyey *et al.* 2011). Halak jelenlétében a morfológiai válasz mellett aktivitásukat is jelentősen csökkentik és búvóhely használatuk is megugrik (Teplitsky *et al.* 2003). Az átalakuló egyedek május végén, június elején hagyják el a vizet, a szárazföldön az avarban élő gerinctelenekkel táplálkozva. Ivarérettségét 2-3 éves korukban érik el. Nappal a kifejlett állat az avar alatt tartózkodik, de borús, párás időben többnyire nappal is aktív. Jellegzetes rejtő színezete és robbanásszerű, akár két méteres ugrásai miatt nehezen észlelhető (Péchy és Haraszthy 1997).

3.1 A vizsgálatban résztvevő populáció élőhelye

A disszertációban részletezett vizsgálatok elvégzéséhez szükséges célpopulációt Dr. Kovács Tibor segítségével találtam meg, aki Vági Balázssal együtt végezte el a Pilis és a Visegrádi-hegység valamint környékének extenzív herpetofauna térképezését (Vági *et al.* 2013). A végül kiválasztott populáció a Szentendrei-szigeten található, a szaporodó hely ahonnét az állatokat gyűjtöttem pedig Szigetmonostor közelében (47°40'40.77"N, 19°5'31.47"E). Az erdei békák petéző helye ezen a területen egy régi kubik gödrökből álló tórendszer, amely főként kavics aljzattal bír, amelyet néhány cm vastagságban lágy iszap borít. A tavak szélein vízben álló bokorfüzek kiváló petéző helyeket nyújtanak, illetve a környező fákról behulló ágak biztosítják petecsomók megtapasztási helyeit (3. ábra).



3. ábra. A gyűjtési helyül szolgáló kubikos gödör együttesekből létrejött tórendszer. A felvételek a 2013-as év árvize után készültek. A Szerző saját felvételei.

2011-ben kérésemre a Duna-Ipoly Nemzeti Park rendelkezésemre bocsájtotta dr. Tóth Balázs hidroökológiai referens, Janata Károly örkerület vezető és dr. Hegyi Zoltán zoológiai referens területen végzett felmérésének eredményeit. Ez alapján megállapítható volt a tavakban többféle őshonos és invazív halfaj jelenléte (3. táblázat), melyek közül több is lehet ragadozója a nem mérgező erdei béka ebihalaknak.

Többszörös személyes kiszállások alkalmával segítőimmal megállapítottuk csíkbogárfélék (*Dytiscidae*), vízipoloskák (*Nepomorpha*) és karcsú acsák (*Aeshnidae*, pl. óriás szitakötő *Anax imperator*) gerinctelen ragadozók jelenlétét is, amelyek nagy predációs nyomást gyakorolhatnak az ebihalakra. A kavicsos aljzat és az ártéri kiettség miatt a tavak vízszintje erős ingadozást mutatott a Duna aktuális vízhozamának megfelelően, illetve a

nagyobb árhullámok rendszeresen halakat hoztak a tavakba, de a kisebb tavak majdnem teljes kiszáradása is megfigyelhető volt a kevésbé csapadékos években. Az erdei béka mellett a szaporodó helyet személyes megfigyeléseim szerint barna varangy (*Bufo bufo*), barna ásóbéka (*Pelobates fuscus*) és vöröshasú unka (*Bombina bombina*) és a kecskebéka komplex tagjai (*Pelophylax* spp.) is rendszeresen használják.

latin fajnév	magyar megnevezés
<i>Abramis ballerus</i>	lapos keszeg
<i>Abramis brama</i>	dévérkeszeg
<i>Alburnus alburnus</i>	szélhajtó küsz
<i>Aspius aspius</i>	balin
<i>Blicca bjoerkna</i>	karikakeszeg
<i>Carassius auratus</i>	ezüstkárász
<i>Esox lucius</i>	csuka
<i>Ameiurus nebulosus</i>	törpeharcsa
<i>Lepomis gibbosus</i>	naphal
<i>Leuciscus cephalus</i>	domolykó
<i>Leuciscus idus</i>	jászkeszeg
<i>Perca fluviatilis</i>	csapósügér
<i>Rutilus rutilus</i>	bodorka
<i>Sander lucioperca</i>	fogassüllő

3. táblázat. A Duna-Ipoly Nemzeti Park munkatársai által végzett halfaunisztikai felmérés eredményei az erdei béka célpopuláció szaporodó helyéről, 2010-es adatok.

4. Viselkedési konzisztencia és életmenet-szindrómák (POLS) vizsgálata

4.1 Bevezető

A klasszikus megközelítés értelmében a személyiséget csak egyféle jelzővel illetik, ez pedig a többször elvégzett mérés eredményeiből származtatott viselkedési típus. Ez a megközelítés azonban nem veszi figyelembe az egyedi viselkedési megjósolhatóságot sem a viselkedési plaszticitást, de ennek kivédésére már különféle módszerek állnak rendelkezésre. Az egyedeket környezeti gradiens (illetve jelenlét, hiány) mellett tartva, az egyedei reakció norma meredeksége megadja az egyed viselkedési plaszticitását (Dingemanse & Doehrmann 2013). Abban az esetben, ha sikeresen korrigálunk a környezetből fakadó viselkedési elcsúszásokra – azaz a viselkedési plaszticitásra (Dingemanse *et al.* 2010) – s az esetleges mérési hibák egyenlően oszlanak el, akkor, az egyedi viselkedési megjósolhatóság marad, amellyel az egyedek kifejezésre juttatják viselkedési típusukat (Stamps *et al.* 2012).

A POLS hipotézis (Réale *et al.* 2010b) integrálja a személyiséget a gyors-lassú életmenet kontinuum mentén kialakuló életmenet szindrómákba. Ebben az értelemben a viselkedési konzisztencia létezése abból fakad, hogy különböző egyedek különböző életmenet-stratégiákat folytatnak a populáción belül, amelyekhez különféle élettani jellegek és személyiségjegyek kombinálódnak (Stamps 2007; Wolf *et al.* 2007; Caerau és Garland 2012). Az elmélet szerint ezek a különféle kombinációk más-más környezetekben lesznek adaptívak, így heterogén viszonyok között képesek megmaradni egymás mellett (Biro *et al.* 2006; Réale *et al.* 2010; Wolf & Weissing 2010). A POLS hipotézist többen is vizsgálták, azonban az összes perdikciója sosem igazolódott be egyszerre, és ellentmondások is akadtak (Careu *et al.* 2011; David *et al.* 2012; Niemelä *et al.* 2012; Adriaenssens & Johnson 2013; Hulthén *et al.* 2013; Le Gailard *et al.* 2013; Løvlie *et al.* 2014; Cole & Quinn 2014). A POLS hipotézis közvetlenül nem tartalmazza a viselkedési megjósolhatóságot. Mivel a gyors POLS-ot követő egyedek rutin képzők, állandó környezetben teljesítenek jól (Sih *et al.* 2004) és az állandó viselkedési stratégia követése kevésbé költséges (Coppens *et al.* 2010; Niemelä *et al.* 2013), ezért feltételezem, hogy alacsony egyeden belüli viselkedési változatosságot produkálnak, azaz a viselkedési megjósolhatóságuk magas.

Több tanulmány szerint is fontos az egyéni tapasztalat az egyedfejlődés során a személyiség kialakításában (Dingemanse *et al.* 2009; Rödel & Monclús 2011; Butler *et al.* 2012; Curley & Branchi 2013). E tapasztalatszerzés a viselkedési típus elcsúszását okozhatja,

vagy akár viselkedési konzisztenciát alakíthat ki. Feltételezhető, hogy emellett a későbbi egyedfejlődési szakaszokban megfigyelhető POLS-ra is hatással lehet. Ezek az egyéni tapasztalatok azonban nem minden esetben származnak ökológiailag releváns környezeti tényezőkből, hanem akár semleges, laboratóriumi körülmények között is előfordulhatnak. A kísérleti körülmények és a személyiségtesztek módszerének hatását ritkán veszik figyelembe (Stamps & Groothuis 2010b), vagy véletlenül derül rájuk fény (Ruiz-Gomet *et al.* 2008).

Jelen témakör a disszertáció következő kérdéseivel/hipotéziseivel foglalkozik:

- a) – b.). A viselkedési konzisztencia mindkét szintjének vizsgálata erdei béka (*Rana dalmatina*) ebihalakon semleges „*common garden*” laboratóriumi környezetben. Két egyedfejlődési szakaszban.
- c.). Az ebihalakat két csoportra osztva vizsgáltam, hogy megtudjam, hogy a korai egyedfejlődési szakaszban elvégzett mérés milyen hatással van a későbbi egyedfejlődési szakaszban tapasztalható viselkedési konzisztenciára és POLS-ra.
- d.) – e.). Életmenet-szindrómák keresése a vizsgált viselkedési típusok, a viselkedési megjósolhatóság és a metamorfózis eléréséhez szükséges fejlődési idő illetve az addigra elért relatív tömegnövekedés közötti összefüggések felderítésével.

4.2 Anyag és Módszer

A 2011-es vizsgálatban Molnár Orsolya és Nagy Gergely segédkezett a terepre való kijutásban. Nagy Gergely a labor berendezésében szintén részt vállalt. Ezenkívül minden egyéb munkálatot a szerző végzett el.

4.2.1 A kísérleti állatok gyűjtése

A Szigetmonostor közelében (47°40'40.77"N, 19°5'31.47"E) található szaporodó helyről összesen 80 frissen lerakott petecsomóból gyűjtöttem a petéket március 17. és 20. között, 2011-ben. Csak az egymástól nagyobb távolságra lévő petecsomókat gyűjtöttem be, ezzel is igyekezve csökkenteni a közeli rokonság lehetőségét. A petecsomókról ollóval

távolítottam el egy-egy darabot a helyszínen. E darabokat műanyag szállítódobozokba helyeztem pont annyi tóvízzel, hogy ellepje őket, majd az ELTE TTK Állatrendszertani és Ökológia Tanszékének laborjában ollóval 2-3 petét tartalmazó csoportokra bontottam tovább, ezeket pedig áthelyeztem tiszta RSW-t (reverz ozmózis szűréssel megtisztított, UV kezelt, majd újra sózott lágy víz; American Public Health Association 1985) tartalmazó műanyag edényekbe. Petecsomóként tíz, véletlenszerűen kiválasztott petét referenciaméret segítségével lefotóztam felülről, standard távolságból Fujitsu s7000 kamera segítségével. Ezekből a képekből határoztam meg a petecsomónkénti átlagos peteméret az UTHSCSA Image Tool v. 3.0 (ingyenesen letölthető: <http://compdent.uthscsa.edu/dig/itdesc.html>) alkalmazásával. Az átlagos peteméretet az anyai befektetés lehetséges mérőszámaként használtam a statisztikai modellekben (Laugen *et al.* 2002).

4.2.2 Elhelyezés és kísérleti elrendezés

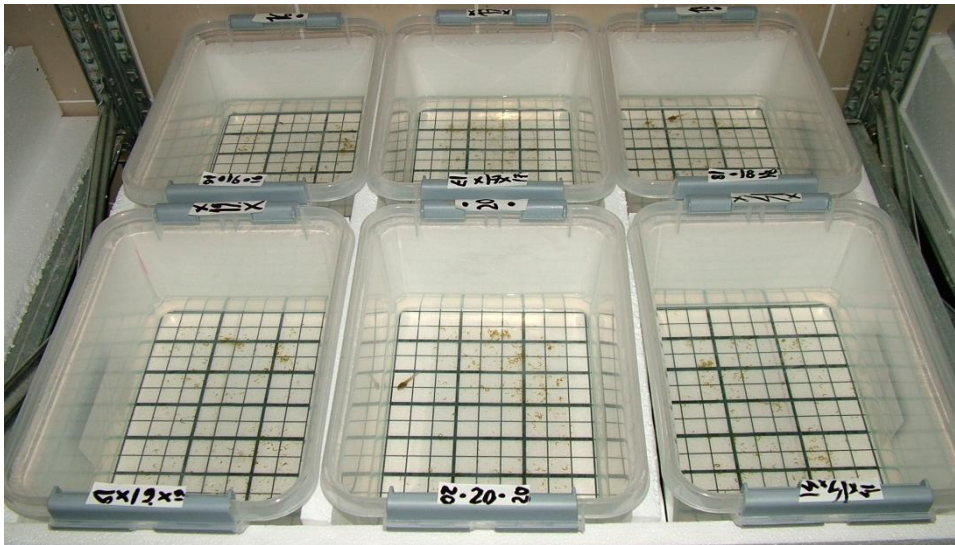
A petéket egy napig hagytam a laborban, mielőtt áthelyeztem volna őket a kísérlet helyszínére. Ezalatt megfigyeltem a fejlődésüket, s eltávolítottam a nem megtermékenyített petéket és a rendellenesen fejlődő embriókat. A kísérleti petéket átszállítottam egy temperált és elsötétített helyiségbe, ahol a kísérlet időtartama alatt 19 °C uralkodott. A nyolc literes (34 × 23 × 16 centiméteres) Heidrun márkájú műanyag edényekbe 30-30 fejlődő pete került két liter RSW-be. Az edények fala eredetileg átlátszó volt. Az aljukra kívülről a méréseket segítő rácshálózatot ragasztottam fel. Fehér hungarocellból falakat építettem az edények köré, illetve alájuk is azt tettem, hogy a szomszédos edényekben lévő ebihalak ne láthassák egymást, illetve így éles kontrasztot is kaptam a leendő kamerás felvételekhez (4. ábra). A laboratóriumi helyiségben 12:12 órás fotóperiódust állítottam be. A fehér fénycsövek (OSRAM L 36 W/740) által biztosított fényt eltereltem, így az szóródva jutott el az állatokhoz, ezáltal elértem, hogy a függőlegesen elhelyezett kamerák a víztükroön a lehető legkevesebb zavaró csillogást észleljék. Miután a peték kikeltek, egy véletlenszerűen kiválasztott, egészséges morfológiájú és úszású egyed kiválasztottam közülük, a többi állatot pedig elengedtem az eredeti élőhelyén. Végeredményben tehát 80 különböző családból egy-egy egyed került be a kísérletbe. Ezzel a megoldással igyekeztem minél nagyobb genetikai változatosságot reprezentálni a vizsgált populációból, mivel ekkor még nem rendelkezttem előzetes információkkal arra nézve, hogy milyen viselkedési konzisztencia konfigurációk

fordulnak elő az általam vizsgált populációban.

Az ebihalakat bot mixerrel aprított spenóttal ettem, mikropipetta segítségével, minden egyes napon, a napi ciklus vége előtt két órával. Az *ad libitum* táplálék biztosítása folytán az állatok folyamatosan növekvő mennyiségű spenótot kaptak a kísérlet előre haladtával. Amikor egy állat elérte a metamorfózishoz közeli állapotot, akkor az etetést felfüggesztettem, mivel az ebihalak a metamorfózis ideje alatt nem táplálkoznak. Az RSW-t minden negyedik napon frissre cseréltem, aminek során az állatokat egy rövid időre kifesztett akváriumi háló segítségével kivettem az edényekből. Minden olyan eszközt, amely érintkezett az ebihalakkal, többször átöblítettem (csapvízzel, ioncserélt vízzel, végül RSW-t használva). Ezáltal igyekeztem elérni, hogy az ebihalak, naivak maradjanak a fajtársak jelenlétére, eltekintve a kikelési fázistól, mivel nem rendelkezttem megfelelő kapacitással a peték egyesével tartására.

Minden egyes ebihal fejlődését napi szinten követtem. Mivel a korai fázisokat nehéz megállapítani mikroszkóp használata és altatás nélkül, ezért a kísérlet első részében még nem a fejlettségi stádiumokat vettem figyelembe, hanem a kort. A 80 ebihalat két csoportra osztottam véletlenszerűen, amelyből az „előtesztelt” jelzésű csoportot a kikeléstől számított 11. napon viselkedési vizsgálatoknak vettem alá. Ezután mindkét csoport tagjait megmértem ismét, amikor az adott egyedek elérték a Gosner által meghatározott fejlettségi stádiumok közül a 32-36-os szakaszt (Gosner 1960), amely a lábujjak differenciálódásának időszaka. Ez a stádium jól beazonosítható szabad szemmel is. Mivel ebben a stádiumban van a legnagyobb különbség aktivitásban a különböző fajok között (Lawler 1989; Richardson 2001), feltételeztem, hogy talán fajon belül is ekkor leghangsúlyosabbak az egyedi személyiségjegyek közti eltérések. Miután az idősebb ebihalak viselkedési tesztjei megtörténtek, tovább követtem az egyedek fejlődését. Amikor közeledtek a Gosner 42-es stádiumhoz (a mellső lábak megjelenése, amikortól már metamorfnak tekinthetőek), 2-3 óránként ellenőriztem őket. Amint megjelent a mellső végtag, az adott ebihalat elvittem egy másik laborba, ahol megmértem testtömegét (előtte szivaccsal eltávolítottam a víz nagy részét) analitikai mérleggel (Mettler AE 200), és feljegyeztem a metamorfózis elérésének idejét (kikelés napjától számítva három óras pontossággal). Ezután az adott egyed visszakerült a saját edényébe, csökkentett vízmennyiség mellett. Habár terveztem, hogy megpróbálom az állatokat életben tartani addig, amíg a juvenilis békákat is le tudom mérni egyszer, erre végül nem került sor (a magas mortalitás, illetve az állatok inaktivitása miatt), s így az állatokat végül visszazállítottam Szigetmonostor közelébe. A vizsgálatban szereplő két csoport közül, a „kontroll” Gosner 32-36-os ebihalakat csak az idősebb stádiumban mértem le. Az

„előtesztelt” Gosner 32-36-os ebihalakat kétszer mértem le az egyedfejlődés során, egyszer 11 napos korban, másodszor az idősebb, fejlettebb stádiumban. Ily módon lehetővé vált, hogy két életszakaszban is tesztelni tudjam a viselkedési konzisztenciát az egyedfejlődés során, továbbá arra is adódott lehetőségem, hogy megvizsgáljam a mérések esetleges hatását a személyiségre. A rátermettséget indirekt módon becslő bélyegeket pedig egy harmadik egyedfejlődési szakaszban, a metamorfózis kezdetekor határoztam meg a tömeg megméréssel, és a kikeléstől számított Gosner 42-es stádiumig eltelt fejlődés idő meghatározásával. Ezután az egyedeket visszaszállítottam a gyűjtési helyükre.



4. ábra. Az ebihalak nyolc literes (34 × 23 × 16 centiméteres), átlátszó falú műanyag dobozokban, két liter RSW-ben. Láthatóak a dobozok aljára kívülről ragasztott segéd rácszatok, és a vizuális kontaktus megakadályozó hungarocell falak.

4.2.3 Személyiségvizsgálatok

A *Big Five*-ből (Réale *et al.* 2007; Garamszegi *et al.* 2013) háromféle személyiségjegyzet vizsgálatát terveztük meg témavezetőimmel. A legtöbb ebihal esetében nem beszélhetünk agresszív viselkedésformákról (ez talán csak a kannibalizmusra hajlamos, aktívan támadó fajok esetében figyelhető meg), míg a társas viselkedés vizsgálatához komplex kísérleti elrendezések szükségesek, amelyeket nem állt módomban biztosítani. Ezért a választás az alábbi személyiségjegyekre esett: aktivitás (mozgási hajlandóság ismerős környezetben), az exploráció (itt: ismeretlen környezet felderítése) és a kockázat-vállalás (itt: szimulált

ragadozótámadásra mutatott válasz, ismerős környezetben). Az állatok személyiségének pontos meghatározásához minden esetben több mérés szükséges. Mivel az ebihalak nem kifejlett egyedek, ezért esetükben gyorsan változhatnak az élettani jellegek, amelyek befolyásolhatják a személyiségjegyek megnyilvánulását is. Úgy véltem, hogy ha jól megfogható fejlettségi stádiumokban végzem a méréseket, akkor a komolyabb fejlődési változásokból fakadó zajt minimalizálhatom. Háromnapos mérési intervallumok mellett döntöttünk, jól megfogható fejlődési stádiumok közelében. A „szabadúszó” Gosner 25-ös állapot után az ebihalak egy ideig tömeget és testméretet növelnek, külső, látható változás csak a hátsó lábbimbó megjelenésénél következik be gyakran hetekkel később.

Hasonlóképpen a hátsó láb differenciálódása tűnt egy stabilabb periódusnak, bár a tényleges élettani és a háttérben zajló hormonális folyamatokról nem rendelkezem előzetes információkkal. Egyúttal a már említett faji különbségek felfokozódása is amellet szolt, hogy ez az időszak fontos lehet az egyedi személyiségtípusok szempontjából is.

A háromnapos intervallumok alatt minden viselkedést megmértem minden egyes nap, így viselkedésenként három adat állt elő minden egyes állatról egy adott stádiumban. Egy adott napon először mindig aktivitást mértem, mivel ez egy nem beavatkozást igénylő méréssel kivitelezhető volt (kamerák bekapcsolása). Ezután közvetlenül következett véletlenszerűen valamelyik beavatkozást igénylő vizsgálat, mivel a kockázat-vállalás és különösen az exploráció mérése igen nagy stresszel járhatott az állatok számára. Attól függetlenül, hogy ez a középső mérés exploráció vagy kockázat-vállalás volt, a következő mérésig az adott egyednek legalább két óráig hagytam pihenni a saját ismerős medencéjében az utolsó mérés előtt. Minden viselkedést webkamerák segítségével vettem fel. A módszer alapjai Leon Vliegertől származnak (személyes közlés). Ez egy igen olcsó megoldás nagy mennyiségű állat egyidejű kamerázásához, azonban megvannak a maga hátrányai. Egy USB gyökér hubra összesen kettő szimultán működő kamera csatlakoztatható. Emiatt minden második kamera után szükségem volt egy újabb laptopra. Hogy egy számítógép két kamerát is vezérelhessen, a Dorgem programot (Frank Fesevur: <http://dorgem.sourceforge.net>) használtam. Mivel javasolták, hogy ne használjak ugyanolyan típusú kamerákat ugyanazon a gépen, ezért változatos Logitech és Trust márkájú kamerákat szereztem be. Ez utóbbiak igen olcsók, de választásuk később visszavonhatatlan károkat okozott, ugyanis gyakrabban álltak le a mérések közben. A program maga limitált rögzítési lehetőséget kínál: egy másodpercenként egy állókép rögzítésére képes, ha több kamera megy egy számítógépről. Egy másik limitáló tényező az USB kábelek hossza. A kamerák időnként nem követték az egy képkocka/egy másodperces képrögzítési sebességet, néha véletlenszerűen 2-3

másodpercenként rögzítették a képkockákat. További gond a képminőség: a gyengébb kamerák képe nagyon zajos, ami a kiértékelésnél nem elhanyagolható tényező. A legjobb képet ezzel a megoldással a későbbi években használt HD képes webkamerák adták. Továbbá feltételezhetően egyetlen, megfelelő memóriával és több gyökérhub kártyával ellátott PC jobb megoldás lehetne, mint több laptop egyidejű használata.

Aktivitás vizsgálata - Az aktivitás meghatározására az ebihalak számára ismerős környezetben, saját edényükben került sor. A kamerák vezérlése ezektől a lehető legtávolabb volt, minimalizálva így az esetleges zavaró hatást. Az aktivitás mérése minden kijelölt mérési napon két órával a nappali ciklus kezdete után történt. Az aktivitásmérésbe bevont állatokat a kamerák 30 percen keresztül vették, állatonként körülbelül 1800 képet eredményezve. Ezeket a képeket manuális értékeltem ki, s meghatároztam azon képek számát ahol az állat az előző képkockához képest mozgást mutatott. Ebből úgy alkottam meg a mozgási gyakoriságok egyedi mérőszámait, hogy ezt a számot elosztottam az összes képkocka számmal: egy folyamatosan mozgó állat esetében ez 1,00 értéket adna, míg egy mozdulatlan esetében 0,00-át.

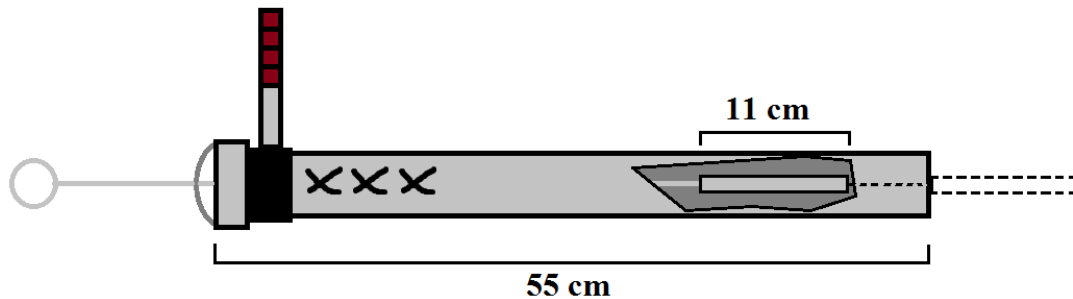
Exploráció vizsgálata – Az idegen környezetben zajló felfedező viselkedés vizsgálatát egyszerre négy darab 36 literes műanyag dobozzal (Heidrun márka, 80 × 32 × 18 cm, lásd 5. ábra) végeztem, ezeket két kamerával figyeltem. Az edények fala átlátszatlan szürke volt, az aljzatukra alkoholos filc segítségével 40 téglalapot rajzoltam fel. Ezután négy darab, sóderrel megtöltött műanyag edényt helyeztem el bennük, úgy hogy ne legyen olyan pozíció, amelyből az egész felfedezhető terület teljesen belátható lenne (5. ábra). Minden egyes mérés előtt a dobozokat feltöltöttem négy liter RSW-vel, illetve mérés után gondosan előblítettem csapvízzel és RSW segítségével, elkerülve azt, hogy a következő ebihal megérezze az előző szagát. Az ebihalakat feszített akváiumi hálóval fogtam ki nevelőedényükből, majd átvittem a szomszédos helyiségbe, ahol az explorációs dobozok voltak. A két helyiség hőmérséklete megegyezett. Ezután az ebihalak a medence déli részén található két téglalapnyi területbe kerültek, amelyet ekkor a doboz többi részétől egy háromoldalú műanyag lemezzel választottam el. Ezután az állatokat öt percig békén hagytam, majd felemeltem az elválasztó lemezt. Az ebihalaknak 25 perc állt rendelkezésére, hogy a lehető legtöbb téglalapot

meglátogassák. Minden egyes egyednél összeszámoltam a meglátogatott téglalapokat, s ezt elosztottam az összes bejárható téglalap számával (40-ből 38-ba lehetett belépni). Egy téglalapot akkor tekintettem bejártnak, ha az ebihal legalább a törzsével áthaladt a két téglalapot elválasztó vonalon.



5. ábra. Az explorációs vizsgálat során felhasznált medence.

Kockázat-vállalás – A kockázat-vállalás mérésére az ebihal saját edényében került sor. Erre a célra készítettem a 6. ábrán található eszközt, amely standard módon képes egy ijesztő stimulus leadására. A célzást szemmel végeztem, hogy a fémrúd mindig az ebihal közelébe csapódjon. Ez a módszer némi varianciát vihetett a stimulus erősségébe, de úgy gondolom, hogy az ebből fakadó hiba teljesen véletlenszerűen oszlott meg az ebihalak között. A fémrúd becsapódására az ebihalak gyors menekülésbe kezdtek, majd lefagytak. A menekülési időt és a lefagyás hosszát a képek feldolgozásakor mértem. Az ijesztéstől az ebihal újra megmozdulásáig eltelt időt másodpercben megadva kaptam meg a látenciát. Mivel nem rendelkezem előzetes ismeretekkel a látenciaidők lehetséges hosszát tekintve, ezért az ijesztés után 15 percig folytattam a képrögzítést. Ha egy állat ezt követően sem mozdult meg, akkor a maximális látenciaidőt kaptam, azaz 900 másodpercet.



6. ábra. Tadpole-buster 3000 – a szimulált ragadozótámadás kivitelezésére alkalmazott eszköz sematikus rajza. A fogantyúval ellátott eszköz belsejében lévő 11 centiméteres fémrúd a teljes 55 centiméteres hosszban szabadesésre képes, majd manuális célzás mellett becsapódva a vízbe, 11 centiméterrel a cső végétől megáll. Habár az eszköz kétségkívül hatékony, veszélyes is az ebihalakra, ezért a későbbi vizsgálatokban más módszer mellett döntöttem.

4.2.4 Statisztikai módszerek

A statisztikai analízisekbe végül csak azokat az állatokat vontam be, amelyek elérték a Gosner 42-es állapotot, azaz megkezdték a metamorfózist, s mindegyik videofelvételük kielemezhető volt. A már említett kameraproblémák miatt 13 állat viselkedési videóiban hiány lépett fel, s ezért azok nem kerültek be az analízisekbe. Kettő állat elpusztult az explorációs mérések alatt, három egyed a ijesztésre szánt eszköz sebesített meg végzetesen, tíz további állat ismeretlen okokból pusztult el, és 12-t azért zártam ki, mert jellegzetes, S alakú görbült gerinc-farok torzulást mutattak. Így végül 19 állat állt rendelkezésemre az előtesztelt Gosner 32-36-os stádiumban lévő csoport mindkét egyedfejlődési szakaszában, és 21 állat a kontroll Gosner 32-36-os stádium csoportban. Ezeket a csoportokat az analízisekben külön kezeltem – részben a fent vázolt kísérleti elrendezés miatt, részben a kérdésekből várt viselkedési konzisztencia mintázatainak összehasonlíthatósága miatt a különféle csoportok között.

Minden egyes csoportban a mért három viselkedésen repetabilitás vizsgálatot végeztem az egyedek közötti varianciakomponens és a teljes variancia összehasonlításával, mind a három mérést figyelembe véve. Beckert (1985) követve varianciaanalízis alapú megközelítést alkalmaztam, amely általában megbízható eredményekhez vezet (Nakagawa & Schielzeth 2010), továbbá mivel a becslést csak a kezelésben különböző csoportonként

végeztem, ezért további változók felhasználására nem volt szükség. A viselkedési konzisztencia esetleges változásának a tettenérésére az egyedfejlődés során, amelyet befolyásolhatott az első mérés által okozott zavarás, általános lineáris kevert modelleket (*General Linear Mixed Models*, GLMM) futtattam. Az adott viselkedés volt a függő változó, az egyedfejlődési stádium (előtesztelt ebihalak 11 naposan és Gosner 32-36 stádiumban) a fix faktor, az egyed, pedig mint random faktor került be a modellbe. Itt leginkább az egyed × egyedfejlődési stádium interakció volt az érdekes, amely megmutatja, hogy az egyedhatás különbözik a fejlődési stádiumok között viselkedési konzisztencia esetén. Az interakció, mint random faktor került bele a modellekbe, majd -2 log likelihood ratio tesztet végeztem Littel *et al.* (2006) nyomán. A korlátozott modell -2LL értékéből kivontam a teljes modell megegyező értékét, majd a kapott számhoz khi négyzet táblázat segítségével, 1-es szabadsági fok mellett, rendeltem szignifikancia értéket.

A viselkedési konzisztencia viselkedések közötti szintjét, azaz a viselkedési szindrómát, Spearman rangkorrelációs tesztel vizsgáltam, csakis a repetábilisnak bizonyult viselkedések között. Ezekbe a korrelációkba bevontam a viselkedésekben tapasztalható viselkedési megjósolhatóságot is, függetlenül attól, hogy az adott viselkedés repetábilis volt-e vagy sem. Ez a változó önmagában is fontos információkat hordozhat az egyedekről, attól függetlenül, hogy mennyire konzisztens a viselkedés a vizsgált csoportban. Feltételeztem, hogy létezhetnek olyan komplex viselkedési stratégiák, amelyek szerint különböző viselkedési típusok más-más megjósolhatósággal járnak, illetve hogy a különféle funkcionálisan különböző viselkedések megjósolhatósága lehet, hogy nem független egymástól. Az előtesztelt Gosner 32-36 csoportokban lehetőségem nyílt arra, hogy egyedfejlődési szindrómákat, illetve a fejlődés során esetlegesen összekapcsolt egyedi viselkedési megjósolhatóságot is vizsgáljam a két egyedfejlődési stádium között Spearman rangkorrelációk segítségével. A nagy mennyiségű, nem független tesztből fakadó statisztikai problémák figyelembevételére hamis felderítési arány (*false discovery rate*, FDR) korrekciót (Benjamini & Hochberg 1995) alkalmaztam. Ez a korrekció García (2004) és Verhoeven *et al.* (2005) szerint a legjobban teljesít a Bonferroni-féle eljárások között. Egy további problémára is fel kell hívnom a figyelmet, amely részben a fent leírt módszertanból fakad. Azon ebihalak, melyek a kockázat-vállalást mérő megfigyelés teljes 15 perce alatt sem jöttek ki az ijesztés után tapasztalható fagyásból, az elérhető maximális 900 másodperces kockázat-vállalási értéket kapták – mivel a jelenség előzetes ismeretének hiányában nem állt módomban növelni a megfigyelési időt. Ennél a vizsgálatnál néhány egyednél előfordult, hogy a három mérésből kettő is maximális értéket kapott, továbbá akadt olyan egyed, ahol mindhárom mérés értéke

900 másodperc volt. Mint a későbbi vizsgálatokban is kiderült, duplázott megfigyelési idő sem elegendő a pontos érték meghatározásához bizonyos egyedek esetében.

Ez egy tipikus 'jobbba cenzúrázó effektus', amely gyakran megfigyelhető a latencia mérőszámok esetében, mivel a kutatók többsége nem tud vagy nem akar a kísérleti körülményeken változtatni (Stamps *et al.* 2012). A megnövelt megfigyelési időn és a mérések számának emelésén kívül (Stamps *et al.* 2012) a szakirodalom többféle szituációban javasolja az adott viselkedés mérését (Carter *et al.* 2013). A jobbba cenzúrázás egyértelműen befolyásolta volna a csoportok repetabilitásának becslését, hibás eredményeket adva (mint az később látni fogjuk, e magas értékű állatokra általában az alacsony konzisztencia jellemző, s nem fordítva). Ezért ezeket az egyedeket ($N = 0$ „11 napos előtesztelt”; $N = 1$ „idősebb előtesztelt” és $N = 3$ „idősebb kontroll” csoportokban) a kockázat-vállalással kapcsolatos repetabilitás becslésekből és a kockázat-vállaló viselkedési típust/viselkedési megjósolhatóságot, mint változót tartalmazó tesztekben s modellekből kihagytam. A további analízisekben az egyedi viselkedést két mérőszámmal írtam le, melyből az egyik viselkedési típus volt. Ahol szignifikáns repetabilitást találtam, ott a viselkedési típust az adott viselkedés három mérésének átlagaként határoztam meg. Repetabilitástól függetlenül minden esetben a három mérés szórása adta meg az egyedi viselkedési megjósolhatóságot az adott viselkedések esetében, amelyet mint a második egyedi viselkedést jellemző mérőszámot alkalmaztam. A komplex viselkedési típusok meghatározására végül nem került sor, mivel nem találtam erős bizonyítékokat viselkedési szindrómák létezésére.

Annak meghatározására, hogy léteznek-e komplex életmenet szindrómák (POLs), általános lineáris modelleket (*General Linear Models*, GLM) használtam. A vizsgált csoportokra futtatott GLM-ekben a meghatározott viselkedést leíró változók voltak a magyarázó változók, és a rátermettséget becsülő metamorfóziskori tömeg és kor szerepelt függő változóként. A metamorfózis stádiumra elért tömeg és az eléréshez szükséges kor függtek egymástól (Pearson korreláció, $r = 0,414$ $N = 40$, $P = 0,008$). Ezért a metamorfózis kezdeti tömeget úgy analizáltam, hogy a modellekbe bevitettem a metamorfózis kezdetekor elért életkort, mint koválozót. Így lehetővé vált, hogy a relatív növekedési rátát analizáljam, amely független a metamorfózis kezdetén mutatott életkortól. Ezen modellek mindegyikéhez hozzáadtam a peteméretet, mint az anyai befektetést jellemző adatot, az esetleges anyai hatások kontrolálására. A kezdeti modellek mindegyike az összes jellemzőt tartalmazta, majd visszalépéses modellegyszerűsítést hajtottam végre, azaz csak azon hatásokat tartottam meg a végső modellekben ahol a $P < 0,05$ (Grafen és Hails 2002). Ennek segítségével igyekeztem elkerülni azon problémákat, amelyek a nem szignifikáns elemek megtartásából fakadhatnak

(Engqvist 2005). Ezt a módszert általában konzervatív megközelítésként említi a szakirodalom (Murtaugh 2009; Hegyi & Garamszegi 2011). Mivel ez a módszer nem ad megbízható eredményt, ha a modell reziduálisok nem normál eloszlásúak, ezért Kolmogorov-Smirnov tesztek alkalmaztam a normalitás vizsgálatára Lilliefors korrekciót alkalmazva. Ezek alapján mindegyik modell reziduális normál eloszlásúnak mutatkozott.

Az előtesztelt Gosner 32-36 stádiumú ebihalakban változatos korrelációkat találtam a viselkedési típusok és a viselkedési megjósolhatóságok között (lsd. Eredmények). Ez esetben ezeket a változókat nem lehetne egyetlen GLM-be tenni magyarázó változóként, mivel ez az esetlegesen fellépő multikollineralitáson keresztül befolyásolhatja a becsült p értékeket. Ennek elkerülésére főkomponens analízist (PCA) futattam a viselkedést leíró összes változón ebben a csoportban. Az analízis eredménye kettő olyan egymástól független, nem rotált PC volt, amelynek sajátértéke nagyobb volt, mint egy (4. táblázat). Az első főkomponens a teljes variancia 48,6%-át magyarázta és leginkább az aktivitás és kockázat-vállalást leíró összes változót tartalmazta. A második főkomponens 17,6%-ban magyarázta a teljes varianciát, és leginkább az explorációt írta le. A kapott PC-eket külön modellben analizáltam s a modelleket lefuttattam az eredeti változókkal is. A GLM eredmények esetében a szignifikancia mellett megadtam az erősséget jelző *effekt size*-ot (éta négyzet η^2). Minden analízist a PASW Statistic 18-as programcsomaggal végeztem el (PASW Inc., Chichago, IL).

Változó	PC1	PC2
Aktivitási típus	0,698	-0,501
Aktivitási megjósolhatóság	-0,706	0,029
Explorációs típus	-0,234	0,711
Explorációs megjósolhatóság	0,584	0,488
Kockázat-vállalási típus	0,827	0,035
Kockázat-vállalási megjósolhatóság	0,921	0,243
Variancia hányad részét magyarázza (%)	48,6	17,6
Sajátérték	2,92	1,06

4. táblázat. Az előtesztelt Gosner 32-36-os ebihalak viselkedésien futtatott főkomponens analízis (PCA) eredménye. A viselkedési típust az átlag érték képviseli, míg a viselkedési megjósolhatóságot a mérések szórása (SD).

4.3 Eredmények

4.3.1 Viselkedési konzisztencia

Kizárólag az aktivitás bizonyult repetábilisnek minden vizsgált csoportban, míg az exploráció az idősebb egyedfejlődési szakaszban lett repetabilis mindkét csoportban, addig a kockázat-vállalás egyedül az előtesztelt csoportban mutatott szignifikáns repetabilitást (5. táblázat). Ezek a repetábilis viselkedések tekinthetők állati személyiségnek ezekben a csoportokban. Az általános lineáris kevert modellek (GLMM) szerint a viselkedési konzisztencia megváltozott az egyedfejlődés során a zavarást követően (egyed \times egyedfejlődési fázis interakció; aktivitás: $\chi^2 = 3,49$, $P = 0,031$; exploráció: $\chi^2 = 2,45$, $P = 0,059$; kockázat-vállalás: $\chi^2 = 6,29$, $P = 0,006$). Az előtesztelt ebihalak 11 napos korban zajló mérése után eltelt közel egy hónap alatt a Gosner 32-36-os stádium elérésének idejére az aktivitás konzisztenciája csökkent, míg az exploráció és kockázat-vállalás konzisztensen csak az idősebb korban végzet méréseken volt kimutatható. (5. táblázat). A viselkedési típus csak a felfedező viselkedés kapcsán mutatott változást: az idősebb ebihalak nagyobb területeket derítettek fel (aktivitás: $F_{1,18} = 0,11$, $P = 0,92$; felfedezés: $F_{1,18} = 17,13$, $P < 0,001$; kockázat-vállalás $F_{1,18} = 0,24$, $P = 0,63$). Ezzel kapcsolatosan meg kell, hogy jegyezzem, hogy mivel a fiatal és idős ebihalak is ugyanakkora arénában voltak tesztelve, ezért nem lehet ilyen módon elkülöníteni a kor és a méretkülönbségek hatását.

A 11 naposan lemért előtesztelt és az idősebb, Gosner 32-36-os stádiumú kontroll ebihalak csoportjaiban nem jelentek meg komplex viselkedési stratégiák, azaz a viselkedési típus és a viselkedési megjósolhatóság között korreláció nem jött létre, ugyanakkor többet is találtam az előtesztelt Gosner 32-26-os stádiumú csoportban (6. táblázat). Megjelent egy erős trend, amely aktivitás–kockázat-vállalás korrelációra utalt az előtesztelt 32-36-os stádiumú ebihalakban ($r_s = 0,53$, $N = 18$, $P = 0,023$). Egyedfejlődési szindrómaként az előtesztelt csoportban 11 napos korban mutatott aktivitás korrelált az idősebb korban mutatott (előtesztelt Gosner 32-36) explorációval ($r_s = -0,59$, $N = 18$, $P = 0,009$), azonban ez is, és az előző trend is kiesett a hamis felderítési ráta (FDR) korrekció után. Garamszegi *et al.* (2012) által végzett analízis szerint átlagosan az *effect-size* 0,2 viselkedési korrelációk esetében.

Ez alapján feltételezhető, hogy magasabb mintaszám esetén az FDR korrekció után mindkét korreláció fennmaradt volna aktivitás-kockázat-vállalás szindrómára utalva az előtesztelt és egyedfejlődési szindrómára a 11 napos – előtesztelt csoportokban. A szindróma

meglétére enged következtetni a főkomponens analízisek eredménye is (4. táblázat). A Függelékben megtalálható az összes korreláció táblázatba szedve.

	Aktivitás	Exploráció	Kockázat-vállalás
Előtesztelt 11 napos ebihalak N=19	0,4 ± 0,15 (<i>P</i> = 0,0021)	0,01 ± 0,15 (<i>P</i> = 0,22)	0,005±0,13 (<i>P</i> = 0,5)
Kontroll G 32-36-os ebihalak N=18	0,55 ± 0,12 (<i>P</i> = 0,00013)	0,24 ± 0,14 (<i>P</i> = 0,032)	0,087 ± 0,15 (<i>P</i> = 0,27)
Előtesztelt G 32-36-os ebihalak N=18	0,3 ± 0,15 (<i>P</i> = 0,015)	0,39 ± 0,15 (<i>P</i> = 0,002)	0,24 ± 0,16 (<i>P</i> = 0,048)

5. táblázat. A különböző stádiumú/kezelési csoportú erdei béka ebihalak személyiségjegyeinek repetabilitás ± szórás (SD) értékei. Az általános lineáris modellekből (GLM) megkapott *P* értékek zárójelben, szignifikáns értékek kiemelve. A 11 napos csoportból lettek az előtesztelt csoport tagjai idősebb korukra.

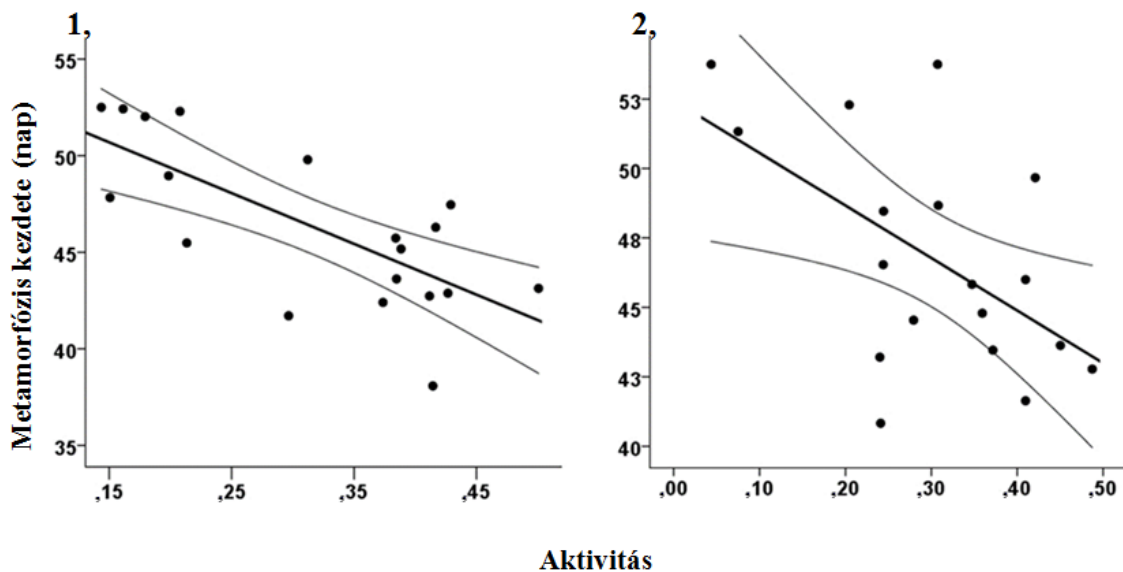
Spearman korrelációk előtesztelt Gosner 32-36-os ebihalak csoportjában	<i>r_s</i>	N	<i>P</i>
Aktivitás viselkedési típus – Aktivitás megjósolhatóság	-0,63	18	0,005
Kockázat-vállalás viselkedési típus – Kockázat- -vállalás megjósolhatóság	0,81	18	<0,0001
Exploráció megjósolhatóság – Kockázat-vállalás megjósolhatóság	0,72	18	0,001

6. táblázat. Spearman rangkorrelációs tesztek eredményei FDR korrekció után az előtesztelt Gosner 32-36-os erdei béka ebihal csoportban. Komplex viselkedési stratégiák jelentek meg: az aktívabb egyedek magasabb előre jelezhetőséggel mutatták a tesztek alatt viselkedésüket; hasonlóan a kockázat-vállalás az alacsony látencia időkhöz magasabb előre jelezhetőség tartozott; a kockázat-vállalásban magas előre jelezhetőséget mutató egyedek ugyanezt mutatták az explorációs viselkedésben is.

4.3.2 Életmenet szindrómák (POLs)

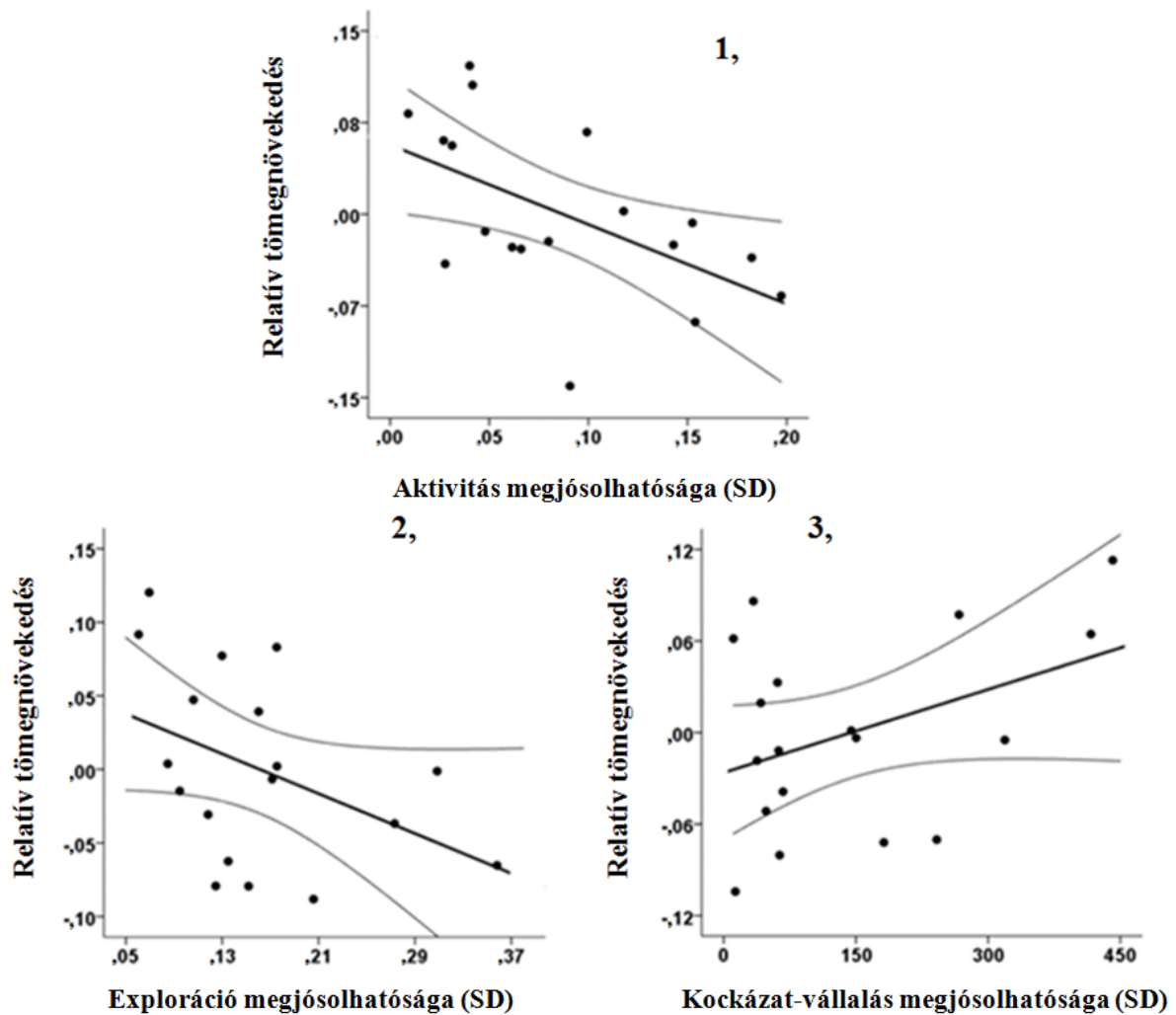
Az előtesztelt ebihalak 11 napos korban és a kontroll Gosner 32-36-os csoportban az aktivitás mértéke negatív viszonyt mutatott a metamorfózis kezdetének idejével (11 napos ebihalak: $F_{1,17} = 19,23$, $P < 0,001$, $\eta^2 = 0,53$; kontroll Gosner 32-36 ebihalak: $F_{1,16} = 7,16$, $P = 0,017$, $\eta^2 = 0,31$;

7. ábra).



7. ábra. Aktivitás – Metamorfózis kezdete POLs az előtesztelt ebihalak fiatal 11 napos korában (1.) és a kontroll Gosner 32-36-os (2.) erdei béka ebihalak csoportjaiban. Az aktívabb egyedek gyorsabban fejlődnek, és hamarabb kezdik meg az átalakulást.

A különféle viselkedések megjósolhatósága az idősebb ebihalak esetén összefüggést mutatott a relatív növekedési rátával. Az aktivitás megjósolhatósága negatív korrelációt mutatott a relatív növekedési rátával a kontroll Gosner 32-36-os ebihalaknál ($F_{1,15} = 6,69$, $P = 0,021$, $\eta^2 = 0,31$; 8. ábra). A fentiekkel összefüggésben ez azt jelenti, hogy az aktívabb egyedek hamarabb kezdték meg a metamorfózist és a magasabb viselkedési megjósolhatósággal rendelkező ebihalak nagyobb tömeget realizáltak a korukhoz viszonyítva. Az előtesztelt Gosner 32-36-os ebihalak esetében a felfedezés megjósolhatósága negatív viszonyban állt a relatív növekedési rátával ($F_{1,14} = 5,98$, $P = 0,028$, $\eta^2 = 0,3$; 8. ábra).



8. ábra. Összefüggések a viselkedési megjósolhatóság és a relatív tömegnövekedés között idősebb erdei béka ebihalaknál.

1, - A precízebb aktivitást mutató kontroll Gosner 32-36-os egyedek ugyanannyi idő alatt nagyobb tömeget érnek el.

2, – A konzisztensen mindig ugyanakkora mértékben exploráló előtesztelt Gosner 32-36-os egyedek nagyobb tömeget érnek el ugyanannyi idő alatt.

3, – A kockázat-vállalásban alacsony viselkedési megjósolhatósággal rendelkező, előtesztelt Gosner 32-36-os egyedek egységnyi időben történő relatív tömegnövekedése magasabb.

Miközben a kockázat-vállalás megjósolhatósága pozitív összefüggés mutatott ugyanezzel ($F_{1,14} = 5,14$, $P = 0,04$, $\eta^2 = 0,27$; 8. ábra). Tehát azon egyedek, melyek felfedező viselkedésben megjósolhatóbbak voltak, de nagyobb variációt mutattak a kockázat-

vállalásban nagyobb tömeget realizáltak az ebihal stádium során. Minden más magyarázó változó nem korrelált sem a fejlődési idővel, sem a relatív tömeggel (minden $P > 0,07$, Függelék).

4.4 Az eredmények megvitatása

4.4.1 Viselkedési konzisztencia – személyiség és viselkedési szindróma

Bell *et al.* (2009) meta-analízise szerint a viselkedési változók repetabilitása átlagosan 0,37-0,47 közé esik, amely változatos viselkedési megjósolhatóság jelenlétére utal a vizsgált populációkban. Az is ismert, hogy a vadon élő állatok repetabilitása valamivel magasabb, mint a laboratóriumban nevelteké. Az általam talált repetabilitás értékek nem térnek el nagymértékben ezektől az állításoktól. Az eredményekből kitűnt, hogy az aktivitás már a korai egyedfejlődési szakaszban repetabilissá válik, és a későbbiekben is az marad. Az exploráció csak az idősebb egyedfejlődési szakaszban válik repetabilissá, míg a kockázat-vállalás repetabilitásának létrejöttéhez környezeti hatásra volt szükség. Ez alapján kimondható, hogy az egyedfejlődés a személyiség megjelenésének szempontjából érzékeny és fontos időszak (Groothuis & Trillmich 2011; Trillmich & Hudson 2011; Curley & Branchi 2013; Groothuis & Maestripiéri 2013). Wilson és Krause (2012) tanulmányukban vadon befogott tavi béka (*Pelophylax ridibundus*) ebihalak vizsgálata során megállapították, hogy az aktivitás és az exploráció konzisztens személyiségjegyek, amelyek még a metamorfózis után is azok maradnak. Vizsgálatukban azonban az ebihalak előtörténete nem ismert, így módon a személyiségjegyek létrejöttét kiváltó okok homályban maradnak.

Eredményeim szerint, ragadozó és fajtárs jelenlétre kontroll ebihalaknál az egyedfejlődési konzisztencia legjobb esetben is gyenge az ebihal stádiumon belül. Úgy tűnik, hogy a személyiség jelenléte és hiánya az idő és a fejlettség előrehaladásától függ a fajtárs és ragadozó jelenlétre naiv állatokban. A fejlődéssel eltelt idő mellett úgy tűnik, hogy az egyéni tapasztalat is fontos komponens a viselkedési konzisztencia létrejöttében. A kockázat-vállalás, mint repetabilis személyiségjegy csak abban a csoportban jelent, meg amely mérések által okozott stressz hatásnak volt kitéve korai életszakaszban. Ez az észrevétel hozzájárul az ontogenezis során gyűjtött tapasztalat fontosságát hangsúlyozó, egyre növekvő irodalomhoz

(Stamps & Groothuis 2010b; Curley & Branchi 2013; Groothuis & Maestriperi 2013), továbbá rámutat arra, hogy a vadon befogott állatokban tapasztalt mintázatok értelmezése nem egyértelmű (pl. Merilä 2009).

Viselkedési konzisztencia funkcionálisan különböző viselkedések között gyakori jelenség a vadon élő állatoknál (Garamszegi *et al.* 2012, 2013), de ritkán tesztelik laboratóriumban nevelt naiv egyedeken, s akkor se mindig mutatható ki (Riechert és Hedrick 1993; Herczeg *et al.* 2009). Az FDR korrekciós módszer alkalmazása után csak az előtesztelt csoportban jelentkezett egy erős korrelációs koeficiensű, de csak marginálisan szignifikáns trend, amely aktivitás-kockázat-vállalás szindrómára utalt. Bell és Sih (2007) három-tüskés pikó (*Gasterosteus aculeatus*) vizsgálatával viselkedési szindróma létrejöttét indukálta annak segítségével, hogy egy ragadozókkal élőhelyükön nem találkozó populációból származó egyedeket predációnak tette ki. Sweeney *et al.* (2013) laborban és vadon nevelt pókokat hasonlított össze több életszakaszban. Viselkedési szindrómát csak a vadon nevelkedett pókknál talált. Az előző vizsgálattal ellentétben itt alacsony volt a mortalitás. A szerzők szerint ez arra utal, hogy a szindróma adaptív válaszként jelentkezik a környezeti tapasztalatokra a fenotípusos plaszticitás segítségével, és akár erős szelektív hatás (mint a tüskés pikók esetében) nélkül is létrejöhet. Másfelől igen nagy az irodalma azon vizsgálatoknak, amelyek a viselkedési konzisztencia több szintjét is erősen genetikailag determinálnak találták (van der Waaij *et al.* 2008; Dingemanse *et al.* 2009; Curley & Branchi 2013; Dochtermann & Dingemanse 2013; Groothuis & Maestriperi 2013; Rigterink *et al.* 2014). Különösen a szelektív vonalakon végzett vizsgálatok (pl. Benus & Henkelman 1999) mutatják meg, hogy a genetikai és környezeti determináltság bonyolult összhatása szabhatja meg az egyedek személyiségét. A különböző hatások szétválasztására egyértelműen célzott és jól megtervezett vizsgálatok kellenek.

Az egyed által kifejezésre jutott viselkedési variancia vizsgálata fontos elemmé kellene, hogy váljon a viselkedési konzisztenciával foglalkozó kutatásokban (Herczeg & Garamszegi 2012; Dingemanse *et al.* 2012a; Stamps *et al.* 2012). Elméletileg ez a variancia három komponensből állhat: mérési hiba; viselkedési plaszticitás, amely környezet által indukált, potenciálisan adaptív viselkedési elcsúszás; vagy a viselkedési megjósolhatóság, amely környezettől függetlenül mutatja, hogy az egyed mennyire pontosan fejezi ki a viselkedési típusát. Az utóbbi időben több tanulmány is foglalkozott a viselkedési variancia biológiailag releváns formáival legyen szó a viselkedési megjósolhatóságról (Stamps *et al.* 2012; Westneat *et al.* 2012; Biro & Adriaenssens 2013; Briffa 2013; Briffa *et al.* 2013; Westneat *et al.* 2014; Urszán *et al.* 2015) vagy a viselkedési plaszticitásról (Westneat *et al.*

2011; Dingemanse *et al.* 2012b, Klun & Brommer 2013).

Ezek a tanulmányok kimutatták, hogy a viselkedési megjósolhatóság adott kontextuson belül eltér az egyedek között és szelekció alatt is állhat, illetve hogy önmagában is képes plasztikus választ mutatni. A jelen vizsgálatban standardizált körülmények között, *common garden* kísérletben mértem fel az ebihalak személyiségjegyeit, amely alapján a viselkedési plaszticitás nullához közeli, a mérési hiba pedig alacsony lehet. Az egyedek különböző mérései között tapasztalt viselkedési variancia tehát a viselkedési megjósolhatóságot tükrözi, amely kapcsán egy érdekes mintázat rajzolódott ki: az előtesztelt Gosner 32-36-os csoportban a viselkedési típus és a viselkedési megjósolhatóság több viselkedés esetén is korrelált. Ez komplex viselkedési stratégiák jelenlétére utal: a magasabb kockázat-vállalást mutató egyedek megjósolhatóbban mutatták a viselkedésüket, ahogyan a magas aktivitást mutatóknál is ez a mintázat jelent meg. Továbbá azon egyedek, melyek precízebben mutatták kockázat-vállalási típusukat a mérések között ugyanezt mutatták az exploráció kapcsán is. Egy még egyelőre meg nem jelent tanulmányban Horváth *et al.*-lal több különböző taxon hasonló eredményei között ezen eredményeket is megvizsgálva arra a következtetésre jutottunk, hogy ezek az összefüggések nem lehetnek pusztán statisztikai melléktermékek. A jelen vizsgálatban tapasztaltak - az alacsony kockázat-vállaláshoz társult magas megjósolhatóság mellett a magas értékű aktivitás esetén is erről van szó – ellentmondanak annak, hogy csak műtermékről lenne szó (magas értékű átlagok ugyanis sok esetben magas szórással járnak). Hasonló összefüggés található meg viselkedési plasztikusság terén a kockázat-vállalás tekintetében, ami szerint a magas kockázat-vállalású egyedek plaszticitása alacsony (Coppens *et al.* 2010). Továbbá a jelenség csak az előtesztelt csoportban jelentkezett, amely csak a korai vizsgálat által okozott zavarásban különbözött a másiktól. Ez a tény és a következő fejezetben kifejtett potenciális POLS összefüggések adaptációra utalnak.

4.4.2 Életmenet szindrómák (POLS)

A Réale *et al.* (2010) által megalkotott POLS hipotézis a kényszer kompromisszum (*trade-off*) alapú megközelítések közé tartozva (Sih *et al.* 2015) a viselkedési konzisztenciát élettani és életmenet jellemzőkkel együtt integrálja életmenet szindrómákba (*pace-of-life syndromes*). A hipotézist vizsgáló tanulmányok által kapott eredmények vegyesek (Careau *et al.* 2011; David *et al.* 2012; Niemelä *et al.* 2012; Adriaenssens & Johnsson 2013; Sweeny *et al.* 2013; Le Galliard *et al.* 2013, Cole & Quinn 2014; Løvlie *et al.* 2014), egyik tanulmány sem találta meg az összes előre jelzett összefüggést, illetve bizonyos esetekben hiányát tárták fel, vagy ritkán valami ellentéteset.

A jelen vizsgálat eredményei támogatják a POLS hipotézis előrejelzését: a magasabb aktivitású egyedek gyorsabban fejlődtek, mindkét egyedfejlődési stádium során. Az aktivitás volt az egyetlen repetabilis személyiségjegy az egyedfejlődés során a ragadozó és fajtárs naiv ebihalakban, amely e személyiségjegy fontosságát jelzi az egyedi stratégiákban. Ugyanakkor fontos megjegyezni, hogy a korai egyedfejlődési fázisban elvégzett tesztelés az a későbbiekben már eltűntette az idősebb állatok aktivitása és a fejlődési sebesség közti összefüggést.

Ahogy az eddig tanulmányok, a jelen vizsgálat sem találta meg a kísérlet körülményei között tesztelhető, a POLS hipotézis által összes előre jelzett mintázatot, például az exploráció, kockázat-vállalás és a fejlődési sebesség illetve a relatív tömegnövekedés kapcsán. Ugyanakkor több erős kapcsolatot találtunk a rátermettség becslő jellegek és a viselkedési megjósolhatóság között. Kontroll ebihalakban azok az egyedek melyek megjósolhatóbb aktivitást mutattak, magasabb tömegnövekedést értek el, mint más fajtársaik. Az előtesztelt Gosner 32-36-os ebihalakban a megjósolható explorációs viselkedés, és a nehezen megjósolható kockázat-vállalás járt magasabb relatív tömegnövekedéssel. Ezek az eredmények arra utalnak, hogy a viselkedési megjósolhatóság összekapcsolható a rátermettséggel, ezért érdemes lenne beintegrálni a POLS hipotézisbe. Azon ebihalak, amelyek állandó, előre jelezhető környezetben voltak tartva (*ad libitum* élelem, nincs ragadozó, se fajtárs) magasabb viselkedési megjósolhatóság esetén nagyobb tömegnövekedést értek el. Mivel a proaktív (gyors POLS) stratégiát folytató egyedek stabil környezetekben teljesítenek jól rutinképzésükkel és alacsony viselkedési plaszticitásukkal (Sih *et al.* 2004a; Coppens *et al.* 2010; Niemelä *et al.* 2013), ezért a magas viselkedési megjósolhatóság is a proaktív stratégiát folytató egyedek sajátja lehet. Ugyanakkor a korai egyedfejlődési fázisban,

az első viselkedési mérés sorozattal megzavart környezetben a magas kockázat-vállalási megjósolhatóság alacsonyabb tömegnövekedéssel függött össze, és a magas egyeden belüli viselkedési változatosságot produkáló egyedek teljesítettek jobban, amely változó környezetben inkább a reaktív stratégiát folytató egyedekre jellemző. Ugyanakkor az, hogy mind a felületes, mind az alapos felfedezők magas tömeget érhetnek el, ha megjósolhatóbban viselkednek, ebben a csoportban nem teszi egyértelművé ezeket a mintázatokat, továbbá ellent is mondhatna a POLS hipotézis előrejelzéseinek (mivel itt azonos környezetben mindkét stratégia előnyös). Mindenképpen javasolt a POLS hipotézis által előre jelzett életmenet, élettani jellegek és a viselkedési megjósolhatóság összefüggései között további vizsgálatokat végezni.

A különböző modellekbe a peteméretet, mint az anyai hatás lehetséges fokmérőjét vittem be. Azok a lárvák, amelyek nagyobb petékből kelnek ki, magasabb növekedési rátával és túléléssel rendelkeznek, amely kihathat a felnőtt korra is (Kaplan 1998). Laugen *et al.* (2002) tanulmányában azt találta, hogy a peteméret befolyásolta az utódok méretét és növekedési rátájukat, de csak *ad libitum* élelem mellett a gyepi békában (*R. temporaria*). A peteméret befolyásolhatja a személyiséget is (Andersson & Höglund 2012). Az itt bemutatott tanulmányban a peteméret nem befolyásolta direkt módon egyik vizsgált rátermettség becslő változót sem.

4.4.3 A korai egyedfejlődési szakaszban elvégzett viselkedési tesztek hatása

A jelen közölt tanulmányban a két vizsgált idősebb, Gosner 32-36-os ebihal csoport jelentősen különbözött viselkedésükben. Csak az előtesztelt csoport mutatott repetabilitást kockázat-vállalásban; trendet viselkedési szindróma jelenlétére; korrelációkat a viselkedési típus és a viselkedési megjósolhatóság között; korrelációt a viselkedési megjósolhatóság és a relatív növekedési ráta között; illetve az aktivitás – fejlődési idő POLS hiányát, amely a másik két, mérésre előzetesen naiv csoportban jelen volt. Az előtesztelt és a kontroll csoport viselkedési típusa és viselkedési megjósolhatósága nem különbözött egymástól. A standardizált *common garden* kísérleti elrendezésben e két csoport között csak abban volt különbség, hogy az egyiket megmértem három napon keresztül 11 napos korban, a másikat pedig nem. Ez a zavaró hatás, különösképpen az ijesztés, illetve az explorációs medencékbe

szállítás, körülbelül egy hónappal a második mérésorozat elvégzése előtt történt. A jelen tanulmányban felhasznált módszerek egyáltalán nem különböznek a személyiség vizsgálatokban gyakran alkalmazott megoldásoktól. Ezek alapján úgy tűnik, hogy a jelen vizsgálatban megtalált viselkedéseknek a genetikai komponensek mellett komoly környezeti meghatározottsága is van.

A tanulmány eredményei alapján nehéz lesz az egyedfejlődés során beálló változásokat a viselkedési konzisztenciában vizsgálni ugyanazon egyedeket követve, ha olyan viselkedési tesztek használunk, amelyek beavatkozást igényelnek, vagy stresszt okozhatnak. Ruiz-Gomez *et al.* (2008) vizsgálatában szintén nem várt mellékhatásként az állatok egyszerű szállítása két labor között személyiség változásokat indukált. Több tanulmány is arra utal, hogy a reaktív egyedek sokkal érzékenyebbek a környezeti változásokra (Carere és Maestripieri 2013), amelyhez széles viselkedési plaszticitás és feltételezhetően széles viselkedési megjósolhatatlanság is társul. Ez alapvetően befolyásolhatja a személyiség vizsgálatok eredményeit, különösen manipulatív, vagy a kutatók által észre nem vett ökológiailag releváns környezeti tényezőt tartalmazó vizsgálatoknál. A viselkedési konzisztencia egyéni tapasztalat függése súlyos metodológiai problémákat vet fel a standardizált többszörös tesztek terén, amelyet talán csak klónok vagy beavatkozást nem igénylő, stresszt nem okozó tesztek alkalmazásával lehet feloldani.

5. A tapasztalat hatása a viselkedési konzisztenciára az egyedfejlődés során

5.1 Bevezetés

Kevés olyan tanulmány van, amely közvetlenül vizsgálja a környezet szerepét a viselkedési konzisztencia kialakításában (pl. Bell & Sih 2007; Sweeney *et al.* 2013). Ezek többnyire nem tudták feltárni, hogy a jelenség adaptív válaszként jön-e létre, de erősen kihangsúlyozták az egyéni tapasztalat szerepét. Felmerült, hogy önmagában a környezet erős szelekciós hatás nélkül, a fenotípusos plaszticitáson keresztül képes kialakítani a viselkedési konzisztenciát. Kézenfekvő volt, hogy komolyabb vizsgálat alá vessem az ebihalak számára ökológiailag releváns környezeti tényezők (ragadozók és fajtársak jelenléte) hatását a viselkedési konzisztenciára, legyen szó annak megjelenéséről, vagy funkcionálisan különböző

viselkedések közti konzisztenciáról.

A 2011-es vizsgálat, melyben erdei béka ebihalakat egyedül fajtárs és ragadozók jelenléte nélkül tartottam, több érdekes eredményt is hozott. Ezek arra utaltak, hogy az erdei békák egyedfejlődésük alatt idősebb stádiumban több személyiségjegyet is kialakítanak, de a teszt körülmények képesek ezt befolyásolni. Mivel más tanulmányok (Ruiz-Gomez *et al.* 2008, Stamps & Groothuis 2010b) is utaltak a személyiséggel foglalkozó laborkísérletek nehézségeire úgy döntöttem, hogy az ebihalakat csak a 2011-es vizsgálatban megfelelőnek bizonyult Gosner 32-36-os stádiumban fogom megvizsgálni, a lehető legkevesebb zavarással az egyedfejlődés alatt.

A disszertáció f.) célkitűzésének vizsgálatához az ebihalakat kikeléstől egészen átalakulásig *full-factorial* elrendezésű kísérletben vettek részt *common garden* körülmények között laborban. Ez ragadozó jelenlétet/hiányt illetve hasonlóan fajtárs jelenlétet/hiányt jelentett, mint ökológiailag releváns tapasztalat meglétét/hiányát az egyedfejlődés során. Ha a viselkedési konzisztencia tisztán genetikai alapokon szerveződik, akkor az ökológiailag releváns környezeti tényezőktől mentes kontroll csoportban is meg kellene jelennie. Abban az esetben, ha a viselkedési konzisztencia csak a ragadozós és/vagy fajtárs jelenlétet tartalmazó kezelésekből, mint válasz jelentkezik, akkor genotípus és környezet interakció, vagy akár önmagában környezeti komponens alakítja ki az egyedfejlődés során.

5.2 Anyag és Módszer

A 2013-as vizsgálat elvégzésében többen is segédkeztek. A kiszállásokban és szitakötő lárvák befogásában Nagy Gergely segített be. A Lendület Evolúciós Ökológiai Kutatócsoport biztosította a helyszínt, illetve a felszerelés egy részét. Baumman Judit időnként segédkezett az ebihalak gondozásában. A petecsomók gyűjtését, a kísérlet lefolytatását és a méréseket a szerző végezte el. A méréseket Nagy Gergely képezte át adatokká, a statisztikai modellek felépítésében Garamszegi László Zsolt segédkezett.

5.2.1 Az állatok begyűjtése és elhelyezése

2013-ban ugyancsak Szigetmonostor közelében lévő szaporodó helyről, 40 petecsomóból gyűjtöttem be petéket március 21. és április 8-a között. Amikor megvolt az a szükséges petemennyiség fele, akkor az időjárás annyira kedvezőtlené fajult, hogy a békák nem folytatták a szaporodást több mint egy hétig. Ilyen formán a begyűjtött állatok fele a rossz időjárási időszak előtről, a másik fele azután származott. Ez jelentősen megnyújtotta a kísérlet tervezett hosszát. Ebben az évben a Duna rekord méretű árvízzel jelentkezett, ami jelentősen megnövelte a szaporodó helyek vízhozamát, s a terület elöntésével vélhetően újabb halakat is szállított az itt lévő vizekbe. A petéket ezúttal az MTA ATK NÖVI telephelyén található Lendület Evolúciós Ökológiai Kutatócsoport által számomra biztosított, temperált helyiségbe szállítottam be. A légkondicionáló berendezés folyamatosan biztosította a beállított 19 fokot, s a levegő keveredését egy álló ventilátor alkalmazásával is segítettem. A fényperiódust ezúttal is 12:12 órára állítottam be úgy, hogy a nappali időszak reggel 8-kor kezdődjön és este 8-kor érjen véget. A külső fénytől elzárt helyiségben ezúttal is szükséges volt, hogy a direkt megvilágítás ne okozzon csillanást a vizeken, ezért áttetsző hungarocellel takartam ki a fénycsövek (OSRAM L18W/840 Lumilux Cool white) fényét. Ez a módszer valamivel több fényt eredményezett a teremben, mint a 2011-es kísérlet alatt.

Petecsomónként a behozott petékből mintegy 120 petét elkülönítettem a kísérletekre, a többi pedig nagy műanyag lavórokba és medencékbe helyeztem. A kísérletekre szánt petékből 30-30-at raktam a 1,5 literes műanyag dobozokba. Ezek $20,6 \times 14,6 \times 7,5$ centiméteres (hossz, szélesség és magasság) dimenziókkal rendelkeztek (9. ábra). A dobozok minden esetben 800 milliliter RSW-t (reverz ozmózis szűrővel sótlanított, majd újraszózott lágy víz, APHA 1985) tartalmaztak. A nagy műanyag lavórokban és medencékben lévő petékből kikelő állatok szolgáltatták a táplálékot a kísérletben felhasznált ragadozóknak, továbbá a csoportos kezelésekhöz felhasznált magas denzitásról árukkodó fajtárs szag is tőlük származott. Ezek az állatok szintén RSW-t kaptak. Az esetleges vízfogyásokat a nap végén töltöttem vissza, és igyekeztem úgy cserélni a vizet, hogy minden nap maradjon legalább egy olyan edény, amelyben több napos víz van.



9. ábra. A kísérleti elrendezés és dobozok. A Szerző saját felvétele.

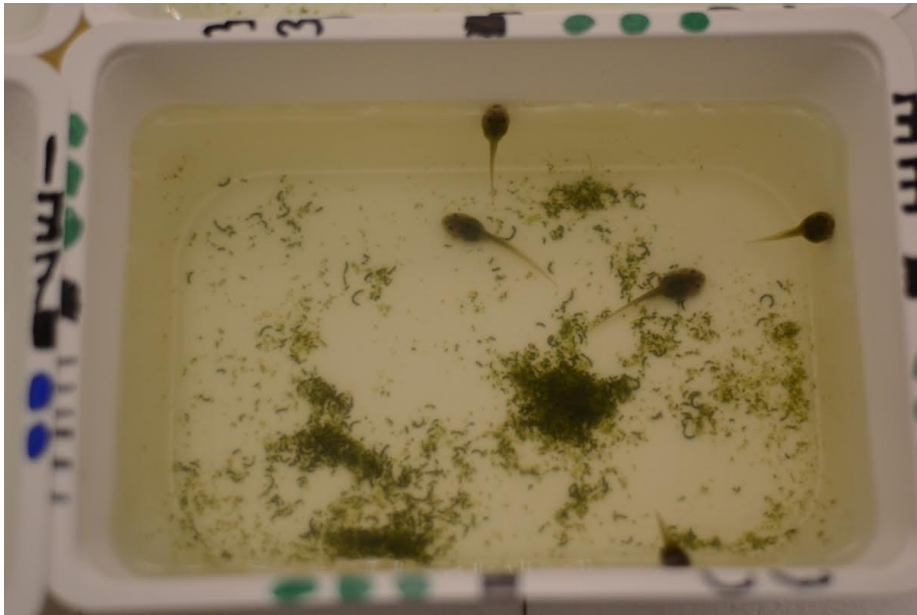
A kísérletben felhasznált ragadozók áttelelt, s ily módon idősebb óriás szitakötő lárvák voltak (*Anax imperator*). A szitakötőket segítséggel gyűjtöttem be az erdei békák szaporodó helyéről, többszöri kiszállás alatt. Hat ilyen lárvát használtam fel, melyeket műanyag, fél literes poharakban tartottam egyesével öt-öt deciliter RSW-ben. A lárvák kaptak egy fakarót is, amelyen pihenhettek, illetve leshették a potenciális prédát. A szitakötő lárvák közül az állatok párokban három naponta kaptak enni, úgy hogy mindennap volt kettő olyan közöttük, aki éppen ebihalakat fogyasztott, kettő olyan, amelyik jól lakott volt és kettő olyan, amely éhes. Kezdetben három kisebb méretű ebihalat kaptak etetésenként a lárvák, ez aztán kettőre, majd egyre csökkent, ahogy a rendelkezésre álló táplálék ebihalak növekedtek. A vizsgálatban alkalmazott másik ragadozó a csuka volt (*Esox lucius*) amely a 2010-es felmérés szerint előfordul az erdei békák szaporodó helyén (Izd. 3. táblázat). A juvenilis csukákat a Lendület csoport biztosította számomra, de mire elkezdődtek a kezelések, már csak egy csuka volt életben, amely azonban túlélte a kísérletet végéig. A csuka mindennap kapott kisebb mennyiségű ebihalat, és egy nyolc liter RSW-t tartalmazó műanyag dobozban tartottam, egy légpumpához kapcsolt porlasztó kő társaságában, amely az oxigén bevitelt biztosította számára. A ragadozók teljes vizét akkor cseréltem ki, amikor már láthatóan az szükséges volt, azonban mindennap kaptak friss vizet a kezelésekhez felhasznált víz pótlására.

Amikor a 30 petéből kikeltek az ebihalak egy adott dobozban, megkezdődött a kezelés. Ebben a kísérletben kétféle kétszintű kezelést alkalmaztam, melyek a következők voltak:

I. *Kontroll csoport* – a 30 kikelt ebihalból egy egészségesnek látszó ebihal maradt a dobozban, a többi bekerült a fajtárs kezelést biztosító gyűjtőbe. A dobozban egyedül élő és növekvő kontroll csoport ebihalai mindennap kétszer 40 ml RSW-t kaptak 60 ml-es fecskendőkből. Erre a vízbefecskendezés esetleges hatásának kontrolálására volt szükség. Ilyen formán a kontroll ebihalak naivak voltak az egyedfejlődésük során a ragadozók és a fajtársak jelenlétére.

II. *Ragadozó csoport* – a 30 kikelt ebihalból egy egészségesnek látszó ebihal maradt a dobozban, a többi bekerült a fajtárs kezelést biztosító gyűjtőbe. A dobozonként egyedül növekvő ebihalak naponta kétszer kaptak 40 ml stimulus vizet. Ez fele arányban tiszta RSW-ből, fele arányban a szitakötő lárvák és a csuka vizéből 1:1 arányban kimért szagokat tartalmazó oldatból állt. Ilyen formában a ragadozó csoporthoz tartozó ebihalak folytonos ragadozó jelenlét mellett növekedtek, de fajtársak jelenlétére naivak maradtak, bár érzékelhették azokat a kibocsájtott *schreckstoff*-on keresztül (kémiai jelzés, amely egy sérült egyedből szabadul fel, és amely erősebb ragadozó elkerülő reakciót indukálhat a közelben lévő fajtrásokban).

III. *Fajtárs csoport* – a 30 kikelt ebihalból véletlenszerűen kiválasztásra került öt egészségesnek látszó egyed, a maradék ebihal pedig bekerült a fajtárs kezelést biztosító gyűjtőbe. A dobozban együtt élő öt darab ebihal (10. ábra) naponta kétszer kapott 40 ml stimulus vizet fecskendőből. Ez fele arányban tiszta RSW-t, fele arányban pedig magas denzitáson tartott ebihalak medencéjéből vett 20 ml vizet tartalmazott. A fajtárs kezelést kapó ebihalak ilyen formán naivak voltak a ragadozók jelenlétére. Az öt ebihal a dobozban egymás számára szolgálta a taktilis és vizuális ingereket, a nagy gyűjtő medencéből származó koncentrált víz pedig jelentős fajtárs jelenlét látszatát volt hívatott biztosítani.



10. ábra. Öt erdei béka ebihal egy fajtárs kezelésre szolgáló dobozban, vízcsere előtt.

IV. *Fajtárs és ragadozó csoport* – a 30 kikelt ebihalból véletlenszerűen kiválasztásra került öt egészségesnek látszó egyed, a maradék ebihal pedig a fajtárs kezelést biztosító medencébe került. A dobozban lévő ebihalak naponta kétszer 40 milliliter stimulus vizet kaptak a 60 ml literes fecskendőből. A stimulus víz fele arányban a fent említett módon kinyert fajtársaktól vett vízből és ragadozók vízéből állt. Az ebben a kezelésben résztvevő ebihalakat ingerként érte a fajtársak és a ragadozók együttes jelenléte.

Minden kezelés stimulus vizét a saját fecskendőjével jutattam be, és nagyon ügyeltem rá, hogy a szagok ne keveredjenek. Külön feszített hálót alkalmaztam az egyes kezelések érintkezésének minimalizálására. A dobozokban a vizet négy naponta cseréltem. Minden ebihal gyorsfagyasztott majd mikrohullámú sütővel felmelegített, botmixerrel ledarált spenótot kapott ad libitum, három órával minden egyes nappali ciklus vége előtt. Ilyen formán 40-40 állat állt rendelkezésemre a „kontroll” illetve „ragadozó” csoportokban és 200-200 a „fajtárs” illetve „fajtárs és ragadozó” csoportban. Ily módon minden családból az összes kezelésbe került ebihal, egyúttal a családok magas számával igyekeztem biztosítani a kellő genetikai diverzitást.

5.2.2 Személyiség vizsgálatok

Az egyes ebihalak fejlődését naponta követtem. Amikor egy állat vagy egy csapat közeledett a Gosner 32-36-os állapot felé (Gosner 1960; lábujj differenciálódás korai időszaka) az állatok bekerültek a személyiség vizsgálatok fázisába. A csoportos kezelések esetén az öt állat közül véletlenszerűen kiválasztottam egyet, a többit pedig átraktam a fajtárs szag forrásául szolgáló medencébe. Innentől a csoportos létet csak a fajtársak szagát hordozó stimulus tudta biztosítani. Egy adott kezelési csoport 40 tagjából csak a felét használtam fel az itt részletezett vizsgálatához, mivel az állatok másik fele másmilyen vizsgálatban vett részt.

A személyiség vizsgálatok fázisába lépő állatok vízcsere is átestek, s utána egy napig továbbra is kapták a stimulus vizet. Ezt követte a személyiség vizsgálatok három napja: minden egyes nap két viselkedést mértem meg (Réale *et al.* 2007, Garamszegi *et al.* 2013): az aktivitást, és a kockázat-vállalást. Az exploráció mérés kihagyása a 2011-es vizsgálatához képest leginkább hely és idő szűke miatt történt. Minden mérési napon először aktivitást mértem kettő órával a nappali ciklus elindulása után, azaz 10 órakor. A beavatkozást igénylő kockázat-vállalást mérő vizsgálat az aktivitásmérés után kettő órával következett.

Aktivitás – Az aktivitást az állatok saját helyén mértem meg. Öt perccel a mérés előtt az állatok megkapták a kezelésnek megfelelő stimulust a fecskendőből. Az aktivitás megméréséhez a 2011-es vizsgálatban is felhasznált webkamerás módszert alkalmaztam (Urszán *et al.* 2015), ugyanolyan szoftveres támogatással (Fesevur, <http://dorgem.sourceforge.net/>), ám ezúttal a minőséget javítandó több HD képes webkamerát alkalmaztam. Egy adott mérés során a kamera 30 percig működött, miközben több dobozt is megfigyelt egyszerre. Az aktivitás kiértékelését Nagy Gergely végezte, aki a MATLAB (Hedrick 2008) környezet segítségével határozta meg az állatok megtett útját. Ez egy hosszadalmas mérési folyamat volt, amely során a program az adott kép pixelmátrixán adott változások szerint automatikusan (manuális ráségítéssel) képes volt követni egy ebihal mozgását a fókuszban lévő dobozban. A kapott koordináta értékek segítségével és a doboz méretének ismeretében kiszámolása került a megtett út milliméterben, mint az aktivitás mérőszáma.

Kockázat-vállalás – A kockázat-vállalás meghatározására ugyanúgy az állatok saját dobozában került sor. Kettő órával az aktivitás mérés után az állatok ismét megkapták a stimulus vizet, majd Öt perc múlva egy szimulált ragadozó támadás következett. Ehhez az állatok farkának alapját megböktem egy finom ecsettel (#00 méret). Többféle ecsetet és sótalánított vízzel zajló öblítést alkalmaztam a bökések között, hogy ne vigyek át stimulus vizet a kezeléseik között. A bökés után az állatok menekülési reakciót produkáltak, amely különösen az előzetesen ragadozó stimulust kapott dobozok esetén volt igen intenzív (az állatok néha olyan sebesen úsztak, hogy kiemelkedtek a vízből). Ezután hosszabb lefagyási periódus következett, ami után az állatok visszatértek szokványos mozgásukhoz. A kamera folyamatosan rögzítette az állatok viselkedését 35 percen keresztül. Az ebből származó felvételeket szintén Nagy Gergely értékelte ki. A lefagyási periódus teljes hosszát adta másodpercben, a másodpercenként készült képek alapján. Ha egy állat a teljes mérés ideje alatt nem mozdult meg, akkor a maximális értéket, azaz 2100 másodpercet kapta.

Ezután az ebihalak további vizsgálatokba kerültek, melyek itt nem kerülnek bemutatásra, illetve ezek egy részét szakdolgozó használta fel. A kísérlet lezárása után a már átalakult, illetve még metamorf állatokat visszaszállítottam a begyűjtés helyére. Ezzel együtt a ragadozók is visszakerültek a gyűjtés helyére.

5.2.3 Statisztikai módszerek

A jelen vizsgálat kiértékelésére a Dingemanse *et al.* (2012a) illetve Dingemanse és Dochtermann (2013) által szorgalmazott, az egyedek közötti és belüli korrelációk szétválasztásának szükségességét és az azt lehetővé tevő módszereket alkalmaztam a statisztikai elemzésénél. Ennek értelmében a viselkedési szindróma jelenlétének igazolásához nem elég a viselkedési típusok korrelációját alkalmazni, mivel a fenotípusos korreláció magában képes szindrómát kialakítani az egyedek közti korrelációk megléte nélkül (Dingemanse & Réale 2013). Ennek a statisztikai módszernek az alkalmazásához Garamszegi László Zsolt alkotta meg Dingemanse és Dochtermann (2013) nyomán alkalmazandó Kétváltozós Kevert Modelleket. Ez a módszer még nem állt rendelkezésünkre a 2011-es adatok elemzésénél. A következőkben részletezett tesztekben az egyes csoportok eltérő

mintaszámmal kerültek be (kontroll N= 18 ; fajtárs N=18 ; ragadozó N=20 ; ragadozó és fajtárs N=17). A 2011-es vizsgálathoz képest itt alacsonyabb volt a mortalitás és az adatfelvételi hiba. A 2011-es vizsgálatban a latencia repetabilitás becslésénél az egyedek 10%-át kellett kizárni a jobbra zárás miatt. A 2013-as vizsgálatban kicsivel több, mint megduplázott mérési idő sem volt teljesen elegendő ennek a problémának az áthidalására. Ugyanakkor a teljes mintaszám közel negyedében voltak jelen olyan állatok, amelyek 900 másodperc fölötti latencia időket produkáltak, ily módon az ő kockázatvállalásuk pontosabban becsülhető lett. Egyetlen egyed volt, amelynek mindhárom latencia értékére a maximális 2100 másodpercet kellett adni. Ezt az állatot azonban benntartottam a repetabilitás analízisekben, mint szélsőséges fenotípust, mely az igen alacsony kockázat-vállalás mellé igen alacsony aktivitást is mutatott.

Általános lineáris kevert modelleket (GLMM) futtattam annak meghatározására, hogy a kezelés hatással volt-e az átlagos viselkedésekre. A teljes faktoriális kezelések és interakciójuk, mint fix faktorok szerepeltek a modellekben, míg az egyedeket *random* faktorként építettem be REML becslés alkalmazásával. Ezt az R programcsomag (R Fejlesztői Csoport 2014; 3.1.2 verzió) lme4 (Bates *et al.* 2011) 1.1.7 verziószámú csomagja segítségével futtattam le, majd lmerTest csomag (Kuznetsova *et al.* 2014) segítségével számoltam F és p értékeket. A kezelés/mérési körülmény specifikus repetabilitás becslésekhez kezelési/mérési csoportonként GLMM-eket futtattam, úgy hogy csak az interceptet tartottam meg a modellek fix részeként. Ezek után kivontam a modellekből a megfelelő varianciakomponenseket és kiszámítottam az egyedek közti variancia arányát a teljes varianciához képest (Nakagawa & Schielzeth 2010).

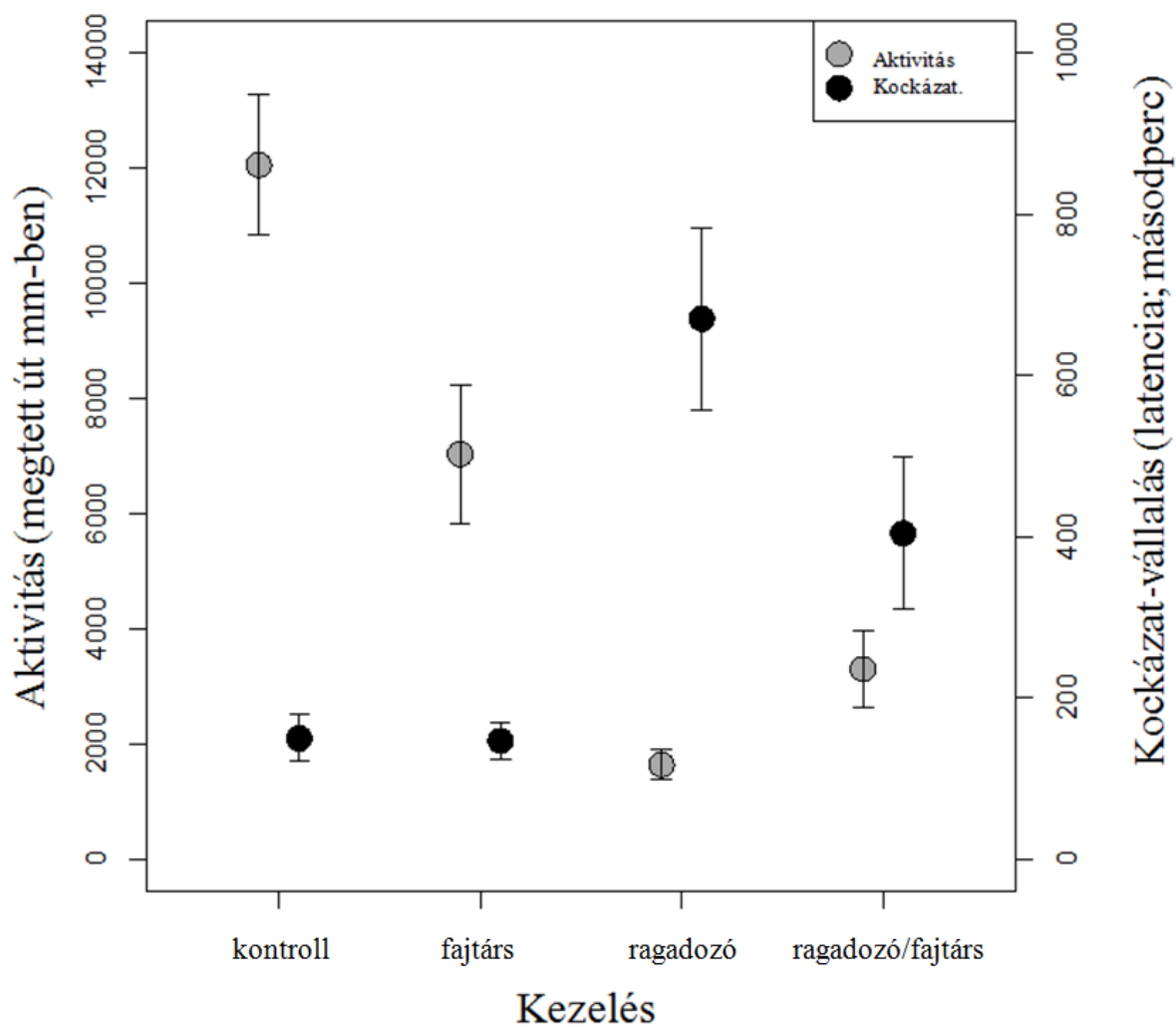
Kétváltozós kevert modelleket használtam fel a viselkedési szindrómák felderítésére a csoportok között. Válaszváltozóként mindkettő vizsgált személyiségjegyet bevittem a modellbe, azt a feltételt alkalmazva, hogy az aktivitást és a kockázat-vállalást közel egy időpontban mértem fel (azaz egymás után). Ezekből a modellekből számoltam ki a Dingemanse és Dochterman (2013) által javasolt becsült variancia és kovariancia paramétereket. Ezeket a modelleket az MCMCglmm R programcsomag segítségével alkalmaztam (Hadfield 2010). Nem informatív, fordított gamma előtagokat alkalmaztam és 1.300.000 hosszú és 300.000 beégetéssel járó iterációkra támaszkodtam. Minden modell legalább négyszer futott le, hogy biztos legyen az eredmény. Ezen Markov-láncokból 1000 mintát emeltem ki, amelyből kernel denzitás becsléssel számoltam ki a végmódot, hogy megkapjam a szükséges paramétereket. A legmagasabb végsűrűség távolságokból nyertem ki a körülöttük lévő 95%-os kredibilitás intervallumot. Kontrasztként az egyedek közti

korrelációk mellé az egyeden belüli korrelációk bemutatására klasszikus megközelítést alkalmaztam, azaz az egyéni átlagok alapján becsültem a korrelációkat.

5.3 Eredmények

5.3.1 Kezelések hatása a viselkedési típusra

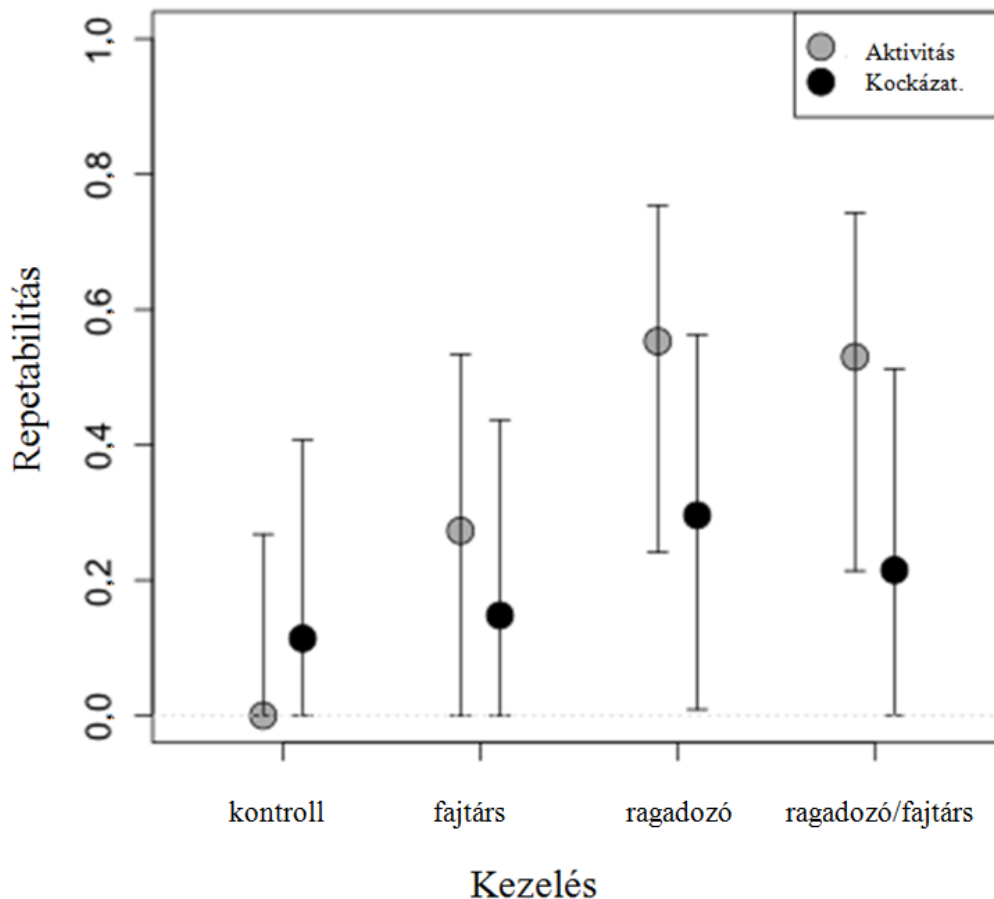
A GLMM analízis eredményei alapján elmondható hogy a ragadozók jelenléte hatással volt az aktivitásra (12. ábra), amely lecsökkent azon ebihalakban melyek ragadozók szagát tartalmazó vízben fejlődtek (ragadozó: $F_{1,70} = 27,33$, $P < 0,001$; fajtárs: $F_{1,70} = 0,16$, $P = 0,69$; ragadozó \times fajtárs: $F_{1,69} = 3,75$, $P = 0,057$). A marginálsan szignifikáns interakció alapján a csoportos környezetben növekvő ebihalak magasabb aktivitást mutattak, mint az egyedül növekvők, ha ragadozó szag is jelen volt a vízben. A kockázat-vállalást vizsgáló GLMM is hasonló mintázatot eredményezett (predátor: $F_{1,70} = 35,27$, $P < 0,001$; csoport: $F_{1,70} = 2,71$, $P = 0,10$; predátor \times csoport: $F_{1,69} = 2,66$, $P = 0,11$). Ebihalak ragadozó szagot tartalmazó környezetben csökkentették kockázat-vállalásukat, azaz nagyobb latencia időt produkáltak (12. ábra).



12. ábra. A kezelések hatása a négy faktoriális csoportban az aktivitás (szürke) és a kockázat-vállalás (fekete) átlagára \pm SE-vel ábrázolva. Az aktivitás mm-ben, a megtett útként szerepel. A kockázat-vállalásként szereplő, másodpercbe mért latencia az ijesztés utáni megfagyás hossza.

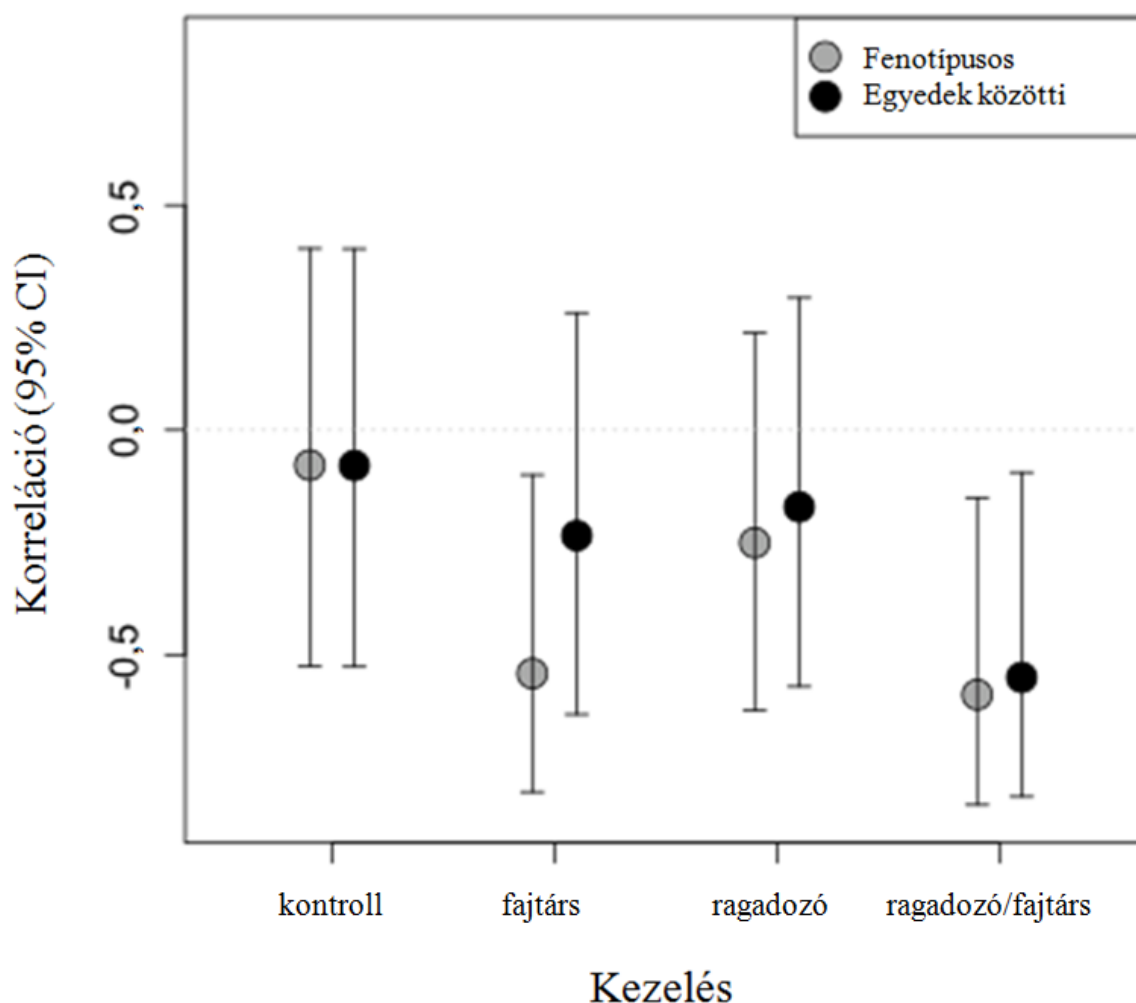
5.3.2 Viselkedési konzisztencia

A csoportonként a modellekből kinyert repetabilitás becslések szerint az aktivitás alacsony repetabilitást ($<0,3$) mutatott a naiv és fajtárs kezelésekben. Ezekben a kezelésekben a 95%-os konfidencia intervallum magában foglalta a 0-át is. A ragadozó kezelések hatására azonban a repetabilitás magasra emelkedett ($>0,5$) s a konfidencia intervallumok is távol voltak a nullától (13. ábra). A kockázat-vállalás tekintetében a repetabilitás 0,5 alatti értékeket mutatott, és egy csoport kivételével az összes kezelésben érintette a nullát a 95%-os konfidencia intervallum. A kivétel a ragadozó kezelés csoport volt, ahol marginálisan szignifikáns volt a repetabilitás (13. ábra).



13. ábra. Viselkedési konzisztencia viselkedéseken belül. Aktivitás és kockázat-vállalás repetabilitás értékek a négy faktoriális csoportban, 95%-os konfidencia intervallumok mellett ábrázolva.

A Kétváltozós Kevert Modellek alkalmazásával csak a fajtárs és ragadozós kezelést egyszerre tartalmazó csoportban találtam nullától eltérő egyedek közti korrelációt (14.ábra). Ez a mintázat egy erős negatív kapcsolatot jelzett a változók között, amely valójában azt jelenti hogy a magasabb aktivitás mellett az egyedek magasabb kockázat-vállalást mutatnak az ismerős környezetben. Magában egyedeken belüli korrelációként, azaz fenotípusos korreláció formájában ez a tendencia megjelent a csoportos kezelésben is, de gyengébben kifejeződve (14. ábra).



14. ábra. Viselkedési konzisztencia funkcionálisan különböző viselkedések között a négy faktoriális csoportban korrelációs koeficiens 95%-os kredibilitás intervallum mellett ábrázolva. Az egyeden belüli korrelációk (melyek a viselkedési szindróma jelzői) mellett a fenotípusos korrelációk is szerepelnek, bemutatva az egyeden belüli és az egyedek közötti komponensek szétválasztásának fontosságát.

5.4 Az eredmények megvitatása

5.4.1 A viselkedési konzisztencia jelenléte a kezelési csoportokban

A különböző jellegekben indukált fenotípusos plaszticitást kiváltó ökológiai tényezők közül a ragadozók jelenléte illetve a fajtársakkal való versengés kiemelkedő szerephez jut (Miner *et al.* 2005; Callahan *et al.* 2008). A ragadozók alapvetően negatív hatással vannak a prédák rátermettségére (Roff 1992; Stearns 1992; Tollrian & Harvell 1999), míg a csoport hatása vegyes. Habár a fajtársak jelenléte miatt csökkenő erőforrások és az versengést okozó találkozásokból fakadó stressz költséges lehet (Smith-Gill & Berven 1979; Semlitsch & Caldwell 1982) amely kihatással lehet a juvenilis stádiumban mutatott túlélésre is (Relyea & Hoverman 2003), addig a csoportos életmód által generált egyedenkénti predációs kockázat csökkenése előnyös (Pitcher & Parrish 1993; Krause & Ruxton 2002). A jelenlegi vizsgálat eredményeiből kitűnik, hogy mind a ragadozók s mind a fajtársak jelenléte hatással van az erdei béka ebihalak viselkedésére.

Miként az várható volt a ragadozók jelenléte csökkentette az aktivitást és kockázatvállalást (pl. Tollrian & Harvell 1999) egyúttal egy trend is jelen volt, miszerint a csoportos életmód csökkentette az egyénre kifejtett predációs nyomást az aktivitás tekintetében. Meg kell jegyezni, hogy a várható morfológiai változások mellett egyes fajoknál csoport jelenléte magasabb aktivitást indukál (Smith & van Buskirk 1995; Relyea & Werner 2000). Ezt a magasabb aktivitást tükrökkel is ki lehet váltani, amely a szagok mellett a vizuális jelek fontosságát is kihangsúlyozza (Rot-Nikcevic *et al.* 2006; Gouchie *et al.* 2008). Mivel nem állt módomban tükröket alkalmazni sem a kezelések sem a mérések ideje alatt, így ez utóbbinál a fajtársak jelenlétét csak szaganyagok jelezték, ezért elképzelhető, hogy a csoportos kezelés erősebben hatott volna az aktivitásra, ha tükrök is rendelkezésre állnak. Ugyanakkor a tükrös kezelésekben tapasztalható megnövekedett aktivitás származhat abból, hogy az ebihal a saját tükröképével próbál rajt alkotni (Gouchie *et al.* 2008), ezért ez a megközelítés csalóka eredményekhez vezethet. Mindazonáltal az átlagos viselkedésekben tapasztalt különbségek alapján a kezeléseket hatásosnak ítélem.

Lényeges hogy a predátor és fajtárs jelenlétre naiv kontroll csoportban nem találtam nyomát a viselkedési konzisztencia viselkedésen belüli vagy funkcionálisan különböző

viselkedések közötti formájának. Ezzel szemben az ökológiailag releváns környezeti tényezők között növekvő ragadozó nyomásnak és/vagy fajtárs jelenlétnek kitett csoportokban az ebihalak a viselkedési konzisztencia mindkét szintjét mutatták. Az aktivitás tekintetében a fajtársak jelenlététől függetlenül az egyénekenkénti predációs kockázat szignifikáns viselkedési konzisztenciát indukált. Ezekben a kezelési csoportokban a repetabilitás becslések 0,21-0,74 közé esnek, amelyek hasonlóak vagy magasabbak, mint a Bell *et al.* (2009) meta-analízisben tárgyalt 0,37-0,47-es értékek. A hatás a kockázat-vállalás tekintetében jóval gyengébb volt, és csak a ragadozó nyomásnak kitett csoportban különbözött szignifikánsan a nullától ($R=0,01-0,56$). A ragadozós nyomásnak és a fajtársak jelenlétének egyszerre kitett csoportban egy trend figyelhető meg a magasabb repetabilitás értékek megjelenésére ($R=0,00-0,51$). Ezen eredmények alapján úgy tűnik, hogy a vizsgált aktivitás és kockázat-vállalás személyiségjegyek tekintetében a ragadozó jelenlét a meghatározó. Az eredményeket valószínűleg tovább erősítette volna, ha stimulust gyakrabban kapják az állatok, illetve valamiféle ketreces megoldással a ragadozó végig a közelben van, mivel a szaganyag néhány óra alatt lebomlik. Mindenképpen meg kellene vizsgálni tükrök vagy ketrecek alkalmazását a szagingerek mellett a csoportosítás esetleges erősítésére, ezt a következő bekezdésben tárgyalt eredmények is indokolták teszik.

Az itt tárgyalt tanulmányban alkalmazott Kétféltváltozós Kevert Modellek képesek arra, hogy szétválasszák az egyedeken belüli és az egyedek közötti komponenseket, amelyek elmulasztása fals következtetések levonásához is vezethet a viselkedési szindrómák tekintetében (Dingemanse *et al.* 2012a; Dingemanse és Dochtermann 2013). Ez alapján viselkedési szindrómát, melyet az egyedek közötti korrelációk jeleznek, csak a ragadozó-fajtárs kezelési csoportban találtam. Az aktivitás-kockázat-vállalás szindróma 0,5 feletti *effect-size* értéke erős viselkedési szindrómára vall – egy meta-analízis szerint az átlagos érték a szindrómák esetén 0,2 (Garamszegi *et al.* 2012). Ennek értelmében az aktívabb egyedek alacsony latencia időt mutattak, tehát a kockázat-vállalásuk magasabb volt. Az egyedeken belüli korrelációk tekintetében fenotípusos korreláció magában csak a tisztán fajtárs kezelést alkalmazó csoportban alakult ki. Ezt önmagában nem tekinthetjük viselkedési szindrómának (Dingemanse *et al.* 2012a) ugyanakkor, ha csak rang korrelációs tesztet, vagy egyéb olyan módszert alkalmazunk, amely nem választja szét a korrelációs koefficienseket, azt találtuk volna, hogy ebben a csoportban is erős viselkedési szindróma jelentkezett. A fenotípusos korrelációk lényegében a korrelációs szelekció eredményeképpen alakulnak ki az egyedeken belül (Dingemanse *et al.* 2010; Dingemanse & Réale 2013). Ilyen mintázat alakul ki például éhezésre madarakban, amikor a vizsgált viselkedési jegyek egymástól függetlenül egy irányba

csúsznak el (Lima & Dill 1990). Bell & Stamps (2004) olyan viselkedési változók között talált fenotípusos korrelációt halakban, amelyek nem voltak repetábilisek, azaz nem alkottak személyiséget. A mi esetünkben elmondható, hogy a csoportos kezelés nem tekinthető egyformának minden egyed esetében és konzisztens személyiségjegyek csak trend szinten voltak jelen. Ennek alapján az egyformán inkonzisztens személyiségjegyek minden állatnál egy irányba csúsztak el. Egyik lehetséges magyarázat, hogy a csoportokban az egyéni sorrend nem volt stabil és ezért az egyedi állapotváltozások nem voltak egységesek. A jelenség feltárása mindenképpen további vizsgálatokat igényel.

5.4.2 Az egyedfejlődés környezetének szerepe

A disszertáció bevezetőjében olvashattuk, hogy a viselkedési konzisztencia annak ellenére, hogy limitálja az egyéni viselkedési repertoárt vagy, hogy a viselkedési szivárgáson keresztül fekunditás csökkenést okozhat, széles körben elterjedt jelenség. Több kiforrott hipotézis is született, amely megpróbálja magyarázni a jelenséget genetikai, élettani, pszichológiai kényszerek vagy éppen adaptációs folyamatok irányból megközelítve (Bell 2005; Dingemanse *et al.* 2007; Han & Brooks 2013). Ki kell emelni az állapotfüggő modelleket, vagy kényszer kompromisszum (*trade-off*) alapú elméleteket, mint amilyen a POLS hipotézis (Réale *et al.* 2010; Sih *et al.* 2015). Azonban ezen, hipotézisek tesztelése nem egyértelmű. Mivel a viselkedési konzisztencia definíciójából fakadóan nem tesztelhető egyedi szinten, amely alapvető lenne a standard evolúciós vizsgálatok esetében, különböző populációk összehasonlítására kell támaszkodni. Az ezen elvek mentén elvégzett vizsgálatok a kényszer és adaptív hipotézis mentén vegyes eredményeket kaptak (Bell 2005; Dingemanse *et al.* 2007; Brydges *et al.* 2008; Pruitt *et al.* 2010; Royauté *et al.* 2014). A különböző szelekciós vonalakon elvégzett személyiség vizsgálatok egyrészt feltárták a viselkedési konzisztencia mögöttes genetikai, élettani meghatározottságát, egyúttal megmutatták azt is, hogy sok esetben az anyai hatás, vagy valamilyen környezeti tényező képes a genetikailag és élettanilag meghatározott fenotípust teljesen megváltoztatni például epigenetikus módosítások segítségével (Caramaschi *et al.* 2013; Curley és Branchi 2013; Groothuis és Maestriperi 2013). Ez arra utal, hogy a viselkedési konzisztencia tekintetében fennállhat a gén-környezet ekvivalencia (West-Eberhard 2003).

A fent tárgyalt eredmények között találunk a viselkedési konzisztencia kialakulásának

tekintetében fontos szerepet játszó, az egyedfejlődést hangsúlyozó tanulmányokat (Dingemanse *et al.* 2009; Stamps & Groothuis 2010a,b; Rödel & Monclús 2011, Butler *et al.* 2012; Curley & Branchi 2013; Groothuis & Maestripieri 2013; Urszán *et al.* 2015). Az itt bemutatott vizsgálat eredményei arra engednek következtetni, hogy az egyedfejlődés során megtapasztalt ökológiailag releváns környezeti tényezők, alapvetőek a viselkedési konzisztencia kialakításának szempontjából. Viselkedési szindrómákat csak a legkomplexebb környezetnek kitett csoportban találtunk. Bell és Sih (2007, 2009) vizsgálataiban kimutatta, hogy a ragadozómentes környezetben élő populációból származó halak ragadozónak kitéve, ha túlélnek a találkozást, viselkedési szindrómát mutatnak az erős szelekciós hatásra reagálva. Sweeney *et al.* (2013) több életszakaszban vizsgált mesterségesen szaporított pókokat melyek egy része a laborban, részben a természetben nevelkedett. Csak a természetben nevelkedő ivarérett egyedeknél találtak viselkedési szindrómát. Mivel a mortalitás alacsony volt, ezért úgy gondolták, hogy az egyéni tapasztalon keresztül akár a fenotípusos plaszticitás is kialakíthatta a viselkedési konzisztenciát, de nem tudták kizárni ezzel a kísérleti felállással a genetika és környezet interakciójából fakadó lehetséges választ.

A 4. fejezetben tárgyalt kísérletben a kontroll csoport, amely szintén Gosner 32-36-os stádiumban volt lemerve, repetábilis személyiségjegyeket mutatott az aktivitásban és az explorációban az ebben a tanulmányban tapasztaltakkal ellentétben. Ennek a látszólagos ellentmondást több minden is okozhatta. Már abban a kísérletben is meghatározó eredmény volt, hogy már egy standard viselkedési mérés is meghatározó mértékben képes befolyásolni a viselkedési konzisztenciát. Ez a kísérlet teljesen más laboratóriumban futott, más körülmények között. Fontos megjegyezni, hogy az ebihalak tartására alkalmazott dobozok is jelentősen eltértek egymástól. A 2011-es vizsgálat dobozai átlátszó falúak voltak és hungarocell cellákban foglaltak helyet. A nagyobb térfogaton és vízmennyiségen felül a dobozok alját szabályos és kontrasztos négyzetháló borította s elképzelhető, hogy az oldalfal-hungarocell távolságból fakadóan a falon tükröződhetett az ebihal. Ez az élettér jóval gazdagabbnak mondható, mint a jelenleg bemutatott 2013-as kísérletben felhasznált kisméretű, befelé jelentősen szűkülő, tiszta fehér műanyag edények. Természetesen más is okozhatta a tapasztalt különbséget (például anyai hatás, évek közti különbségek). Mindenesetre egyértelmű hogy a személyiség tekintetében még a nagyon egyszerű környezeti különbségek is jelentős különbségekhez vezethetnek, ami ismételten jelzi, hogy igen nehéz standardizált körülményeket teremteni a laborban a viselkedési konzisztencia vizsgálatokor.

5.4.3 Viselkedési konzisztencia, mint gén – környezet interakcióból származó válasz

Ebben a tanulmányban viselkedési konzisztencia nem volt jelen a ragadozó és fajtárs jelenlétre naiv kontroll csoportban. Ez alapján feltételezhető, hogy önmagában a viselkedési konzisztencia valószínűleg nem az egyedek közti genetikai különbségekből fakadóan jön létre, hanem létrehozásában kiemelten fontos a környezet hatása. Az eredmények alapján elmondható hogy a ragadozók jelenlétének alapvető szerepe van a viselkedési konzisztencia indukciójában. A ragadozós kezelés minden egyed számára ugyanolyan ingereket kellett, hogy biztosítson, ezért a ragadozó jelenlét által indukált személyiség valószínűleg az egyedi genotípus és a környezet közti interakció eredménye. Standardizált stimulusra az egyéni viselkedési stratégiák válaszként történő megjelenése a viselkedési plaszticitásban mutatott egyéni különbségekből fakadhat (Dingemanse és Wolf 2013). A csoportos életmód és stimulus valamelyest gyengítette az egyénileg érzékelt predációs kockázatot és ezen keresztül az egyének közötti különbségek csökkentek a személyiségjegyekben. A csoport magában csak egyéni különbségek kialakulásra irányuló trend létrehozására volt képes az aktivitásban, míg a kockázat-vállalásban nem okozott repetabilitás növekedést. Ugyanakkor a csoport hatása teljesen más volt a viselkedési szindrómák, azaz az egyének közötti korrelációk kapcsán: ha ragadozó is jelen volt a csoport mellett, akkor viselkedési szindróma indukálódott, míg a csoport magában fenotípusos korrelációt okozott a vizsgált személyiségjegyek között. Mivel a csoportos életmód a ragadozós kezeléssel ellentétben minden egyed számára más-más stimulust okozhat a különféle hierarchiában betöltött rangokon keresztül, ezért fennáll a lehetőség, hogy egyedi különbségeket okozzon genetikai variancia jelenléte nélkül is a fenotípusos plaszticitáson keresztül. A jelenlegi vizsgálat azonban nem alkalmas arra, hogy megfelelő mélységben magyarázzuk meg a két környezeti tényező interakcióját a viselkedési konzisztencia szintjeinek kialakításában.

Az itt közölt tanulmány eredményei alapján elmondható, hogy a viselkedési konzisztencia mindkét szintje – az állati személyiség és a viselkedési szindróma – indukált válaszként léphet fel ökológiailag releváns környezeti tényezőkkel szemben. Ezek az eredmények támogatják azon tanulmányok sorát, amelyek szerint az egyedfejlődés környezete meghatározó a viselkedési konzisztencia kialakulásának szempontjából, s hogy ezek, mint adaptív mintázatok gén – környezet interakciók formájában manifesztálódnak. Ez arra utal, hogy stabil egyedi különbségek helyett változékony egyedi viselkedésbeli plaszticitás állhat a természetben megfigyelhető konzisztens egyedi különbségek mögött, amely viselkedési

plaszticitás eltérő mértékben kapcsolódik az egyedek belső állapotával és a környezet változékonyságával. További tanulmányok szükségesek ezen mintázatok pontosabb feltárására, a genetikai és környezeti hatások szétválasztására a viselkedési konzisztenciák kapcsán. Mindenképpen érdemes lenne ismert genetikai háttérű állatokat felhasználni illetve klónokat alkalmazni különböző környezeti gradienseknek kiteve őket. Fontos lenne egyedi szinten használható konzisztenciát leíró mérőszámok alkalmazása (Herczeg & Garamszegi 2012; Stamps *et al.* 2012) az evolúciós vizsgálatokban, miként arra az utóbbi időben történtek kísérletek (pl. Briffa 2013, Briffa *et al.* 2013; Westneat *et al.* 2014; Bridger *et al.* 2015; Urszán *et al.* 2015).

6. Következtetés és kitekintés

A doktori kutatás alatt végzett vizsgálatokkal kimutattam, hogy az erdei béka (*Rana dalmatina*) ebihalak viselkedési konzisztenciájának kifejeződésében meghatározó elemek az egyedfejlődés környezetében az egyedet érő tapasztalatok. Ezek az eredmények tovább gazdagítják a viselkedési konzisztencia létrejöttét magyarázni kívánó hipotézisek irodalmát. Mivel az ebihalak kiváló alanyok, ha korai egyedfejlődési stádiumban kívánunk a rátermettséget befolyásoló bélyegeket meghatározni, ezért fel tudtam őket használni a személyiséget életmenet szindrómák mentén magyarázó POLS hipotézis tesztelésére. Az itt kapott eredmények illeszkedtek az eddigi vizsgálatokhoz melyek a hipotézist tesztelték. Nem sikerült az összes rátermettség becslő bélyeg minden várható összefüggését detektálni a viselkedési konzisztenciával. Az aktivitás és a metamorfózisig eltelő fejlődési idő összefüggött két egyedfejlődési fázisban is fajtárs- és ragadozó-naiv kontroll ebihalaknál. Egyúttal különféle összefüggéseket detektáltam a relatív növekedési ráta és a viselkedési megjósolhatóság (azaz az egyeden belüli, környezettől független viselkedési változatosság) között, amely arra utal, hogy a viselkedési megjósolhatóság önmagában is fontos lehet, és a rátermettséget jelző jellegekkel való kapcsolatán keresztül hatással lehet rá az evolúció. Két ökológiailag releváns környezeti tényező – a fajtársak és ragadozók jelenléte – segítségével összeállított faktoriális vizsgálattal sikerült kimutatnom a ragadozók kulcs szerepét a konzisztens egyedi különbségek létrehozásában személyiségjegyeken belül. Kimutattam, hogy a funkcionálisan különböző viselkedések ténylegesen csak a legkomplexebb ingeret kapó (ragadozó és fajtárs jelenlétet tapasztaló) ebihalakban kapcsolódnak össze viselkedési szindrómát alkotva, míg csak fajtárs jelenlét esetén pusztán fenotípusos korreláció lép fel. A komplex mintázat arra enged következtetni, hogy a viselkedési konzisztencia kialakulásában kulcsfontosságúak a gén – környezet interakciók, azaz a konzisztens viselkedési különbségeket okozhatja az egyedek között eltérő viselkedési plaszticitás.

Mindazonáltal eredményeim rámutattak arra a nem várt jelenségre, hogy a standard viselkedési tesztek bizonyos esetekben erős környezeti hatást okozhatnak, és ez által viselkedési konzisztenciát idézhetnek elő. Ezen felül úgy tűnik, hogy ezek a zavaró hatások képesek szétkapcsolni az életmenet szindrómákat (POLS) a személyiségjegyeiktől. Ezek alapján át kell gondolni a jelenleg bevett módszereket a viselkedési tesztekben. Megoldás lehet stressz hatást minimalizáló mérések használata illetve több különféle méréssel mérni ugyanazt a viselkedést (Carter *et al.* 2013). Klónok, vagy esetleg homozigóta vonalak

alkalmazása is előnyökkel kecsegtet: egy egyedet csak egyféle viselkedésre tesztelve és összevetve más egyedek másféle személyiség tesztjeivel kikerülhető a többféle viselkedési teszt zavaró hatása (Stamps & Groothuis 2010b).

Érdeemes lenne a viselkedési konzisztenciát létrehozó szelekciós hatásokat vizsgálni azon keresztül, hogy a viselkedési konzisztencia komponenseit az életmenet változókhöz kötjük, amire a reakció norma megközelítés különösen alkalmas lenne (Dingemanse & Réale 2013). Azonban az erre irányuló vizsgálatok többsége nem alkalmazott direkt rátermettség becslést. Az egyik lehetőség az lehetne, hogy viszonylag könnyen tartható kétélűeket éveken keresztül nevelve meghatározható lenne a rátermettség. Az is egyértelmű, hogy a viselkedési konzisztenciával foglalkozó kutatásokban helye van a viselkedési plaszticitásnak és a viselkedési megjósolhatóságnak, mivel ezek önmagukban is mutathatnak összefüggést az életmenettel és szelekció alatt is állhatnak. A viselkedési megjósolhatóság az utóbbi időben több tanulmány szereplője volt. Westneat *et al.* (2012; 2014) kimutatták, hogy a viselkedési változatosság hierarchikusan épül fel és szelekciós hatás alatt is állhat. Briffa (2013) és Briffa *et al.* (2013) sikeresen kimutatták, hogy a viselkedési megjósolhatóság, elválasztva a viselkedési típustól és a viselkedési plaszticitástól, önmagában is képes környezet által indukált plaszticitást mutatni. Ezek a tanulmányok mind jelzik a viselkedési megjósolhatóságnak, mint az állati személyiség egyik fontos komponensének felderítésére s magyarázatára irányuló önálló kutatások fontosságát, amelyhez a jelenlegi disszertáció is csatlakozik. Azonban a viselkedési megjósolhatóság pontos meghatározásához igen sok mérés kell állandó körülmények között és egyelőre az sem ismert, hogy egyáltalán hány mérés szükséges az egyéni viselkedési variancia nagy részének (~95%-os) lefedéséhez. Szükséges lenne egy ezt feltáró módszertani vizsgálat, amelyet felnőtt állatokon lenne célszerű elvégezni.

Lényeges lehet a proaktív és reaktív állatokat valamiféleképpen már detektálni a kísérletek előtt. A stressz kezeléssel foglalkozó irodalomból többször is kitűnik, különbség van a reaktív és proaktív állatokban, abban a tekintetben is, hogy miként reagálnak a környezeti ingerekre. Ezért valószínűleg egyáltalán nem mindegy, hogy a vizsgálatban résztvevő állatok között melyik a proaktív és melyik a reaktív stratégiát folytató, ugyanis ez utóbbiak képlékenyen megváltoztatják viselkedésüket környezeti ingerekre, illetve viselkedési konzisztenciájuk alapvetően függ tőle, míg az előbbieket főleg belső élettani állapotaikhoz igazítják személyiségüket. Úgy vélem mindenképpen szükséges lenne egy olyan vizsgálat sorozat, amely megvizsgálja, hogy a proaktív és reaktív állatok miként reagálnak ökológiailag releváns környezeti ingerekre és arányuk a populációban hogyan befolyásolhatja a populációs mintázatokat.

7. Köszönetnyilvánítás

Szeretnék köszönetet mondani témavezetőmnek Prof. Dr. Török Jánosnak, hogy az évek során bármilyen kérdéssel fordulhattam hozzá bizalommal, hogy rendelkezéseimre bocsájtotta a tanszék erőforrásait, hogy a terepi kiszállásokban segítséget nyújtott. A velem folytatott beszélgetések bármely időpontban érdekes nézőpontokat, ötleteket jelentettek. Köszönöm azt is, hogy észrevételeivel segítette a publikációk formálódását. Tapasztalata, profizmusa, szemléletmódja és embersége nélkülözhetetlen volt abban, hogy idáig eljutottam. Az ő általa vezetett közösségben igazán otthon éreztem magamat, s megtudtam, milyen egy csapat tagjának lenni.

Köszönettel tartozom másik témavezetőmnek Dr. Herczeg Gábornak, aki felkarolt, és éveken át vezetett a doktori iskola útjain. Szakmai profizmusával és tehetségével példát mutat a tudomány művelésére. Megmutatta hogyan kell profiként végig vinni egy kísérletet a gondolattól a cikk utolsó keretének leütéséig. Saját pályázataiból támogatta kísérleteim és szakmai fejlődésem. Általa jutottam ki több belföldi és külföldi konferenciára, és tölthettem időt Niclas Kolm stockholmi laborjában.

Köszönettel tartozom Dr. Hettyey Attilának, volt témavezetőmnek még szakdolgozó koromból. Doktori tanulmányaim alatt hasznos tanácsokkal látott el, majd az egyik kísérletemet befogadta a Lendület csoport laborjába, ahol élvonalas körülmények között folytathattam le azt. Köszönettel tartozom azért is, hogy társszerzőként hozzájárult a publikációk, konferencia prezentációk és poszterek sikeréhez.

Köszönettel tartozom Dr. Garamszegi Lászlónak, hogy statisztikai tudásával és hozzáértésével segítette munkám. Idejét nem kímélte, amikor hozzá fordultam kérdéseimmel, továbbá társszerzőként hozzájárult publikációm sikerességéhez.

Köszönettel tartozom Nagy Gergely barátomnak a tanszékről, akik fáradtságos munkával segítettek engem, amikor csak szükségem volt rá. A terepi kiszállásokra gyakran Gergő kísért el, és együtt fogtuk be a szitakötő lárvákat. Az esetleges barkácsolásokban is segédkezett. Később Gábor alkalmazásában ő volt az, aki fáradtságos munkával több hónap alatt kiértékelte az ebihalak viselkedését a 2013-as vizsgálatban.

Köszönettel tartozom Baumann Judit volt szakdolgozónak, aki sokat segített második kísérletem kivitelezésében. Nagy segítségemre volt időnként a vízcserék és egyéb laborfenntartó munkák tekintetében.

Köszönettel tartozom, barátomnak, Dr. Molnár Orsolyának. Orsolya többször is segített kijutnom a terepre, főleg a 2011-es vizsgálat alatt. Értékes észrevételei, a témán kívülállósága nem egyszer segítették munkámat.

Köszönetet kell mondanom Laczi Miklósnak a tanszékről, akit hosszú évek óta jó barátomnak mondhatok. Köszönettel tartozom a posztereimet nem egyszer díszítő csodás fotókért, a beszélgetésekért és észrevételekért.

Köszönettel tartozom Dr. Kovács Tibornak, aki Vági Balázssal együtt végzett munkája részeként mutatta meg nekem a kísérletek alapjául szolgáló szaporodó helyet.

Köszönettel tartozom az Állatrendszertani és Ökológiai tanszék minden jelenlegi és egykor volt dolgozójának, szakdolgozójának és doktoranduszainak, hogy hozzá járultak jelenlétükkel, ötleteikkel munkám sikeréhez. Ki kell emelnem Seregi Timeát, Horváth Gergelyt, Balázs Gergelyt, Dr. Zsebők Sándort, Dr. Hegyi Gergelyt. Külön köszönettel tartozom Prof. Dózsa-Farkas Klárának, aki korai éveimben hozzájárult ahhoz, hogy megkedveljem a biológusi pályát és támogatott, hogy doktoranduszi pályára lépjek. Köszönetet kell mondanom Dr. Szentesi Árpádnak a kiváló beszélgetésekért, és inspiráló észrevételekért. Köszönöm Prof. Erdei Annának, az ELTE Biológia Doktori Iskola vezetőjének, amiért megtisztelt bizalmával és lehetőséget biztosított a kutatás elvégzésére.

Köszönettel tartozom a Lendület kutatócsoport tagjainak, hogy befogadtak maguk közé és segítették munkámat.

A kutatásokhoz az OTKA K-105517 számú pályázata illetve a Lendület program (MTA, LP2012-24/2012) biztosított anyagi háttérrel. Az ebihalak befogásához és a kísérletekhez kiadott engedélyekért köszönet illeti meg a Közép-Duna-völgyi Környezetvédelmi-, Természetvédelmi- és Vízügyi Felügyelőséget (engedélyszámok: 8464-2/2011; 10950-3/2013).

Hálával és elismeréssel tartozom édesanyámnak és nagymamámnak a sok áldozatért s támogatásért, amit azért hoztak, hogy én e sorokat leírhattam. Szeretetük és segítségük nélkül nem jutottam el volna, ideáig ahol vagyok. Köszönettel tartozom barátaimnak, Gergőnek, Gábornak és Zsoltnak hogy biztattak éveken keresztül céljaim elérésére.

8. Irodalomjegyzék

- Adriaenssens, B. & Johnsson, J. I. (2013). Natural selection, plasticity and the emergence of a behavioural syndrome in the wild. *Ecology letters*, 16(1), 47-55.
- American Public Health Association (APHA) (1985). Standard methods for the examination of water and wastewater, 16th edn. APHA, Washington DC
- Andersson, M. Å. & Höglund, E. (2012). Linking personality to larval energy reserves in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *PloS one*, 7(11), e49247.
- Arnqvist, G. & Henriksson, S. (1997). Sexual cannibalism in the fishing spider and a model for the evolution of sexual cannibalism based on genetic constraints. *Evolutionary Ecology*, 11(3), 255-273.
- Barnard, C. J. & Sibly, R. M. (1981). Producers and scroungers: a general model and its application to captive flocks of house sparrows. *Animal Behaviour*, 29(2), 543-550.
- Bates, D., Maechler, M. & Bolker, B. (2011). Linear mixed-effects models using S4 classes. R package version 0999375–42. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*.
- Beebee, T. J. C. (1996). *Ecology and conservation of amphibians* (Vol. 7). Springer Science & Business Media.
- Becker, W.A. (1985). Manual of quantitative genetics. Academic Enterprises, Washington State University, Pullman
- Bell, A. M. & Stamps, J. A. (2004). Development of behavioural differences between individuals and populations of sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus*. *Animal Behaviour*, 68(6), 1339-1348.
- Bell, A. M. (2005). Behavioural differences between individuals and two populations of stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *Journal of evolutionary biology*, 18(2), 464-473.
- Bell, A. M. & Sih, A. (2007). Exposure to predation generates personality in threespined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Ecology Letters*, 10(9), 828-834.

- Bell, A. M., Hankison, S. J. & Laskowski, K. L. (2009). The repeatability of behaviour: a meta-analysis. *Animal Behaviour*, 77(4), 771-783.
- Benard, M. F. (2004). Predator-induced phenotypic plasticity in organisms with complex life histories. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 651-673.
- Benjamini, Y. & Hochberg, Y. (1995). Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)*, 289-300.
- Benus, R.F. & Henkelmann, C. (1998). Litter composition influences the development of aggression and behavioural strategy in male *Mus domesticus*. *Behaviour* 135, 1 229–1 249.
- Biro, P. A., Abrahams, M. V., Post, J. R. & Parkinson, E. A. (2006). Behavioural trade-offs between growth and mortality explain evolution of submaximal growth rates. *Journal of Animal Ecology*, 75(5), 1165-1171.
- Biro, P. A. & Stamps, J. A. (2008). Are animal personality traits linked to life-history productivity?. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(7), 361-368.
- Biro, P. A. & Adriaenssens, B. (2013): Predictability as a Personality Trait : Consistent Differences in Intraindividual Behavioral Variation. *The American Naturalist*, 182(5), 621-629.
- Bridger, D., Bonner, S. J. & Briffa, M. (2015). Individual quality and personality: bolder males are less fecund in the hermit crab *Pagurus bernhardus*. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 282(1803), 20142492.
- Briffa, M. (2013): Plastic proteans : reduced predictability in the face of predation risk in hermit crabs. *Biology Letters* 9: 20130592.
- Briffa, M., Bridger, D. & Biro, P. A. (2013): How does temperature affect behaviour ? Multilevel analysis of plasticity , personality and predictability in hermit crabs. *Animal Behaviour*. 86 (1) 47–54.
- Brydges, N. M., Colegrave, N., Heathcote, R. J. & Braithwaite, V. A. (2008). Habitat stability and predation pressure affect temperament behaviours in populations of three - spined sticklebacks. *Journal of Animal Ecology*, 77(2), 229-235.

- Butler, M. W., Toomey, M. B., McGraw, K. J. & Rowe, M. (2012). Ontogenetic immune challenges shape adult personality in mallard ducks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279, 326-333
- Callahan, H. S., Maughan, H. & Steiner, U. K. (2008). Phenotypic plasticity, costs of phenotypes, and costs of plasticity. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1133(1), 44-66.
- Cannon, W. B. (1916). Bodily changes in pain, hunger, fear, and rage: An account of recent researches into the function of emotional excitement. D. Appleton, New York.
- Caramaschi, D., Carere, C., Sgoifo, A. & Koolhaas, J. M. (2013). Neuroendocrine and Autonomic Correlates of Animal Personalities. Szerkesztők: Carere, C. & Maestriperi, D. *Animal personalities: behavior, physiology, and evolution*. University of Chicago Press.
- Careau, V., Thomas, D., Pelletier, F., Turki, L., Landry, F., Garant, D. & Réale, D. (2011). Genetic correlation between resting metabolic rate and exploratory behaviour in deer mice (*Peromyscus maniculatus*). *Journal of evolutionary biology*, 24(10), 2153-2163.
- Careau, V. & Garland Jr, T. (2012). Performance, personality, and energetics: correlation, causation, and mechanism*. *Physiological and Biochemical Zoology*, 85(6), 543-571.
- Carere, C. E. & Eens, M. E. (2005). Unravelling animal personalities: How and why individuals consistently differ. *Behaviour*.
- Carere, C. & Maestriperi, D. (2013). *Animal personalities: behavior, physiology, and evolution*. University of Chicago Press.
- Carter, A. J., Feeney, W. E., Marshall, H. H., Cowlshaw, G. & Heinsohn, R. (2013). Animal personality: what are behavioural ecologists measuring?. *Biological Reviews*, 88(2), 465-475.
- Clark, A. B. & Ehlinger, T. J. (1987). Pattern and adaptation in individual behavioral differences. In *Perspectives in ethology* (pp. 1-47). Springer US.
- Cole, E. F. & Quinn, J. L. (2014). Shy birds play it safe: personality in captivity predicts risk responsiveness during reproduction in the wild. *Biology letters*, 10(5), 20140178.

- Coppens, C. M., de Boer, S. F. & Koolhaas, J. M. (2010). Coping styles and behavioural flexibility: towards underlying mechanisms. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 365(1560), 4021-4028.
- Curley, J.P. & Branchi, I. (2013). Ontogeny of stable individual differences. Szerkesztők: Carere, C. & Maestriperi, D. *Animal personalities: behavior, physiology, and evolution*. University of Chicago Press.
- Dall, S. R. (2004). Behavioural biology: fortune favours bold and shy personalities. *Current Biology*, 14(12), R470-R472.
- Dall, S. R., 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.
- David, M., Auclair, Y., Giraldeau, L. A. & Cezilly, F. (2012). Personality and body condition have additive effects on motivation to feed in Zebra Finches *Taeniopygia guttata*. *Ibis*, 154(2), 372-378.
- Denver, R. J. (1997). Environmental stress as a developmental cue: corticotropin-releasing hormone is a proximate mediator of adaptive phenotypic plasticity in amphibian metamorphosis. *Hormones and Behavior*, 31(2), 169-179.
- Dingemans, N. J., Both, C., Drent, P. J. & Tinbergen, J. M. (2004). Fitness consequences of avian personalities in a fluctuating environment. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, 271(1541), 847-852.
- Dingemans, N. J., Wright, J., Kazem, A. J., Thomas, D. K., Hickling, R. & Dawnay, N. (2007). Behavioural syndromes differ predictably between 12 populations of three-spined stickleback. *Journal of Animal Ecology*, 76(6), 1128-1138.
- Dingemans, N. J., Van der Plas, F., Wright, J., Réale, D., Schrama, M., Roff, D. A., Van der Zee, E. & Barber, I. (2009). Individual experience and evolutionary history of predation affect expression of heritable variation in fish personality and morphology. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, rspb-2008.

- Dingemans, N. J. & Wolf, M. (2010). Recent models for adaptive personality differences: a review. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1560), 3947-3958.
- Dingemans, N. J., Kazem, A. J., Réale, D. & Wright, J. (2010). Behavioural reaction norms: animal personality meets individual plasticity. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(2), 81-89.
- Dingemans, N. J., Dochtermann, N. A. & Nakagawa, S. (2012a). Defining behavioural syndromes and the role of 'syndrome deviation' in understanding their evolution. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66(11), 1543-1548.
- Dingemans, N. J., Barber, I., Wright, J. & Brommer, J. E. (2012b). Quantitative genetics of behavioural reaction norms: genetic correlations between personality and behavioural plasticity vary across stickleback populations. *Journal of evolutionary biology*, 25(3), 485-496.
- Dingemans, N. J. & Dochtermann, N. A. (2013). Quantifying individual variation in behaviour: mixed - effect modelling approaches. *Journal of Animal Ecology*, 82(1), 39-54.
- Dingemans, N. J. & Réale, D. (2013). What is the evidence for natural selection maintaining animal personality variation. Szerkesztők: Carere, C. & Maestriperi, D. *Animal personalities: behavior, physiology, and evolution*. University of Chicago Press.
- Dingemans, N. J. & Wolf, M. (2013). Between-individual differences in behavioural plasticity within populations: causes and consequences. *Animal Behaviour*, 85(5), 1031-1039.
- Dochtermann, N. A. & Dingemans, N. J. (2013). Behavioral syndromes as evolutionary constraints. *Behavioral Ecology*, 24, 806-811
- Edgell, T. C., Lynch, B. R., Trussell, G. C. & Palmer, A. R. (2009). Experimental evidence for the rapid evolution of behavioral canalization in natural populations. *The American Naturalist*, 174(3), 434-440.
- Engqvist, L. (2005). The mistreatment of covariate interaction terms in linear model analyses of behavioural and evolutionary ecology studies. *Animal Behaviour*, 70(4), 967-971.
- Freeman, H. D. & Gosling, S. D. (2010). Personality in nonhuman primates: a review and evaluation of past research. *American journal of primatology*, 72(8), 653-671.

- 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(1), 136-144.
- Galton, F. (1883). *Inquiries into human faculty and its development*. Macmillan.
- Garamszegi, L. Z. & Herczeg, G. (2012). Behavioural syndromes, syndrome deviation and the within-and between-individual components of phenotypic correlations: when reality does not meet statistics. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66(12), 1651-1658.
- 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.
- 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*, art033.
- García, L. V. (2004). Escaping the Bonferroni iron claw in ecological studies. *Oikos*, 105(3), 657-663.
- Gosling, S. D. & John, O. P. (1999). Personality dimensions in nonhuman animals a cross-species review. *Current Directions in Psychological Science*, 8(3), 69-75.
- Gosling, S. D. (2001). From mice to men: what can we learn about personality from animal research? . *Psychological bulletin*, 127(1), 45.
- Gosling, S. D. (2008). Personality in Non-human Animals. *Social and Personality Psychology Compass*, 2(2), 985-1001.
- Gosner, K. L. (1960). A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, 183-190.
- Gouchie, G. M., Roberts, L. F. & Wassersug, R. J. (2008). The effect of mirrors on African clawed frog (*Xenopus laevis*) larval growth, development, and behavior. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62(11), 1821-1829.

- Grafen A. & Hails, R. (2002). *Modern statistics for the life sciences*. Oxford University Press, Oxford
- Groothuis, T. G. & Carere, C. (2005). Avian personalities: characterization and epigenesis. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 29(1), 137-150.
- Groothuis, T. G. & Trillmich, F. (2011). Unfolding personalities: the importance of studying ontogeny. *Developmental psychobiology*, 53(6), 641-655.
- Groothuis, T. G. G. & Maestripieri, D. A. R. I. O. (2013). Parental influences on offspring personality. Szerkesztők: Carere, C. & Maestripieri, D. *Animal personalities: behavior, physiology, and evolution*. University of Chicago Press.
- Hadfield, J. D. (2010). MCMC methods for multi-response generalized linear mixed models: the MCMCglmm R package. *Journal of Statistical Software*, 33(2), 1-22.
- Han, C. S. & Brooks, R. C. (2013). Correlational selection does not explain the evolution of a behavioural syndrome. *Journal of evolutionary biology*, 26(10), 2260-2270.
- Hartel, T. (2003). The breeding biology of the frog *Rana dalmatina* in Târnava Mare Valley, Romania. *Russ. J. Herp*, 10, 169–175.
- Hedrick, T. L. (2008). Software techniques for two-and three-dimensional kinematic measurements of biological and biomimetic systems. *Bioinspiration & biomimetics*, 3(3), 034001.
- Hegyí, G. & Garamszegi, L. Z. (2011). Using information theory as a substitute for stepwise regression in ecology and behavior. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(1), 69-76.
- 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.
- 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.

- Hettyey, A., J. Török, and Hévizi, G. (2005). Male mate choice lacking in the agile frog, *Rana dalmatina*. *Copeia*, 2005, 403–8.
- Hettyey, A., Vincze, K., Zsarnóczai, S., Hoi, H. & Laurila, A. (2011). Costs and benefits of defences induced by predators differing in dangerousness. *Journal of evolutionary biology*, 24(5), 1007-1019.
- Henry, J. P. & Stephens, P. M. (1977). Stress, health and the psychosocial environment: a sociobiological approach to medicine. Springer Verlag, New York.
- Hessing, M. J., Hagelsø, A. M., Schouten, W. G., Wiepkema, P. R. & Van Beek, J. A. (1994). Individual behavioral and physiological strategies in pigs. *Physiology & Behavior*, 55(1), 39-46.
- Houston, A. I. & McNamara, J. M. (1999). *Models of adaptive behaviour: an approach based on state*. Cambridge University Press.
- Hulthén, K., Chapman, B. B., Nilsson, P. A., Hollander, J. & Brönmark, C. (2013). Express yourself: bold individuals induce enhanced.
- Huntingford, F. A. (1976). The relationship between anti-predator behaviour and aggression among conspecifics in the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *Animal Behaviour*, 24(2), 245-260.
- Huntingford, F. A., Andrew, G., Mackenzie, S., Morera, D., Coyle, S. M., Pilarczyk, M. & Kadri, S. (2010). Coping strategies in a strongly schooling fish, the common carp *Cyprinus carpio*. *Journal of Fish Biology*, 76, 1576e1591.
- IUCN (International Union for Conservation of Nature), Conservation International & NatureServe. 2009. *Rana dalmatina*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.3
- Jandt, J. M., Bengston, S., Pinter-Wollman, N., Pruitt, J. N., Raine, N. E., Dornhaus, A. & Sih, A. (2014). Behavioural syndromes and social insects: personality at multiple levels. *Biological Reviews*, 89(1), 48-67.

- Johnson, J. C. & Sih, A. (2005). Precopulatory sexual cannibalism in fishing spiders (*Dolomedes triton*): a role for behavioral syndromes. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 58(4), 390-396.
- Johnson, J. C. & Sih, A. (2007). Fear, food, sex and parental care: a syndrome of boldness in the fishing spider, *Dolomedes triton*. *Animal Behaviour*, 74(5), 1131-1138.
- Kalin, N. H. & Shelton, S. E. (2003). Nonhuman primate models to study anxiety, emotion regulation, and psychopathology. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1008, 189-200.
- Kaplan, R.H. (1998). Maternal effect, developmental plasticity, and life history evolution: an amphibian model. In Mousseau TA, Fox CW (Eds) *Maternal Effects as Adaptations*. Oxford University Press: New York, pp 244-260
- Ketterson, E. D. & Nolan Jr, V. (1999). Adaptation, exaptation, and constraint: a hormonal perspective. *The American Naturalist*, 154(S1), S4-S25.
- Kluen, E. & Brommer, J. E. (2013). Context-specific repeatability of personality traits in a wild bird: a reaction-norm perspective. *Behavioral Ecology*, 24(3), 650-658.
- 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 & Biobehavioral Reviews*, 23(7), 925-935.
- Koolhaas, J. M., De Boer, S. F., Coppens, C. M. & Buwalda, B. (2010). Neuroendocrinology of coping styles: towards understanding the biology of individual variation. *Frontiers in neuroendocrinology*, 31(3), 307-321.
- Koprivnikar, J., Gibson, C. H. & Redfern, J. C. (2012). Infectious personalities: behavioural syndromes and disease risk in larval amphibians. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1733), 1544-1550.
- Krause, J. & Ruxton, G. D. (2002). *Living in groups*. Oxford University Press.
- Kuzmin, S. L. (1999). *The amphibians of the former Soviet Union*. Sofia, Bulgaria: Pensoft.

- Kuznetsova, A., Brockhoff, P. B. & Christensen, R. H. B. (2013). lmerTest: Tests for random and fixed effects for linear mixed effect models (lmer objects of lme4 package). *R package version*, 2(6).
- Lardner, B. (2000). Morphological and life history responses to predators in larvae of seven anurans. *Oikos*, 88(1), 169-180.
- Laugen, A. T., Laurila, A. & Merilä, J. (2002). Maternal and genetic contributions to geographical variation in *Rana temporaria* larval life-history traits. *Biological Journal of the Linnean Society*, 76(1), 61-70.
- Laurila, A. & Kujasalo, J. (1999). Habitat duration, predation risk and phenotypic plasticity in common frog (*Rana temporaria*) tadpoles. *Journal of Animal Ecology*, 68(6), 1123-1132.
- Lawler, S. P. (1989). Behavioural responses to predators and predation risk in four species of larval anurans. *Animal Behaviour*, 38(6), 1039-1047.
- Lesbarrères, D. & Lodé, T. (2002). Variations in male calls and responses to an unfamiliar advertisement call in a territorial breeding anuran, *Rana dalmatina*: evidence for a “dear enemy” effect. *Ethology Ecology & Evolution*, 14(4), 287-295.
- Lesbarrères, D., Merilä, J. & Lode, T. (2008). Male breeding success is predicted by call frequency in a territorial species, the agile frog (*Rana dalmatina*). *Canadian Journal of Zoology*, 86(11), 1273-1279.
- Lima, S. L. & Dill, L. M. (1990). Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, 68(4), 619-640.
- Lind, M. I. & Johansson, F. (2007). The degree of adaptive phenotypic plasticity is correlated with the spatial environmental heterogeneity experienced by island populations of *Rana temporaria*. *Journal of evolutionary biology*, 20(4), 1288-1297.
- Littell, R. C., Stroup, W. W., Milliken, G. A., Wolfinger, R. D., & Schabenberger, O. (2006). *SAS for mixed models*. SAS institute.
- Lodé, T. & Lesbarrères, D. (2004). Multiple paternity in *Rana dalmatina*, a monogamous territorial breeding anuran. *Naturwissenschaften*, 91(1), 44-47.

- Løvlie, H., Immonen, E., Gustavsson, E., Kazancioglu, E. & Arnqvist, G. (2014). The influence of cyto-nuclear interactions on personality in seed beetles. *Proceedings of the Royal Society of London. Biological Sciences*, (20141039).
- Luquet, E., Léna, J. P., David, P., Joly, P., Lengagne, T., Perrin, N. & Plénet, S. (2011). Consequences of genetic erosion on fitness and phenotypic plasticity in European tree frog populations (*Hyla arborea*). *Journal of evolutionary biology*, 24(1), 99-110
- Luttbeg, 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.
- Lynch, M. & Walsh, B. (1998). *Genetics and analysis of quantitative traits*(Vol. 1). Sunderland: Sinauer.
- Maher, J. M., Werner, E. E. & Denver, R. J. (2013). Stress hormones mediate predator-induced phenotypic plasticity in amphibian tadpoles. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 280(1758), 20123075.
- Mather, J.M. & Logue, D.M. (2013). The bold and the spineless: invertebrate personalities. Szerkesztők: Carere, C. & Maestripieri, D. *Animal personalities: behavior, physiology, and evolution*. University of Chicago Press.
- Mather, J. M., Werner, E. E. & Denver, R. J. (2013). Stress hormones mediate predator-induced phenotypic plasticity in amphibian tadpoles. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 280(1758), 20123075.
- Mathot, K. J., van den Hout, P. J., Piersma, T., Kempenaers, B., Réale, D. & Dingemanse, N. J. (2011). Disentangling the roles of frequency-vs. state-dependence in generating individual differences in behavioural plasticity. *Ecology letters*, 14(12), 1254-1262.
- Merilä, J., Laurila, A., Pakkala, M., Rasanen, K. & Laugen, A. T. (2000). Adaptive phenotypic plasticity in timing of metamorphosis in the common frog *Rana temporaria*. *Ecoscience*, 7(1), 18-24.
- Merilä, J. (2009). Genetic constraints on adaptation? *Science*, 325(5945), 1212-1213.

- Miner, B. G., Sultan, S. E., Morgan, S. G., Padilla, D. K. & Relyea, R. A. (2005). Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(12), 685-692.
- Miaud, C. & Merilä, J. (2001). Local adaptation or environmental induction? Causes of population differentiation in alpine amphibians. *Biota*, 2(1), 31-50.
- Murtaugh, P. A. (2009). Performance of several variable-selection methods applied to real ecological data. *Ecology Letters*, 12(10), 1061-1068.
- Nakagawa, S. & Schielzeth, H. (2010). Repeatability for Gaussian and non-Gaussian data: a practical guide for biologists. *Biological Reviews*, 85(4), 935-956.
- Nettle, D. & Penke, L. (2010). Personality: bridging the literatures from human psychology and behavioural ecology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1560), 4043-4050.
- Niemelä, P. T., Vainikka, A., Hedrick, A. V. & Kortet, R. (2012). Integrating behaviour with life history: boldness of the field cricket, *Gryllus integer*, during ontogeny. *Functional Ecology*, 26(2), 450-456.
- Niemelä, P. T., Vainikka, A., Forsman, J. T., Loukola, O. J. & Kortet, R. (2013). How does variation in the environment and individual cognition explain the existence of consistent behavioral differences?. *Ecology and evolution*, 3(2), 457-464.
- van Oers, K., De Jong, G., Van Noordwijk, A. J., Kempenaers, B. & Drent, P. J. (2005). Contribution of genetics to the study of animal personalities: a review of case studies. *Behaviour*, 142(9-10), 1185-1206.
- van Oers, K. & Mueller, J. C. (2010). Evolutionary genomics of animal personality. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1560), 3991-4000.
- Oswald, L. M., Zandi, P., Nestadt, G., Potash, J. B., Kalaydjian, A. E. & Wand, G. S. (2006). Relationship between cortisol responses to stress and personality. *Neuropsychopharmacology*, 31(7), 1583-1591.

- Øverli, O., Winberg, S. & Pottinger, T. G. (2005). Behavioral and neuroendocrine correlates of selection for stress responsiveness in rainbow trout: a review. *Integrative and Comparative Biology*, 45, 463-474.
- Øverli, Ø., Sørensen, C., Pulman, K. G., 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 & Biobehavioral Reviews*, 31(3), 396-412.
- Penke, L., Denissen, J. J. & Miller, G. F. (2007). The evolutionary genetics of personality. *European Journal of Personality*, 21(5), 549-587.
- Péchy, T. & Haraszthy, L. (1997). *Magyarország kétéltűi és hüllői*. MME, Budapest, 1997
- Pitcher, T.J. & Parrish, J.K. (1993). Functions of shoaling behaviour in teleosts. In: *Behaviour of Teleost Fishes* 2nd Ed. Chapman & Hall, London, pp. 363-439
- Ponsero, A. & Joly, P. (1998). Clutch size, egg survival and migration distance in the agile frog (*Rana dalmatina*) in a floodplain. *Archiv fur Hydrobiologie*, 142, 343-352.
- Pruitt, J. N., Riechert, S. E., Iturralde, G., Vega, M., Fitzpatrick, B. M. & Aviles, L. (2010). Population differences in behaviour are explained by shared within - population trait correlations. *Journal of evolutionary biology*, 23(4), 748-756.
- Rands, S. A., Cowlshaw, G., Pettifor, R. A., Rowcliffe, J. M. & Johnstone, R. A. (2003). Spontaneous emergence of leaders and followers in foraging pairs. *Nature*, 423(6938), 432-434.
- Relyea, R. A. & Werner, E. E. (2000). Morphological plasticity in four larval anurans distributed along an environmental gradient. *Copeia*, 2000(1), 178-190.
- Relyea, R. A. & Hoverman, J. T. (2003). The impact of larval predators and competitors on the morphology and fitness of juvenile treefrogs. *Oecologia*, 134(4), 596-604.
- Réale, D., Reader, S. M., Sol, D., McDougall, P. T. & Dingemanse, N. J. (2007). Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological reviews*, 82(2), 291-318.

- Réale, D., Dingemanse, N. J., Kazem, A. J. & Wright, J. (2010a). Evolutionary and ecological approaches to the study of personality. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1560), 3937-3946.
- Réale, D., Garant, D., Humphries, M. M., Bergeron, P., Careau, V. & Montiglio, P. O. (2010b). Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1560), 4051-4063.
- Richardson, J. M. (2001). A comparative study of activity levels in larval anurans and response to the presence of different predators. *Behavioral Ecology*, 12(1), 51-58.
- Riechert, S. E. & Hedrick, A. V. (1993). A test for correlations among fitness-linked behavioural traits in the spider *Agelenopsis aperta* (Araneae, Agelenidae). *Animal Behaviour*, 46(4), 669-675.
- Rigterink, A. & Houpt, K. (2014). Genetics of canine behavior: A review. *World J Med Genet*, 4(3), 46-57.
- Robinson, T. M. (1995). *Plato's psychology*. University of Toronto Press.
- Roff, D.A. (1992). *The Evolution of Life Histories*. Chapman & Hall, New York.
- Rot-Nikcevic, I., Taylor, C. N. & Wassersug, R. J. (2006). The role of images of conspecifics as visual cues in the development and behavior of larval anurans. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60(1), 19-25.
- Royauté, R., Buddle, C. M. & Vincent, C. (2014). Interpopulation variations in behavioral syndromes of a jumping spider from insecticide - treated and insecticide - free orchards. *Ethology*, 120(2), 127-139.
- Rödel, H. G. & Monclús, R. (2011). Long-term consequences of early development on personality traits: a study in European rabbits. *Behavioral ecology*, 22, 1123-1130
- Ruiz-Gomez, M.D.L., Kittilsen, S., Höglund, E., Huntingford, F.A., Sørensen, C., Pottinger, T.G., Bakken, M., Winberg, S., Korzan, W.J. & Øverli, Ø. (2008) Behavioral plasticity in rainbow

- trout (*Oncorhynchus mykiss*) with divergent coping styles: When doves become hawks. *Hormones and behavior*, 54: 534-538.
- Schneider, H., Sofianidou, T. S. & Kyriakopoulou-Sklavounou, P. (1988). Calling behavior and calls of *Rana dalmatina* (Anura, Ranidae) in Greece. *Zool. Jb. Physiol.* 92,231–43.
- Schuett, W., Tregenza, T. & Dall, S. R. (2010). Sexual selection and animal personality. *Biological Reviews*, 85(2), 217-246.
- Schuett, W., Dall, S. R., Wilson, A. J. & Royle, N. J. (2013). Environmental transmission of a personality trait: foster parent exploration behaviour predicts offspring exploration behaviour in zebra finches. *Biology letters*, 9(4), 20130120.
- Semlitsch, R. D. & Caldwell, J. P. (1982). Effects of density of growth, metamorphosis, and survivorship in tadpoles of *Scaphiopus holbrooki*. *Ecology*, 905-911.
- Sih, A., Kats, L. B. & Maurer, E. F. (2003). Behavioural correlations across situations and the evolution of antipredator behaviour in a sunfish–salamander system. *Animal Behaviour*, 65(1), 29-44.
- Sih, A., Bell, A. M., Johnson, J. C. & Ziemba, R. E. (2004a). Behavioral syndromes: an integrative overview. *The Quarterly Review of Biology*, 79(3), 241-277.
- Sih, A., Bell, A. & Johnson, J. C. (2004b). Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology & Evolution*, 19(7), 372-378.
- Sih, A. & Del Giudice, M. (2012). Linking behavioural syndromes and cognition: a behavioural ecology perspective. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367(1603), 2762-2772.
- Sih, A., Mathot, K. J., Moirón, M., Montiglio, P. O., Wolf, M. & Dingemanse, N. J. (2015). Animal personality and state–behaviour feedbacks: a review and guide for empiricists. *Trends in ecology & evolution*, 30(1), 50-60.
- Smith, B. R. & Blumstein, D. T. (2008). Fitness consequences of personality: a meta-analysis. *Behavioral Ecology*, 19(2), 448-455.

- Smith, D. C. & Van Buskirk, J. (1995). Phenotypic design, plasticity, and ecological performance in two tadpole species. *American Naturalist*, 211-233.
- Smith-Gill, S. J. & Berven, K. A. (1979). Predicting amphibian metamorphosis. *American Naturalist*, 563-585.
- Stamps, J. A. (2007). Growth-mortality tradeoffs and 'personality traits' in animals. *Ecology Letters*, 10(5), 355-363.
- Stamps, J. & Groothuis, T. G. G. (2010a). The development of animal personality: relevance, concepts and perspectives. *Biological Reviews*, 85, 301-325.
- Stamps, J. A. & Groothuis, T. G. (2010b). Developmental perspectives on personality: implications for ecological and evolutionary studies of individual differences. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1560), 4029-4041.
- Stamps, J. A., Briffa, M. & Biro, P. A. (2012). Unpredictable animals: individual differences in intraindividual variability (IIV). *Animal Behaviour*, 83(6), 1325-1334.
- Stearns, S. C. (1992). *The evolution of life histories* (Vol. 249). Oxford: Oxford University Press.
- Sweeney, K., Gadd, R. D., Hess, Z. L., McDermott, D. R., MacDonald, L., Cotter, P., Armagost, F., Chen, J.Z., Berning, A.W., DiRienzo, N. & Pruitt, J. N. (2013). Assessing the effects of rearing environment, natural selection, and developmental stage on the emergence of a behavioral syndrome. *Ethology*, 119(5), 436-447.
- Teplitsky, C., Plénet, S. & Joly, P. (2003). Tadpoles' responses to risk of fish introduction. *Oecologia*, 134(2), 270-277.
- Tollrian, R. & Harwell, C. (1999). *The Ecology and Evolution of Inducible Defenses*. Princeton University Press, Princeton.
- Trillmich F, Hudson R (2011). The emergence of personality in animals: the need for a developmental approach. *Developmental Psychobiology*, 53:505-509
- Urszán, T. J., Török, J., Hettyey, A., Garamszegi, L. Z. & Herczeg, G. (2015). Behavioural consistency and life history of *Rana dalmatina* tadpoles. *Oecologia*, 1-12.

- Vági, B., Kovács, T., Băncilă, R., Hartel, T. & Anthony, B. P. (2013). A landscape-level study on the breeding site characteristics of ten amphibian species in Central Europe. *Amphibia-Reptilia*, 34(1), 63-73.
- Verhoeven, K. J., Simonsen, K. L. & McIntyre, L. M. (2005). Implementing false discovery rate control: increasing your power. *Oikos*, 108(3), 643-647.
- Van der Waaij, E. H., Wilsson, E. & Strandberg, E. (2008). Genetic analysis of results of a Swedish behavior test on German Shepherd Dogs and Labrador Retrievers. *Journal of animal science*, 86(11), 2853-2861.
- Weddeling, K., Bosbach, G., Hachtel, M., Sander, U., Schmidt, P. & Tarkhnishvili, D. (2003). Egg Size Versus Clutch Size: Variation and Trade-off in Reproductive Output of *Rana dalmatina* and *R. temporaria* in a Pond near Bonn (Germany). *Herpetologia Petropolitana*, 238.
- West-Eberhard, M.J. (2003). *Developmental Plasticity and Evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- Westneat, D. F., Hatch, M. I., Wetzell, D. P. & Ensminger, A. L. (2011). Individual variation in parental care reaction norms: integration of personality and plasticity. *The American Naturalist*, 178(5), 652-667.
- Westneat, D. F., Schofield, M. & Wright, J. (2012): Parental behavior exhibits among-individual variance, plasticity, and heterogeneous residual variance. *Behavioral Ecology*. 282 (1803), 20142492.
- Westneat, D. F., Wright, J. & Dingemans, N. J. (2014): The biology hidden inside residual within-individual phenotypic variation. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*. doi: 10.1111/brv.12131.
- Wilson, D. S., Clark, A. B., Coleman, K. & Dearstyne, T. (1994). Shyness and boldness in humans and other animals. *Trends in Ecology & Evolution*, 9(11), 442-446.
- Wilson, D. S. (1998). Adaptive individual differences within single populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 353(1366), 199-205.

- Wilson, A. D. & Krause, J. (2012). Personality and metamorphosis: is behavioral variation consistent across ontogenetic niche shifts?. *Behavioral Ecology*, 23(1), 1-12.
- Wolf, M., Van Doorn, G. S., Leimar, O. & Weissing, F. J. (2007). Life-history trade-offs favour the evolution of animal personalities. *Nature*, 447(7144), 581-584.
- Wolf, M. & Weissing, F. J. (2010). An explanatory framework for adaptive personality differences. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1560), 3959-3968.
- Wolf, M. & McNamara, J. M. (2012). On the evolution of personalities via frequency-dependent selection. *The American Naturalist*, 179(6), 679-692.
- Wolf, M., van Doorn, S., Leimar, O. & Weissing, F.J. (2013) Evolution of animal personalities. Szerkesztők: Carere, C. & Maestripieri, D. *Animal personalities: behavior, physiology, and evolution*. University of Chicago Press.
- Yerkes, R. M. (1939). Sexual behavior in the chimpanzee. *Human Biology*, 11(1), 78-111.

9. Függelék

Spearman rang korrelációk repetabilis viselkedési típusok (átlag) és viselkedési megjósolhatóságok (SD) között, minhárom vizsgált *Rana dalmatina* csoportban. A hamis felderítési arány (FDR) korrekció után is szignifikáns hatások *-al jelölve.

Előtesztelt 11 napos korban	r_s	N	P
Aktivitás – SD Aktivitás	0,051	19	0,84
Aktivitás – SD Exploráció	-0,1	19	0,68
Aktivitás – SD Kockázat-vállalás	-0,49	19	0,041
SD Aktivitás – SD Exploráció	-0,009	19	0,97
SD Aktivitás – SD Kockázat-vállalás	0,18	19	0,48
SD Exploráció – SD Kockázat-vállalás	-0,21	19	0,41
Kontroll Gosner 32-36-os	r_s	N	P
Aktivitás – Exploráció	0,14	18	0,58
Aktivitás – SD Aktivitás	0,04	18	0,88
Aktivitás – SD Exploráció	-0,21	18	0,41
Aktivitás – SD Kockázat-vállalás	-0,12	18	0,63
Exploráció – SD Aktivitás	-0,23	18	0,35
Exploráció – SD Exploráció	-0,32	18	0,2
Exploráció – SD Kockázat-vállalás	0,58	18	0,012
SD Aktivitás – SD Exploráció	-0,15	18	0,56
SD Aktivitás – SD Kockázat-vállalás	-0,08	18	0,75
SD Exploráció – SD Kockázat-vállalás	-0,29	18	0,234
Előtesztelt Gosner 32-36-os	r_s	N	P
Aktivitás – Exploráció	-0,21	18	0,4
Aktivitás – Kockázat-vállalás	0,53	18	0,023
Aktivitás – SD Aktivitás	-0,63	18	0,005*
Aktivitás – SD Exploráció	0,12	18	0,62
Aktivitás – SD Kockázat-vállalás	0,451	18	0,06
Exploráció – Kockázat-vállalás	-0,16	18	0,52
Exploráció – SD Aktivitás	-0,004	18	0,99
Exploráció – SD Exploráció	-0,25	18	0,30
Exploráció – SD Kockázat-vállalás	-0,18	18	0,48
Kockázat-vállalás – SD Aktivitás	-0,47	18	0,049
Kockázat-vállalás – SD Exploráció	0,36	18	0,15
Kockázat-vállalás – SD Kockázat-vállalás	0,81	18	<0,0001*
SD Aktivitás – SD Exploráció	-0,27	18	0,27
SD Aktivitás – SD Kockázat-vállalás	-0,54	18	0,02
SD Exploráció – SD Kockázat-vállalás	0,72	18	0,001*

Sperman rang korrelációk repetabilis viselkedési típusok és viselkedési megjósolhatóságok között az egyedfejlődés során az erdei béka ebihalakban. Az első oszlopban az előtesztelt ebihalak 11-12-13 napos korban három mérésből származtatott személyiséget leíró adatok szerepelnek, a második oszlopban a Gosner 32-36-os stádium elérésekor elvégzett három mérésből meghatározott értékek szerepelnek. Az FDR korrekció után is szignifikáns hatások *-al jelölve.

Előtesztelt 11 napos	Előtesztelt Gosner 32-36	r_s	N	P
Aktivitás	Aktivitás	0,35	18	0,16
Aktivitás	SD Aktivitás	-0,094	18	0,71
Aktivitás	Exploráció	-0,59	18	0,009
Aktivitás	SD Exploráció	0,2	18	0,43
Aktivitás	Kockázat-vállalás	0,28	18	0,25
Aktivitás	SD Kockázat-vállalás	0,28	18	0,25
SD Aktivitás	Aktivitás	-0,22	18	0,37
SD Aktivitás	SD Aktivitás	-0,018	18	0,95
SD Aktivitás	Exploráció	0,008	18	0,97
SD Aktivitás	SD Exploráció	-0,11	18	0,68
SD Aktivitás	Kockázat-vállalás	-0,39	18	0,11
SD Aktivitás	SD Kockázat-vállalás	-0,29	18	0,25
SD Exploráció	Aktivitás	-0,3	18	0,22
SD Exploráció	SD Aktivitás	-0,055	18	0,83
SD Exploráció	Exploráció	0,35	18	0,16
SD Exploráció	SD Exploráció	-0,22	18	0,39
SD Exploráció	Kockázat-vállalás	0,09	18	0,73
SD Exploráció	SD Kockázat-vállalás	-0,068	18	0,79
SD Kockázat-vállalás	Aktivitás	-0,036	18	0,89
SD Kockázat-vállalás	SD Aktivitás	0,094	18	0,71
SD Kockázat-vállalás	Exploráció	0,18	18	0,51
SD Kockázat-vállalás	SD Exploráció	-0,23	18	0,36
SD Kockázat-vállalás	Kockázat-vállalás	0,13	18	0,62
SD Kockázat-vállalás	SD Kockázat-vállalás	0,003	18	0,99

A rátermettségbecslő változókon (metamorfózis elérésnek kora; relatív tömeg a metamorfózis kezdetekor) és *Rana dalmatina* ebihalak viselkedési változóin futtatott általános lineáris modellek (GLM) modellek eredményei a két vizsgált csoportban (előtesztelt csoport fiatalon és idősebb stádiumban is szerepel). A nem szignifikáns összefüggések értékei a model szelekció elvégzése utáni visszatételt tükrözik. Az előtesztelt csoportban szerepelnek a viselkedésekből származtatott főkomponensek is. A szignifikáns hatások *-al jelölve. *Effect size* értékeket a η^2 mutatja.

	Magyarázó változó	F _{df1,df2}	P	η^2
A metamorfózis elérésnek kora				
Előtesztelt 11 napos	Aktivitás	F _{1,17} =19,226	<0,001*	0,53
	SD Aktivitás	F _{1,16} =2,633	0,12	0,14
	SD Exploráció	F _{1,16} =1,92	0,19	0,11
	SD Kockázat-vállalás	F _{1,16} =0,438	0,52	0,03
	Peteméret	F _{1,16} =0,214	0,65	0,013
Kontroll Gosner 32-36-os	Aktivitás	F _{1,16} = 7,163	0,017*	0,31
	SD Aktivitás	F _{1,15} =0,632	0,44	0,04
	Exploráció	F _{1,15} =0,338	0,57	0,022
	SD Exploráció	F _{1,15} =3,141	0,1	0,17
	SD Kockázat-vállalás	F _{1,15} <0,001	0,99	<0,001
Előtesztelt Gosner 32-36-os	Peteméret	F _{1,15} =1,812	0,2	0,11
	PC1	F _{1,16} =2,212	0,16	0,12
	PC2	F _{1,16} =0,81	0,38	0,05
	Peteméret	F _{1,17} =0,95	0,35	0,056
	Előtesztelt Gosner 32-36-os	Aktivitás	F _{1,16} =2,264	0,15
SD Aktivitás		F _{1,16} =3,76	0,07	0,19
Exploráció		F _{1,16} =0,724	0,41	0,043
SD Exploráció		F _{1,16} =0,157	0,7	0,01
Kockázat-vállalás		F _{1,16} =0,662	0,43	0,04
SD Kockázat-vállalás		F _{1,16} =0,717	0,41	0,043
	Peteméret	F _{1,16} =0,95	0,35	0,056
Relatív tömeg a metamorfózis kezdetekor				
Előtesztelt 11 napos	Aktivitás	F _{1,16} =2,229	0,4	0,045
	SD Aktivitás	F _{1,16} =0,355	0,31	0,065
	SD Exploráció	F _{1,16} =1,714	0,083	0,18
	SD Kockázat-vállalás	F _{1,16} =0,072	0,54	0,024
	Peteméret	F _{1,16} =0,44	0,66	0,013
	Metamorfózis kezdete	F _{1,17} =0,44	0,11	0,15

Kontroll Gosner 32-36-os	Aktivitás	$F_{1,14}=0,024$	0,88	0,002
	SD Aktivitás	$F_{1,15}=6,692$	0,021*	0,31
	Exploráció	$F_{1,14}=0,092$	0,77	0,007
	SD Exploráció	$F_{1,14}=0,007$	0,93	0,001
	SD Kockázat-vállalás	$F_{1,14}=0,323$	0,58	0,023
	Peteméret	$F_{1,17}=1,016$	0,33	0,068
	Metamorfózis kezdete	$F_{1,15}=7,139$	0,017*	0,322
Előtesztelt Gosner 32-36-os	PC1	$F_{1,15}=0,173$	0,68	0,011
	PC2	$F_{1,15}=0,012$	0,91	0,001
	Peteméret	$F_{1,15}=0,005$	0,95	<0,001
	Metamorfózis kezdete	$F_{1,16}=0,22$	0,65	0,014
Előtesztelt Gosner 32-36-os	Aktivitás	$F_{1,13}=0,023$	0,88	0,002
	SD Aktivitás	$F_{1,13}=0,013$	0,91	0,001
	Exploráció	$F_{1,13}=1,679$	0,22	0,11
	SD Exploráció	$F_{1,14}=5,982$	0,028*	0,299
	Kockázat-vállalás	$F_{1,13}=1,44$	0,25	0,1
	SD Kockázat-vállalás	$F_{1,14}=5,135$	0,04*	0,268
	Peteméret	$F_{1,13}=1,026$	0,33	0,07
	Metamorfózis kezdete	$F_{1,14}=5,736$	0,031*	0,291

10. Összefoglalás

A viselkedési konzisztencia kutatása az utóbbi időkben a viselkedésökológiai egyik forrópontja. Legyen szó egy viselkedésen belüli (állati személyiség) vagy több funkcionálisan különböző viselkedésen keresztül fennálló (viselkedési szindróma) konzisztenciáról, az egyedi viselkedési repertoárt és a viselkedések evolúcióját jelentősen szűkítő jelenségekre több magyarázat is született. Több tanulmány is felderítette a személyiség genetikai, élettani és pszichológiai hátterét, amelynek kapcsán jelent meg a viselkedési konzisztencia eredetét az e hátterek által szabott kényszereken keresztül magyarázó hipotézis. Ezzel szemben több tanulmány is rámutatott, hogy a személyiségjegyek még a genetikailag erre szelektált vonalakban sem fixáltak, hanem képesek elcsúszni a környezeti változásra. Továbbá a természetben megfigyelték, hogy egyes populációkban jelen van a viselkedési konzisztencia, mint adaptív válasz a környezetre, míg másokban az ökológiailag releváns környezeti tényező hiányában nem jelentkezik - ez már a viselkedési konzisztenciát adaptív szemszögből magyarázó hipotézist támasztja alá. További hipotézisek szólnak arról, hogy az egyedek viselkedésükkel adaptívan reagálnak a különböző állapot jelzőikre, és a különböző személyiségek egy populáción belül az ezeket fenntartó visszacsatolásokon keresztül maradnak fenn. Azonban ha az állapotok maguk is adaptívan változnak a viselkedések hatására, akkor több egymástól elkülönülő stratégiát kapunk, amelyek integrálják a viselkedést, az élettant, a kogníciót és az életmenetet un. életmenet-szindrómákba (POLS). A POLS hipotézis igen sok előrejelzéssel rendelkezik a gyors-lassú életmenet kontinuumra, de a legtöbb vizsgálat eddig csak ezek töredékét találta meg, vagy bizonyos esetekben nem támogatta a hipotézist, vagy esetenként ellentétes mintázatokat tárt fel.

Vizsgálataim célja a viselkedési konzisztencia megjelenésének felderítése volt az erdei béka (*Rana dalmatina*) ebihalaknál. Ezen belül vizsgáltam, hogy ragadozó és fajtársra naivan, „common garden” körülmények között tartott ebihalaknál megjelenik-e a személyiség, illetve jelen van-e valamilyen POLS. Továbbá vizsgáltam a viselkedési konzisztencia több szintjének megjelenésére nézve ökológiailag releváns környezeti tényezők hatását az egyedfejlődés során.

A kutatás első részében laboratóriumban vizsgáltam magányosan és ragadozó ingerek nélkül tartott ebihalakat egy erős ragadozó nyomás alatt lévő populációból. Ebben a vizsgálatban az ebihalak két csoportra voltak osztva. Az egyik csoportban az egyedfejlődés

két pontján vizsgáltam a viselkedési konzisztenciát, ezt összehasonlítva a csak fejlettebb stádiumban megmért másik csoporttal, vizsgálhattam a standard viselkedési tesztek lehetséges hatását a viselkedésre. A vizsgálatok során három személyiségjegyet vizsgáltam – az aktivitást, kockázat-vállalást és explorációt – és kerestem közöttük viselkedési szindrómák meglétét. Minden ebihal esetében két rátermettség becslő változót vettem fel – a metamorfózis kezdetének időpontját és az addig elért testtömeget – hogy a személyiségjegyek és az életmenet változók közötti POLS jelenlétét tesztelhessem. Vizsgáltam továbbá az egyedben belüli viselkedési változatosságot, ami a standardizált környezetnek köszönhetően megfeleltethető volt a viselkedési megjósolhatósággal, és vizsgáltam, hogy ez az új viselkedési változó vajon beilleszthető-e a POLS-ba.

A második kísérletben erdei béka ebihalakat vontam be egy teljes faktoriális kísérletbe ragadozó jelenlét/hiány és fajtársak jelenléte/hiánya nevelési környezet alkalmazásával. Az egyedfejlődés során az ebihalakat érő különböző környezeti tapasztalatok vagy azok hiánya a négy csoportban lehetőséget adott az egyedfejlődési környezet és az egyéni tapasztalat viselkedési konzisztencia megjelenésére gyakorolt hatásának vizsgálatához. Tisztán genetikai megalapozottság esetén az ökológiailag releváns környezeti tényezőket az egyedfejlődés során nélkülöző kontroll csoportban is személyiségjegyként kell megjelennie a vizsgált viselkedéseknek. Azonban, ha a viselkedési konzisztencia csak ökológiailag releváns környezeti tényezők vagy azok kombinációjára adott adaptív fenotípusos válaszként jelentkezik, akkor a kontroll csoportból hiányozni fog a konzisztens személyiség. Ebben a vizsgálatban aktivitást és kockázat-vállalás személyiségjegyeket teszteltem, illetve modern statisztikai eljárások alkalmazásával elkülönítettem fenotípusos és egyedek közötti korrelációkat, mivel előbbiek félrevezető eredményeket hozhatnak a viselkedési szindrómák keresésében.

Eredményeim szerint az erdei béka ebihalak rendkívül érzékenyek az egyedfejlődésük alatti környezetre. Az első vizsgálatban korai egyedfejlődési szakaszban, az aktivitásban mutatkozott állati személyiség. Az idősebb ebihalaknál emellett személyiségjegyként megjelent az exploráció, míg a kockázat-vállalás csak a korábban már egyszer lemért csoportban jelentkezett. Ez arra utalt, hogy a standard viselkedési mérés választ kiváltó környezeti hatásként szerepelt, mivel közel egy hónap távlatából is tartós személyiség változásokat idézett elő. Ezt erősítette az is, hogy az idősebb, de fiatal korban már egyszer lemért ebihalak viselkedési típusa és viselkedési megjósolhatósága több kombinációban is összefüggést mutatott. Mind fiatal ebihalakban, mind idősebb, de fiatalon nem lemért, ebihalakban jelen volt egy aktivitás – fejlődési idő POLS, de a hipotézis többi előrejelzését

nem sikerült kimutatni, de elvetni sem. Továbbá ez a POLS eltűnt a fiatalon lemerít, azaz zavarásnak kitett csoportban. A viselkedési megjósolhatóság több esetben is összefüggött a rátermettséget becsülő bélyegekkel, amely arra utal, hogy érdemes lenne ezeket is beépíteni a POLS hipotézisbe. Ugyanakkor a következő vizsgálat eredményeinek tükrében, ahol a kontroll, azaz ragadozó és fajtárs jelenlétre naiv állatoknál állati személyiség nem volt kimutatható, valószínűsíthető hogy a személyiség ennél vizsgálatnál a kísérleti körülmények következménye. A második vizsgálat eredményei arra mutatnak rá, hogy a viselkedési konzisztencia létrejöttében alapvető szerepe van az ökológiailag releváns környezeti stimulusoknak. A személyiség megjelenésében a ragadozó jelenlétnek volt kulcsszerepe. Ahhoz hogy viselkedési szindróma is létrejöjjön, ragadozó mellett fajtársak jelenlétére is szükség volt. A fajtárs jelenlét önmagában csak fenotípusos korrelációt okozott a vizsgált személyiségjegyek között, amely azonban nem tekinthető viselkedési szindrómának mivel nem volt szignifikáns egyedek-közötti komponense. A kapott eredmények arra utalnak, hogy a viselkedési konzisztencia genotípus-környezet interakcióként jön létre, azaz az egyedenként eltérő mértékű fenotipikus plaszticitás eredménye.

A kutatásaim kimutatták, hogy az egyedfejlődés környezete meghatározó az ebihalak viselkedési konzisztenciájának kialakításában. Különösen a ragadozóktól származó ingerek fontosak, míg magasabb személyiség szerveződéshez vélhetően a fajtársak jelenléte is elengedhetetlen. Egyúttal az érzékenység olyan nagy, hogy még minimális mértékben invazív viselkedési mérések is képesek személyiséget kialakítani, amelyek még az életmenetre is hatással vannak. Ez mutatja milyen nehéz akár még laboratóriumi, kísérletes körülmények között is megfelelően kontrollált környezetet kialakítani, és mekkora bizonytalanság van a különböző viselkedési konzisztenciával foglalkozó kutatási eredmények megfelelő evolúciós értelmezésében.

11. Summary

Research on behavioural consistency is a recent hot topic in behavioural and evolutionary biology. The existence of phenomena limiting behavioural repertoire – be it in a given consistent personality trait (animal personality), or a correlation across functional different behaviours (behavioural syndrome) – has evoked multiple explanations. A high number of studies have explored the genetic, physiological and psychological background of personality, which led to the emergence of the ‘constraint’ hypothesis explaining personality as an outcome of internal proximate regulating mechanisms. However others have found that different environmental stimuli can create different phenotypes even in lines previously selected for a specific type of personality. There is evidence that in some wild populations where ecologically relevant environmental stimuli (for example predation) are present behavioural consistency may form as an adaptive response to the environment, as it is absent from populations with no ecologically relevant stimuli. These findings have led to the formation of the ‘adaptive’ hypothesis that explains behavioural consistency from an adaptive perspective, as a result of an ultimate selective mechanism. There are also different hypotheses about individuals adaptively adjusting their behaviours to their current states. However, if these individual states also respond to the adjustment of behaviours, we get multiple different strategies, which integrate behaviour, physiology, cognition and life history into the so called consistent pace-of-life syndromes (POLS). The POLS hypothesis has several predictions for these syndromes along the slow-fast lifestyle continuum, but so far most surveys did not find them all, or in some cases the results did not support the hypothesis or were contradictory.

The goal of my research was to uncover the possible drivers behind emergence of behavioural consistency in agile frog (*Rana dalmatina*) tadpoles during ontogeny. In my first study I examined activity, exploration and risk-taking behavioural types and behavioural precisions in conspecifics and predator naïve tadpoles in a common garden setup. I searched for possible POLS between life history variables (developmental time and relative growth rate) and behavioural types and behavioural precisions, hoping for the latter’s possible integration into the POLS framework. I have also studied personality traits in two ontogenetic stages checking for ontogenetic behavioural consistency and the effects of standard personality testing on behaviour during ontogeny. In my second study I used a full-factorial

common garden approach using predation and the presence of conspecifics as ecologically relevant environmental stimuli on the emergence of multiple levels of behavioural consistency. Here I have examined the role of individual experience during ontogeny and adaptive phenotypic plasticity as a possible mechanism behind the formation of behavioural consistency.

The results have shown that agile frog tadpoles are highly sensitive to the ontogenetic environment. During the first survey I found that activity was the only personality trait repeatable in young tadpoles. Older tadpoles also showed consistent personality in exploration; however, risk-taking was only repeatable in the group which was measured previously at a younger age leading to the conclusion that standard behavioural testing had a noticeable effect on behavioural consistency, even a month later. This was supported by the fact that, in these previously tested tadpoles, multiple correlations were present between behavioural types and predictabilities. Both young and previously untested older tadpoles showed the presence of an activity – developmental time POLS which was in accordance with the predictions of the POLS hypothesis. However no further predicted associations could be detected. Furthermore, even this POLS was undetectable in the ‘previously tested’ group. Behavioural predictability had multiple associations with life history traits, which gives a strong support for the integration of behavioural predictability into the POLS framework. In the light of the findings present in the follow up study – where no behavioural consistency was present in the control group – animal personality might have been an artefact of the experimental environment and standard behavioural testing in the first survey, where the rearing tanks provided some environmental heterogeneity. The results of the second survey showed that predation has a crucial role in the emergence of animal personality. Predatory treatment, with or without conspecifics being present, induced repeatability in both activity and risk-taking. Interestingly, behavioural syndrome only formed when predatory cues and conspecifics were also present during ontogeny. It is also worth noting that conspecific presence alone caused a strong phenotypic correlation between activity and risk-taking; however, this cannot be seen as a behavioural syndrome since the between-individual components was nonsignificant. According to these results behavioural consistency emerges from a complex interaction between genotypes and environment, practically manifesting as individual variation in behavioural plasticity.

My research showed that the ontogenetic environment is crucial for the emergence of behavioural consistency in *R. dalmatina* tadpoles. Predator presence has a major effect on the formation of behavioural consistency but correlations between functionally different

behaviours, in other words a behavioural syndrome, only form when conspecifics are also present. Furthermore, as individuals are highly susceptible to environmental stimuli, even standard behavioural testing routinely performed in any lab can affect different forms of behavioural consistency and POLS. This means that the current methodologies used in behavioural testing might have to be reconsidered.

12. Tudományos publikációk

Tudományos cikkek

Urszán, T. J., Török, J., Hettyey, A., Garamszegi, L. Z. & Herczeg, G. 2015.
Behavioural consistency and life history of *Rana dalmatina* tadpoles. *Oecologia*, 178(1), 129-140.

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*,

Egyéb tudományos folyóiratokban megjelent publikációk

Orf, S., Urszán, T. J., Hettyey, A., Nagy, G. & Herczeg, G. (2015): A vízszintcsökkentés hatása erdei béka (*Rana dalmatina*) ebihalak egyedfejlődésére. *Természetvédelmi Közlemények* 21,

Tudományos előadások és poszter bemutatók konferenciákon

Urszán, T.J., Török, J., Hettyey, A., Garamszegi, L.Z. & Herczeg, G. 2014: The effects of social environment and predation risk on the emergence of personality: an experiment. Poster presentation. *Evolution* 2014, 20-24. 06. 2014., Raleigh, NC, USA (Abstract book: p. 343)

Urszán, T.J., Hettyey, A., Török, J., Baumann, J. & Herczeg, G. 2014: Environmental contribution to the emergence of behavioural consistency. Oral presentation. VII European Conference on Behavioural Biology. 14-20. 07. 2014., Prague, Czech Republic (Abstract book: p. 53).

Urszán, T.J., Török, J., Hettyey, A., Garamszegi, L.Z. & Herczeg, G. 2014: Behavioural consistency and pace-of-life syndromes in *Rana dalmatina* tadpoles. Oral presentation. The evolutionary significance of consistent behavioral variation. Workshop, 7-8. 02. 2014., Debrecen, Hungary. (Abstract book: p. 14.)

Urszán, T., Török, J., Hettyey, A. & Herczeg, G. 2013: Behavioural consistency in *Rana temporaria* tadpoles: strong personalities, lack of syndromes, and link to life-history. Poster, 33rd International Ethological Conference (IEC), 4-8 August 2013, NewcastleGateshead, UK. (abstract book pp. 198-199.)

Urszán, T., Török, J., Hettyey, A. & Herczeg, G. 2013: Behavioural consistency and life history in *Rana dalmatina* tadpoles. Poster, 17th European Congress of Herpetology 22-27 August 2013, Veszprém, Hungary. (abstract book: p. 302.)

³⁸ADATLAP

a doktori értekezés nyilvánosságra hozatalához

I. A doktori értekezés adatai

A szerző neve: Urszán Tamás János

MTMT-azonosító: 10020738

A doktori értekezés címe és alcíme:

Viselkedési konzisztencia vizsgálata az erdei békán (*Rana dalmatina*)

DOI-azonosító³⁹: 10.15476/ELTE.2015.131

A doktori iskola neve: ELTE Biológia Doktori Iskola

A doktori iskolán belüli doktori program neve: Zootaxonómia-Állatökológia-Hidrobiológia

A témavezető neve és tudományos fokozata: Török János, DSc; Herczeg Gábor; PhD

A témavezető munkahelye: ELTE TTK Állatrendszertani és Ökológiai Tanszék

II. Nyilatkozatok

A doktori értekezés szerzőjeként⁴⁰

a) hozzájárok, hogy a doktori fokozat megszerzését követően a doktori értekezésem és a tézisek nyilvánosságra kerüljenek az ELTE Digitális Intézményi Tudástárban. Felhatalmazom a Természettudományi Kar Tudományszervezési és Egyetemközi Kapcsolatok Osztályának ügyintézőjét Bíró Éva hogy az értekezést és a téziseket feltöltse az ELTE Digitális Intézményi Tudástárba, és ennek során kitöltse a feltöltéshez szükséges nyilatkozatokat.

b) kérem, hogy a mellékelt kérelemben részletezett szabadalmi, illetőleg oltalmi bejelentés közzétételéig a doktori értekezést ne bocsássák nyilvánosságra az Egyetemi Könyvtárban és az ELTE Digitális Intézményi Tudástárban;⁴¹

c) kérem, hogy a nemzetbiztonsági okból minősített adatot tartalmazó doktori értekezést a minősítés (*dátum*)-ig tartó időtartama alatt ne bocsássák nyilvánosságra az Egyetemi Könyvtárban és az ELTE Digitális Intézményi Tudástárban;⁴²

d) kérem, hogy a mű kiadására vonatkozó mellékelt kiadó szerződésre tekintettel a doktori értekezést a könyv megjelenéséig ne bocsássák nyilvánosságra az Egyetemi Könyvtárban, és az ELTE Digitális Intézményi Tudástárban csak a könyv bibliográfiai adatait tegyék közzé. Ha a könyv a fokozatszerzést követően egy évig nem jelenik meg, hozzájárlok, hogy a doktori értekezésem és a tézisek nyilvánosságra kerüljenek az Egyetemi Könyvtárban és az ELTE Digitális Intézményi Tudástárban.⁴³

2. A doktori értekezés szerzőjeként kijelentem, hogy

a) az ELTE Digitális Intézményi Tudástárba feltöltendő doktori értekezés és a tézisek saját eredeti, önálló szellemi munkám és legjobb tudomásom szerint nem sértem vele senki szerzői jogait;

b) a doktori értekezés és a tézisek nyomtatott változatai és az elektronikus adathordozón benyújtott tartalmak (szöveg és ábrák) mindenben megegyeznek.

3. A doktori értekezés szerzőjeként hozzájárlok a doktori értekezés és a tézisek szövegének plágiumkereső adatbázisba helyezéséhez és plágiumellenőrző vizsgálatok lefuttatásához.

Kelt:

.....
a doktori értekezés szerzőjének aláírása

³⁸ Beiktatta az Egyetemi Doktori Szabályzat módosításáról szóló CXXXIX/2014. (VI. 30.) Szen. sz. határozat.

Hatályos: 2014. VII.1. napjától.

³⁹ A kari hivatal ügyintézője tölti ki.

⁴⁰ A megfelelő szöveg aláhúzendő.

⁴¹ A doktori értekezés benyújtásával egyidejűleg be kell adni a tudományági doktori tanácshoz a szabadalmi, illetőleg oltalmi bejelentést tanúsító okiratot és a nyilvánosságra hozatal elhalasztása iránti kérelmet.

⁴² A doktori értekezés benyújtásával egyidejűleg be kell nyújtani a minősített adatra vonatkozó közokiratot.

⁴³ A doktori értekezés benyújtásával egyidejűleg be kell nyújtani a mű kiadásáról szóló kiadói szerződést.