

Vérparazita fertőzés és minőségjelző bélyegek kapcsolata a zöld gyíknál (*Lacerta viridis*)

XXXI. OTDK Biológia Szekció

készítette:

Mészáros Boglárka
III. éves biológia BSc. hallgató

témavezetők:

Dr. Herczeg Gábor
Molnár Orsolya Rita

Állatrendszertani és Ökológiai Tanszék

EÖTVÖS LORÁND
TUDOMÁNYEGYETEM
TERMÉSZETTUDOMÁNYI KAR
BIOLÓGIAI INTÉZET



BUDAPEST, 2012

Tartalomjegyzék

Összefoglalás	3
Abstract.....	4
Bevezetés és célkitűzések	5
Anyag és módszer	10
<i>A vizsgált faj.....</i>	<i>10</i>
<i>Terepi mintavétel.....</i>	<i>13</i>
<i>Spektrofotometriás mérések</i>	<i>14</i>
<i>A fertőzési prevalencia és intenzitás beclése.....</i>	<i>14</i>
<i>Statisztikai módszerek</i>	<i>16</i>
Eredmények	17
Diskusszió	20
Nyilatkozat a pályázó egyéni hozzájárulásáról a pályaműben leírt egyéni eredményekhez	25
Köszönetnyilvánítás	25
Irodalomjegyzék	26

Összefoglalás

A szexuális szelekció elmélete abból a megfigyelésből ered, hogy vannak fajok, ahol az egyik nem képviselői (általában a hímek) feltűnő jelzésekkel rendelkeznek, amelyek túlélési esélyeiket csökkentik, de szaporodási sikerüket növelik. Ezek a tulajdonságok őszintén jelzik viselőjük egyedi minőségét. A párválasztás során a választó fél (általában a nőstények) ezen jelzések segítségével választja ki azt a hímet, amellyel a legjobb minőségű utódokat hozhatja létre. Ezeket a tulajdonságokat ivari (szexuális) jelzéseknek nevezzük. A szexuális jelzés több mechanizmus útján is kapcsolódhat az egyedi minőséghez. Ezek közül az egyiket a parazita-mediált szexuális szelekció elmélete (Hamilton-Zuk hipotézis) magyarázza, mely szerint a parazita fertőzés befolyásolhatja az ivari jelzések kifejeződését. A rezisztensebb egyedek számára kisebb költséggel jár az élősködő elleni védekezés, így több energiát képesek a szexuális jelzések kialakításába fektetni, míg a kevésbé rezisztens egyedek nem képesek intenzív jelzések kialakítására, tehát az intenzívebb ivari jelzések viselőjük nagyobb fokú ellenálló képességét, ezen keresztül jobb minőségét jelzik. Így ha a nőstények az intenzívebb jelzéseket hordozó hímeket részesítik előnyben, utódaikat nagy valószínűséggel jobb genetikai tulajdonságokat hordozó apával hozhatják létre. Korábbi vizsgálatok kimutatták, hogy a zöld gyík (*Lacerta viridis*) hímek ultraibolya-kék torokfoltja pozitívan befolyásolja a hölgyválasz (interszexuális szelekció) és a hím-hím versengés (intraszexuális szelekció) kimenetelét is mint többszörösen összetett, kondíciófüggő ivari jelzés. Jelen vizsgálatom célja a Hamilton-Zuk hipotézis tesztelése volt hím zöld gyíkok vizsgálatával. Vizsgálatom során 30 ivarérett hímtől vettem vérmintát a szaporodási időszak alatt, majd fixálást és Giemsa-val történő festést követően mikroszkóp segítségével azonosítottam a vérparazitákat. A prevalencia 96,7% volt, több *Hameogregaridae* családba tartozó élősködőt is kimutattam. Az egyedenkénti fertőzési intenzitás negatív összefüggést mutatott a torok és a has színezeti intenzitásával. Emellett pozitív összefüggést találtam a fertőzöttség és a testméret illetve a kondíció között, továbbá negatív kapcsolatot az aszimmetria mértékével és a befogáskor észlelt kullancsok számával. A vizsgálat kimutatta, hogy a hím zöld gyíkok torokfoltja egy többszörösen összetett megbízható ivari jelzés, mely információt közvetít a viselője egészségéről a Hamilton-Zuk hipotézissel összhangban.

Abstract

The theory of sexual selection arises from the observation that one of the genders (usually males) has showy ornaments in many species, which reduce their survival but increase their reproductive success. These features can honestly signal their owner's quality. During mate choice, the selecting gender (usually females) use these signals to choose the male which they can produce the highest quality offspring with, therefore these features are called sexual signals. Sexual signals and individual quality can be connected in various ways. One possible path is parasite-mediated sexual selection (Hamilton & Zuk hypothesis), which presumes that parasite infection can influence the elaboration of sexual signals. Antiparasite defence is less expensive for more resistant individuals, so they can invest more energy into the expression of sexual signals. Hence, more intensive signals indicate better individual quality. If females prefer males with intensive signals, their offspring would probably inherit better genes. Previous research showed that male European green lizards' (*Lacerta viridis*) ultraviolet-blue throat colour affects female mate choice (intersexual selection) and male-male competition (intrasexual selection) positively, as a condition dependent complex multiple sexual signal. The aim of this study was to test the predictions of the Hamilton & Zuk hypothesis on male green lizards. In order to do so, I took blood samples from 30 adult male green lizards during the breeding season and, after fixation and Giemsa staining, identified the blood parasites under microscope. I found different morphotypes from the *Haemogregarinidae* family, the prevalence being 96.7%. The infection intensity showed negative correlation with throat and belly colour intensity in line with the predictions of the Hamilton-Zuk hypothesis. Furthermore, I found positive correlation between the amount of parasites and body size and condition and negative correlation with the level of asymmetry and number of ticks. This study shows that throat patch colour of the European green lizards is not only a multiple signalling system, but possibly acts as an honest sexual signal of health state in accordance with the Hamilton & Zuk hypothesis.

Bevezetés és célkitűzések

A szexuális szelekció elmélete először Darwin (1871) munkájában jelenik meg, aki ezzel magyarázta a szexuális dimorfizmus illetve dikromatizmus kialakulását. A szexuális szelekció során, hasonlóan a természetes szelekcióhoz, egy korlátozottan elérhető forrásért zajlik a versengés, mely ez esetben a szaporodási partner. A sikertelen egyedeknek így nem a túlélésük, hanem a szaporodási sikerük csökkenésén keresztül csökken a rátermettséjük (Andersson 1994). Darwin elmélete szerint, ha az egy fajhoz tartozó nőstények és hímek különböznek bizonyos morfológiai, színezeti vagy egyéb tulajdonságaikban azáltal, hogy az egyik nem képviselőin feltűnő jelzések jelennek meg, akkor ez a különбözőség a szexuális szelekció eredménye. Ezek a jelzések feltűnő megjelenésük, költséges előállításuk vagy egyéb tulajdonságaik révén csökkentik viselőjük túlélési esélyeit, ugyanakkor szaporodási sikerüket növelik (Emlen & Oring 1977).

A szexuális szelekciónak két fő aspektusát különböztetik meg: a nemen belüli (intraszexuális) és nemek közötti (interszexuális) szelekciót. Előbbi esetében azonos nemű állatok versengenek egymással, míg az utóbbi során a választott nem küzd a választó nem figyelméért és ezen keresztül a párzási lehetőségért (Andersson 1994). Azt, hogy melyik nem a választó fél, több tényező határozza meg, ezekből az egyik a szaporodás költsége az egyes nemek számára. Bateman (1948) ecetmuslicákon (*Drosophila melanogaster*) kísérletesen bizonyította, hogy a hímek szaporodási sikerét a párzások száma limitálja, míg a nőstényekét az, hogy életük során hány ivarsejtet és ez által hány utódot hoznak létre. Ez azzal magyarázható, hogy a gaméták közül a női ivarsejtek előállítása költségesebb, mint a hímivarsejteké, így kisebb számban termelődnek (Bateman 1948). Ehhez kapcsolódik a másik fontos meghatározó tényező, az effektív ivararány (operative sex ratio, OSR), mely a szaporodóképes hímek és szaporodóképes nőstények arányát jelzi (Emlen & Oring 1977). Ez határozza meg, hogy melyik ivar verseng a másikért és hogy a versengés mennyire intenzív (Kvarnemo & Ahnesjö 1996). Ha az OSR eltér az egyensúlytól, tehát a hímek és nőstények 1:1-es aránya eltolódik valamely fél javára, akkor a túlsúlyban lévő nem képviselői között erősebb kompetíció várható, így a szexuális szelekció is felerősödik. Az OSR-t befolyásolja a potenciális szaporodási ráta (potential reproductive rate, PRR), amely az egységnyi idő alatt létrehozott életképes utódok száma (Cluttonbrock & Vincent 1991). Az egyedek szaporodási ciklusa két részre osztható: szaporodásra képes (time in) és szaporodásra nem képes (time

out) állapotra (Cluttonbrock & Parker 1992). Az utóbbi állapot gyakran eltér a két nem között és a rövidebb szaporodásra nem képes állapottal rendelkező nemnek a potenciális szaporodási rátája nagyobb. Ha a szaporodóképes egyedek ivararánya egyenlő, akkor a potenciális szaporodási rátában megfigyelhető ivari különbségek fogják meghatározni a szexuális szelekció erejét (Kvarnemo & Ahnesjö 1996). Tehát összességében az ivari szelekció erősségét és azt, hogy melyik nem a versengő fél, két tényező befolyásolja: a két ivar közötti szülői befektetés különbsége és a szaporodóképes hímek és nőstények közötti arány. Ha a szülői befektetés azonos, akkor az ivari szelekció kevésbé erős. Ha mindkét ivarból azonos számú egyed van jelen és a szaporodási készség egy időben jön létre a nőstényeknél, akkor a szexuális szelekció erőssége csökken, míg abban az esetben, hogyha a nőstények nem azonos időpontban állnak készen a szaporodásra, akkor a hímek nőstényekért folytatott harca erősödik. Nem mindig a nőstény a többlet befektető nem, a mormon tücsöknél (*Anabrus simplex*) a hímek egy nagy, tápanyagban gazdag spermatékát képeznek, amelyet a nőstény elfogyaszt. Egy hím azonban csak egyetlen spermatékát képes termelni, ezért a hímek a limitáló tényezők a nőstények számára, így a nőstények versengenek egymással a hímekért (Gwynne 1984). A legtöbb faj esetében azonban a nőstény a választó fél, így az ő választásán múlik, hogy a korlátozott számú utódok milyen minőségűek lesznek (Bateman 1948). A szexuális szelekció erősségének elsődleges meghatározója tehát az anizogámia, és ennek az aszimmetriának a hatása változhat a szülői gondoskodás, vagy egyéb befektetések nemek közti különbségével (Trivers 1972).

A választott nem képviselői a versengés során feltűnő bélyegek, ún. ivari (szexuális) jelzések segítségével igyekeznek elnyerni a választó nem tetszését és ez által szaporodási partnerhez jutni (Moller & Pomiankowski 1993). A feltűnő ivari jelzések azonban jelentős költségekkel is járnak, például minél intenzívebb egy állat jelzése, annál nagyobb lehet a rá nehezedő predációs nyomás, a jelzés intenzitásával növekvő tesztoszteron szint csökkentheti az immunrendszer hatékonyságát, a feltűnő ivari jelzések kialakítása energetikailag is költséges lehet az állat számára illetve megnövelheti a viselője elleni agressziót (Ryan 1988; Salvador *et al.* 1996; Kotiaho 2001; Stuart-Fox *et al.* 2003). Az ivari jelzések tehát egyrészt növelhetik a viselőjük szaporodási sikerét, másrészt csökkenthetik a túlélését.

Az ivari jelzések és a párválasztás evolúcióját több elmélet is magyarázza. Fisher (1930) 'elfutó szelekció' (*runaway selection*) elmélete szerint egyes ivari jelzések nem állnak közvetlen kapcsolatban az egyedi rátermettséggel, csupán a nőstények között megjelenő

preferencia miatt válnak ivari jelzéssé, ahol a preferencia pozitív visszacsatolási események során elősegíti az egyre kifejezettebb jelzések kialakulását. A nőstények, akik az erősebb jelzéseket mutató egyedeket választják, közvetlenül nem profitálnak ebből, de hím utódaik hasonló tulajdonságokat örökölhetnek, és ezúton növelhetik azok szaporodási sikerét ('*sexy son*' hipotézis) (Fisher 1930; Weatherhead & Robertson 1979; Weatherhead 1994). A 'jó gén' (*good gene*) elmélet szerint az intenzívebb ivari jelzésekkel rendelkező hímek jobb géneket hordoznak, így a nőstények jobb genetikai minőségű utódokat hozhatnak létre ha őket választják (Zahavi 1975; Andersson 1982b). A 'hátrány-elv' (*handicap principle*) (Zahavi 1977) szerint a megbízható jelzések feltétele, hogy előállításuk vagy fenntartásuk költséges legyen a viselő számára, így csak a jó minőségű egyedek engedhetik meg maguknak ezen ivari jelzések kialakítását. A rosszabb kondícióban lévő egyedek számára ezeknek a bélyegeknél a viselése nem megengedhető, vagy nagyobb költséggel jár. Az ivari jelzések 'őszinteségéhez' a költségességük mellett a költség egyedi minőség függése is hozzátartozik (Grafen 1990; Johnstone 1995).

Számos olyan tulajdonság ismert, amely a viselő egyedi minőségéről szolgál információval (Knapp & Kovach 1991; Kotiaho *et al.* 1998; Olson & Owens 1998). Ezeket az ivari jelzéseket alapvetően 3 fő csoportra oszthatjuk: kémiai, akusztikus és vizuális szignálokra. Nagyon sok fajnál ismert a kémiai jelzések, szagok használata, amely információt nyújthat többek között a választott fél dominanciájáról (Moller 1989) vagy egészségéről (Lozano 1994). Szintén hatékony módszer a minőség jelzésére az akusztikus jelzések, hangok használata, mely gerinctelenek közül a rovarok (Bentsen *et al.* 2006), gerincesek között pedig leginkább a madarak (Aubin *et al.* 2004) és farkatlan kétélűek (Welch *et al.* 1998) körében elterjedt. Végül a vizuális jelzéseknél megkülönböztetünk morfológiai (Andersson 1982a) és színezeti szignálok (Kodricbrown 1985), utóbbiakon belül pedig pigment-alapú (Steffen & McGraw 2007) és strukturális színezeteket (Keyser & Hill 2000) különíthetünk el. Az előbbi esetében a különböző pigmentek (pl.: karotenoid, melanin, porfirin) hozzák létre magát a színt, és ezek koncentrációja határozza meg a színezet intenzitását (Saino *et al.* 1999). Jellemzően pigment-alapú színek a vörös, fekete barna és sárga. A strukturális vagy fizikai színezet speciális pigmentek nélkül jönnek létre, különböző fénytörő rétegekről visszaverődő hullámhosszok interferenciája révén, ilyenek például a kék és az ultraibolya (Grether *et al.* 2004). Utóbbiakat régebben nem tartották minőségjelző bélyegnek, hiszen ezek kialakításához nincs szükség olyan költséges biokémiai folyamatokra mint a pigmentek

előállításakor (Prum & Torres 2004; Prum 2006). Ez a nézet azonban megváltozott miután többször bebizonyították, hogy a strukturális színezetek előállítása és viselése egyaránt költségekkel jár (Prum 2006), továbbá kondíciófüggő (Keyser & Hill 2000) és környezeti hatások által befolyásolt (Bajer *et al.* 2012). Tehát a strukturális színezet a pigment-alapú színekhez hasonlóan őszinte jelzésként funkcionálhat.

Amennyiben az ivari jelzések őszintén jelzik viselőjük egyedi minőségét, a jelzéseket figyelembe véve a választó nem képviselői megbecsülhetik a választott nem egyedeinek tulajdonságait, és jobb minőségű partnerekkel hozhatják létre utódaikat (Iwasa & Pomiankowski 1999). Egy jobb minőségű partner kiválasztása közvetlen és/vagy közvetett hasznot jelent a választó nemnek: közvetlen haszon lehet a jobb minőségű terület forrásaihoz való hozzáférés (Calf *et al.* 2003) vagy a hím jobb utódgondozó képessége (Buchanan & Catchpole 2000; Sanz & Garcia-Navas 2011), míg közvetett haszon az utódokba örökített jobb tulajdonságok összessége (Ryder *et al.* 2010).

Gyíkok esetében a színezet jelezheti a hím szociális helyzetét (Healey *et al.* 2007), harcképességét (Stapley & Whiting 2006), harapási erejét (Huyghe *et al.* 2009) és a kondícióval is összefüggésben állhat (Molnár *et al.* 2012). A jó minőség azonban nemcsak jó kondíciót és egyéb tulajdonságokat, hanem például a jó minőségű territórium fenntartását is jelentheti, hiszen egy jobb forrásokkal rendelkező terület több elérhető energiát biztosít a tulajdonos és a vele párba álló nőtények számára (Kotiaho 2000). Az egyedi minőség további fontos meghatározója lehet az egészségi állapot, tehát a fertőzésekkel szembeni védekezés képessége is (Saks *et al.* 2003).

A parazita fertőzés szexuális jelzésekre és interszexuális szelekcióra gyakorolt hatását Hamilton és Zuk (1982) hipotézise írja le. A hipotézis abból indul ki, hogy a patogének és paraziták elleni védelmet biztosító rezisztencia gének befolyásolják az egyed rátermettségét, így az azokat öröklő utódokét is. A gazda és parazita közötti kapcsolat a kialakuló ko-adaptációs ciklusok miatt folyamatosan változik, biztosítva az egyedi rátermettséget befolyásoló genotípusok variabilitását. Az elmélet olyan parazita szervezeteket feltételez, amelyek csak legyengítik a gazdaszervezetet, de nem okozzák annak pusztulását, hiszen ha a gazda idő előtt elpusztul, nem jöhetnének létre ko-adaptációs ciklusok. Az elmélet három általános feltételen alapszik. Elsőként a parazita ártalmas kell, hogy legyen a gazdaszervezetre, tehát negatívan kell befolyásolnia annak túlélését vagy szaporodási sikerét. Másodszor, a parazitafertőzésnek befolyásolnia kell a hímek egyes szexuális jelzéseinek

kifejeződését. A harmadik feltétel szerint a nőstények érdeke, hogy a kevésbé parazitált hímeket válasszák (Clayton 1991).

A hipotézis eltérő megállapításokat tesz az alacsony illetve magas prevalenciát mutató fajokra, és megkülönböztet fajok közötti (interspecifikus) és fajon belüli (intraspecifikus) predikciókat. Az interspecifikus predikció szerint a patogéneknek jobban kitett fajok hímjeinek kifejezettebb jelzéseket érdemes kialakítani, hogy a nőstények pontosabban becsülhessék egészségi állapotukat és ezen keresztül minőségüket. Tehát azok a fajok, amelyek parazitáinak prevalenciája nagyobb, fejlesztik a legfeltűnőbb szexuális jelzéseket. Ennek a predikciónak az az elképzelés az alapja, hogy a parazita fertőzöttség fajok közötti különbsége egyben eltérő szexuális szelekciós nyomáshoz is vezet, és emiatt alakul ki az ivari bélyegek kifejezettségében interspecifikus variancia, ezt nevezik parazita-mediált szexuális szelekciónak. Az intraspecifikus predikció szerint a magas parazita prevalenciát mutató fajok egyedei közül a rezisztensebb állatoknak kevesebb energiát kell a paraziták elleni védekezésre fordítaniuk, így több energiát allokálhatnak szexuális jelzéseik kifejlesztésébe és ezáltal intenzívebb szignálokat viselnek, mint fertőzöttebb fajtársaik. A választó nemnek tehát azon egyedekkel érdemes utódokat létrehozni, amelyek a fertőzés ellenére is intenzív szignál kifejlesztésére képesek, mivel ezek genetikai rezisztenciájukat utódaikba is továbbörökökíthetik.

Hamilton és Zuk elméletüket madarakon tesztelték (Hamilton & Zuk 1982), de a további kutatások más állatcsoportokra is kiterjedtek. Guppikon (*Poecilia reticulata*) végzett vizsgálatok során igazolták, hogy a hímek *Camallanus cotti* és *Gyrodactylus sp.* parazita fertőzöttsége és a másodlagos szexuális karaktereik intenzitása összefüggésbe hozható, valamint a nőstények a kevesebb parazitát hordozó hímeket választották (Kennedy *et al.* 1987). Ez a tanulmány tehát támogatja a Hamilton-Zuk hipotézis intraspecifikus predikcióit. Az elmélet tesztelése a mai napig tart, de az eredmények ellentmondásosak. Madarak esetében a tollazat karotinoid alapú színezete és ennek telítettsége több vizsgálat szerint is negatív összefüggésben áll az endoparazita fertőzöttség intenzitásával (Brawnner *et al.* 2000; del Cerro *et al.* 2010). Sőt, szirti galamboknál (*Columba livia*) az ektoparaziták száma (különböző tolltetvek: *Columbicola columbae*, *Campanulotes bidentatus*) és a hímek szaporodási sikere is szoros összefüggést mutatott, mivel a tojók a kevesebb parazitát hordozó hímeket választották (Saks *et al.* 2003). Ezeknek az eredményeknek ellentmondóan a kék lugasépítőn (*Ptilonorhynchus violaceus*) végzett kutatások eredményei szerint nincs

szoros összefüggés a tollazat fényessége és a parazita fertőzöttség között, ráadásul azok a hímek, akik kevesebb parazitát hordoztak, kevésbé voltak sikeresek a szaporodásban (Borgia 1986; Borgia & Collis 1990).

A hüllőfajokon végzett tanulmányok eddig nem találtak a Hamilton-Zuk hipotézisnek megfelelő összefüggéseket a paraziták és a szexuális jelzések között. Például a nyugati sővényleguán (*Sceloporus occidentalis*) esetében bebizonyították, hogy a fertőzött hímek sokkal sötétebb ventárlis színezettel bírtak, kevesebb időt töltöttek szociális interakciókkal valamint alárendeltebb helyzetben voltak, mint a nem fertőzött egyedek (Schall & Dearing 1987; Schall & Sarni 1987; Ressel & Schall 1989). Schall és Staats (1997) 29 Karib-szigeteken élő *Anolis* fajnál vizsgálta a Hamilton-Zuk hipotézis interspecifikus predikcióit, miszerint azoknál a fajoknál, ahol a toroklebernyeg és a hát színezete sokkal élénkebb, a prevalencia is nagyobb, ezt azonban az adataik nem támasztották alá.

A zöld gyík (*Lacerta viridis*, Laurenti 1768) egy kiváló modellfaj a Hamilton-Zuk hipotézis tesztelésére, mivel a hímek torokfoltja intenzív kék és ultraibolya [UV] (ld. Bajer *et al.* 2010) színezetet ölt a szaporodási időszakban, amelyről a hüllők között egyedülállóan sikerült bizonyítani, hogy fontos szerepet játszik a hölgyválaszban (Bajer *et al.* 2010) és néhány más fajhoz hasonlóan a hím-hím versengésben is (Bajer *et al.* 2011), többszörösen összetett, kondíció-függő ivari jelzésként (Molnár *et al.* 2012).

Tanulmányom célja a Hamilton-Zuk hipotézis tesztelése volt hím zöld gyíkokon az endoparazita fertőzés vizsgálatával. Vizsgáltam, hogy (i) az ivarérett hím zöld gyíkok hordoznak-e vérparazitákat, és ha igen, akkor (ii) milyen taxonokat, (iii) milyen prevalenciában, és végezetül, (iv) az egyedi fertőzöttség intenzitás mutat-e összefüggést különböző szexuális szelekció alatt álló színezeti jelzésekkel és egyéb morfológiai és potenciálisan minőségjelző karakterekkel.

Anyag és módszer

A vizsgált faj

Az általam vizsgált zöld gyík (*Lacerta viridis*, Laurenti 1768) hazánk legnagyobb testű gyíkfaja, amely a nyakörvösgyíkfélék (*Lacertidae*) családjába és a gyíkok (*Sauria*) rendjébe tartozik. Teljes hossza akár a 40 cm-t is elérheti, melynek felét vagy több mint a felét a fokozatosan elvékonyodó farok teszi ki. Teste izmos, lábai jól fejlettek, feje nagyméretű,

melynek hátulsó részén fekete félkör alakú foltként látható a dobhártya. Az állatok pupillája kerek, a szem írisze sárgás színezetű.

A két nem, ivarérett állatok esetén, könnyen elkülöníthető: A hímek háta, oldala és lábaik külső felülete világos- vagy smaragdzöld, melyet szabálytalan, apró, sűrűbben vagy ritkásabban elhelyezkedő fekete pontok tarkíthatnak, de egyes példányok hátán két oldalt végigfutó halványzöld csík is megfigyelhető. A hímekkel ellentétben a nőstények hátoldalának középvonalában világos vagy barnás zöld sáv húzódik végig, melyet két oldalról egy-egy drapp csík követ a fejtől a farok tövéig, majd innen a farok végéig fokozatosan elhalványul. A lábak külső felülete barna színű, és a csíkok alatti barna testoldal a has oldal felé fokozatosan elhalványul. Mind a háton és a testoldalon szabálytalan elrendeződésű kisebb-nagyobb fekete foltok láthatóak. A mellső és a hátsó végtagok között, a testoldal közepén, fehéres színű pontsor húzódik végig. A nőstények között találhatunk olyan példányokat is, amelyek hátoldala fekete pikkelyekkel tarkított egyszínű világoszöld valamint



1. ábra: Hím és nőstény zöld gyík (*Lacerta viridis*). A képen jól megfigyelhető a hímek jellegzetes, szaporodási időszakban mutatott kék torokfoltja.

a hátoldalon végigfutó két zöld csík és a testoldalon található pettyesor is halványabb. A hasoldal és a lábak belső felülete hímeknél élénksárga, nőstényeknél fakóbb színezetű. A fiatalok színezete eltérő az ivarérett állatokétól, testünk középbarna, fekete pettyekkel és a hátukon végigfutó két csík világosbarna színű és a testoldalon található fehéres pontsor jól kivehető. Szaporodási időszakban a hímek torka élénk kobaltkék színbe vált, amely a nyár végére kékesfehérré alakul. Ez az UV és kék tartományban erősen reflektáló színezet az alsó és felső ajakra, a fej oldalsó részén pedig egészen a dobhártya és a szem vonaláig kiterjedhet. A nőstények ajka és torka piszkosfehér színű, gyakran fekete pontokkal (1. ábra).

A zöld gyík hazánk egész területén valamint Közép és Dél-Európa nagy részén megfigyelhető, elterjedése keleti határa Törökországban Anatólia északi része, nyugat felé megtalálható Ausztriában, Németországban, Svájcban és Franciaország nagy részén is, míg dél felé a Balkánon, Olaszországban és az Ibériai-félsziget északi részén találkozhatunk a fajjal. Jó alkalmazkodóképessége miatt mindenféle kitett, napsütötte területeken, erdőszéleken, domboldalakon, sziklagyepeken előfordul, a sok búvóhely miatt kedveli a gyepcserjésekkel, vagy kisebb facsoportokkal tarkított mozaikos élőhelyeket, de az ember jelenlétét is elviseli és akár kertekben is megtelepedhet.

A zöld gyík nappal aktív gyíkfaj, egészen sötétedésig mozog, majd éjszakára visszahúzódik valamelyik rendszeresen használt búvóhelyére, amelyet ragadozó veszély esetén is használ. A többi gyíkfajhoz képest viszonylag későn, áprilisban jön elő a telelésből és egészen októberig aktív. Táplálékként sáskákat, kisebb rovarokat, pókokat fogyaszt, de kisméretű újszülött rágcsálók és fiatal gyík is szerepelnek étrendjében. Szaporodási időszakuk április közepétől május végéig tart, a hímek egymással versengenek a nőstényekért. Egy hím több nősténnyel is párosodhat, a nőstények pedig mozgásban vannak a hímek területei között. Június elején a nőstények a saját maguk által ásott fészekbe 5-15 tojást raknak le, amelyek hőmérséklettől függően 60-80 napig fejlődnek. A kikelő kis gyíkok már önállóan képesek táplálkozni és apró rovarokat, lárvákat fogyasztanak. A fiatal állatok két éves korukban válnak ivaréretté. Ragadozóik közé siklók, gólyák, gébicsek valamint rókák és más ragadozó emlősök is tartoznak. A zöld gyíkok téli hibernációja október elején-közepén kezdődik, a telet fagymentes helyeken, földalatti üregekben, elhagyott vakondjáratokban, gyökerek között, farakások alatt, de akár pincékben is tölthetik.

Terepi mintavétel

2010 párzási
időszakában 30 ivarérett hím
állatot fogtam be
Tápiószentmárton közeléből
(47°20'25" N, 19°47'11" E)
(2.ábra). Digitális tolómérő
segítségével, 0,01 cm-es
pontossággal lemértem
minden egyed törzshosszát
(az orrcsúcstól a kloákáig
mért távolság; SVL),
fejhosszát (orrcsúcs és utolsó



2. ábra: Az állatok befogásának helye, Tápiószentmárton.

fejtetői pajzs közti távolság; HL), fejszélességét (temporális pajzsok közti távolság; HW), fejmagasságát (alsó állkapocs pereme és fejtető közötti távolság; HH), farok hosszát (kloákától farok csúcsáig mért távolság; TL), valamint analitikai mérlegen 0,01 g pontossággal a testsúlyát (BW). Ezt követően megszámláltam a jobb és bal oldali femorális pórusokat, majd ezek különbségével jellemeztem az aszimmetria mértékét. A femorális pórusok sok gyíkfajra jellemzőek, a combok belsejében található holokrin mirigy kivezető nyílásai. Az itt kiválasztott feromonok fontosak a nemek közötti kommunikációban (zöld gyík: Kopena *et al.* 2011). Az aszimmetriának három fő típusa különböztethető meg: fluktuáló aszimmetria (tökéletes szimmetriától való random eltérés valamely oldalra), direkcionális aszimmetria (egy meghatározott oldal felé irányuló aszimmetria) és antiszimmetria (aszimmetria mindig megfigyelhető, de véletlenszerű oldalon) (van Valen 1962; Palmer & Strobeck 1986). A fluktuáló aszimmetria esetében a tökéletes bilaterális szimmetriától való eltérés valamilyen fejlődési zavarból adódik és a fejlődési instabilitás jelzője, míg a másik két aszimmetria-forma a normál fejlődés része és jórészt adaptív evolúció eredménye (van Valen 1962; Palmer & Strobeck 1986; van Dongen 2006). A zöld gyíkok femorális pórus-számának eltérését direkcionális aszimmetria okozza (Molnar *et al.* 2012), így a két oldal póruszámának előjeles különbséget használtam. Végül az egyedeken talált ektoparaziták (*Ixodes sp.*, Ixodidae) számát is feljegyeztem.

Spektrofotometriás mérések

A torok és a has színezetét hordozható spektrofotométer (Ocean Optics USB 4000) segítségével mértem, melyet DT Mini-2-GS típusú, deutérium és halogén izzó fényforrással és QR400-7-SR/BX típusú optikai szállal szereltem fel, mely konstans 90°-ot zárt be a mért terület felszínével. A műszer az egyes hullámhossztartományokon mért visszaverődés (reflektancia) arányát méri 320 és 700 nm között. A méréshez WS-1 típusú fehér standardot használtam, illetve minden beérkező fény kizárásával állítottam elő a fekete standard értéket.

Mind a torkon, mind a hason három független mérést végeztem random pontokon, majd a méréseket minden egyednél testtájanként átlagoltam. Az átlagolt adatokból a következő változókat számoltam (Bajer *et al.* 2010, 2011; Molnár *et al.* 2012):

- Teljes intenzitás (total brightness): A visszaverődő átlagos fénymennyiség a teljes spektrumon ($R_{320-700}$).
- Relatív UV intenzitás (UV chroma): Az UV tartományban visszavert fénymennyiség aránya a teljes átlagos intenzitás függvényében ($R_{320-400}/R_{320-700}$).
- Relatív kék intenzitás (blue chroma): A kék tartományban visszavert fénymennyiség aránya a teljes átlagos intenzitás függvényében ($R_{400-490}/R_{320-700}$).
- Relatív zöld és sárga intenzitás (zöld-sárga chroma): A zöld és sárga tartományban visszavert fénymennyiség aránya a teljes átlagos intenzitás függvényében ($R_{480-600}/R_{320-700}$).

A torok esetében a teljes intenzitást, és a relatív kék és UV intenzitást, a has esetében a teljes intenzitást, és a relatív UV és zöld-sárga intenzitást használtam.

A fertőzési prevalencia és intenzitás becslése

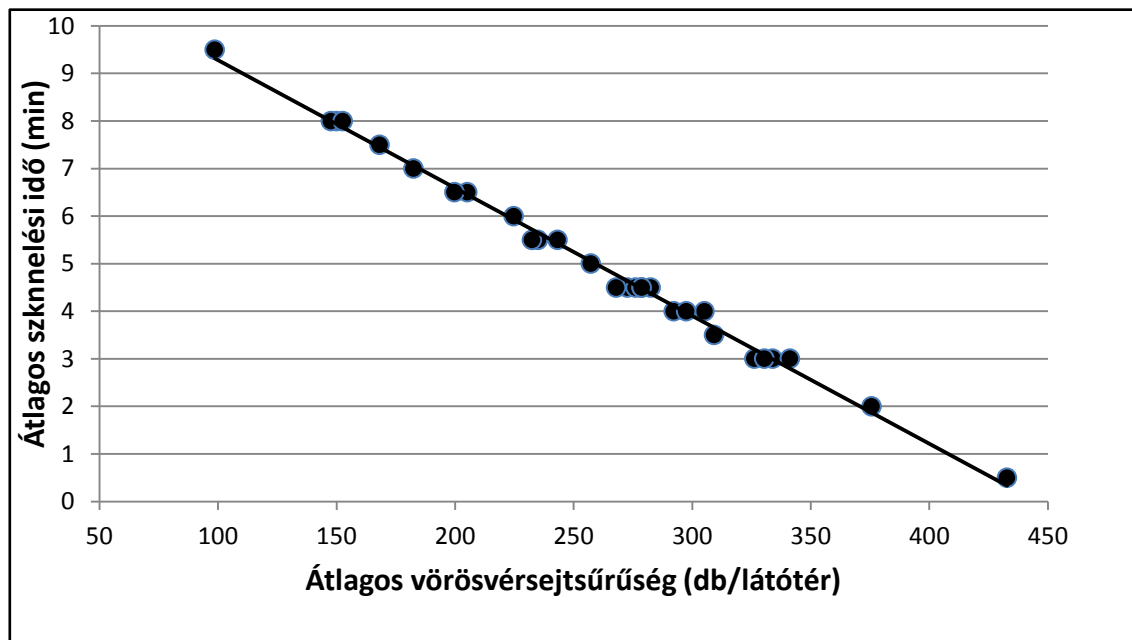
Annak érdekében, hogy meghatározzam az endoparaziták faji hovatartozását és mennyiségét, az állatok hasi oldalának bőr alatt futó érhálózatából vérmintát vettem. A vérvétel steril tűk segítségével történt, a kiserkenő vércseppet 75µl-es, heparinizált hematológiai kapillárisal (Hischmann Laborgerate GmbH & CO.KG, Eberstadt, Németország) szívtam fel, majd tárgylemezre fújva vérkentet készítettem belőle (3. ábra). Száradás után a keneteket metil-alkoholban fixáltam min. 1 percre, majd 50 percre Giemsa oldatba merítve festettem meg. A preparátumokat mikroszkóp alatt vizsgáltuk. A rendszertani besorolást a parazita sejtek morfológiájáról készült felvételek alapján Prof. Joseph J. Schall-al, a Vermonti

Egyetem (University of Vermont, Burlington, Vermont, Egyesül Államok) parazitológiai laborjának vezetőjével együttműködve végeztük.



3. ábra: A vérvétel az állatok hasi érhalózatából történt steril tűk és kapillárisok segítségével.

A fertőzési intenzitást egyedenként, az egységnyi vörösvérsejtre eső parazita sejtek számával jellemeztük. Ehhez először meghatároztuk a vörösvérsejtek sűrűségét az adott kenetben: négy, véletlenszerűen kiválasztott látótérben ezerszeres nagyításnál leszámoltuk a vörösvérsejteket, majd ezeket átlagoltuk. Az átlagolt értéket egy kalibrációs görbére illesztve (4. ábra) kiszámoltuk azt az időt, ami alatt egyenletes, lassú sebességgel mozgatva a kenetet és leszámolva az eközben észlelt parazitákat, a vérparaziták számáról megbízható, és az egyedek között összehasonlítható becslést kapunk. Három, véletlenszerű helyen kezdett mérésből becsült értéket átlagoltunk minden egyednél a végleges fertőzési intenzitás meghatározásához. A nagy varianciájú kenetsűrűség vizsgálatához használt módszert Prof. Joseph J. Schall-al közösen dolgoztuk ki.



4. ábra: Kalibrációs görbe a vérkenetek vörösvérsejtsűrűsége alapján számolt szkennelési időhöz.

Statisztikai módszerek

A hímek fejhossza, fejszélessége és fejmagassága szorosan összefügg egymással, ezért ezeken főkomponens analízist (*Principal Component Analysis*, PCA) végeztünk. Az első főkomponens sajátértéke 2,83 volt, és a variancia 94,35%-át magyarázta (korrelációk az eredeti változókkal: fejhossz = 0,97, fejszélesség = 0,97, fejmagasság = 0,96). Így ennek a főkomponensnek az értékeit használtuk a fejméret jellemzésére a további számításokban.

A fertőzöttség intenzitása és a színezet, illetve más egyedi bélyegek közötti összefüggéseket Általános Lineáris Modellekkel (*General Linear Model*, GLM) vizsgáltuk. A függő változónk az egyedenkénti átlagos becsült endoparazita szám volt. Ez a változó nem mutatott normál eloszlást, ezért logaritmusos transzformációnak vetettük alá. Független (magyarázó) változók voltak a törzshossz, a relatív fejméret (törzshosszal korrigált fejméret), a kondíció (törzshosszal korrigált testtömeg), femorális pórusok száma, az aszimmetria mértéke, a torok színváltozói (teljes intenzitás, relatív UV intenzitás, relatív kék intenzitás) a has színváltozói (teljes intenzitás, relatív UV intenzitás, relatív zöld-sárga intenzitás) és a kullancsok száma. A kondíció és a relatív fejméret jellemzésére az adott változó és a törzshossz lineáris regressziójából számolt reziduálisokat használtunk, hogy elkerüljük a testhossz és a fejméret, illetve a testhossz és a testtömeg korrelációjából adódó problémákat (Graham 2003).

Visszafelé irányuló lépcsőzetes modellszelekciót (*backward stepwise model selection*) alkalmaztunk, az egyes változókat csökkenő P -érték alapján távolítottuk el a modellből, a $P < 0,05$ kritériumot szem előtt tartva. Bár több modellszelekciós módszer is létezik, a P -érték alapján végzett bizonyult a legkonzervatívabbnak (Murtaugh 2009). A hatásnagyságot parciális η^2 formában adtuk meg (Moller & Jennions 2002).

A modellt lefuttattuk testméret főkomponenssel is. Ehhez megvizsgáltuk a függő változók korrelációs mátrixát, amely kimutatta, hogy a testméret változói (törzshossz, testtömeg, fejhosszúság, fejszélesség, fejmagasság) szorosan összefüggnek egymással ($r > 0,802$ $p < 0,001$). Ezeken az összefüggő változókon főkomponens analízist végeztük, melyből az első főkomponens sajátértéke 4,615 volt és a variancia 92,30 %-át magyarázta (korrelációs értékek: SVL=0,92, BW=0,99, HH=0,96, HL=0,98, HW=0,94). Az általános lineáris modellel így kapott összefüggések iránya megegyezett az eredeti modell eredményeivel, azonban ebben az esetben a kondíció és a törzshossz parazita fertőzöttséggel mutatott egyedi összefüggéseiről értelemszerűen nem kaptunk információt, így csak az első modell eredményeit közöljük és interpretáljuk.

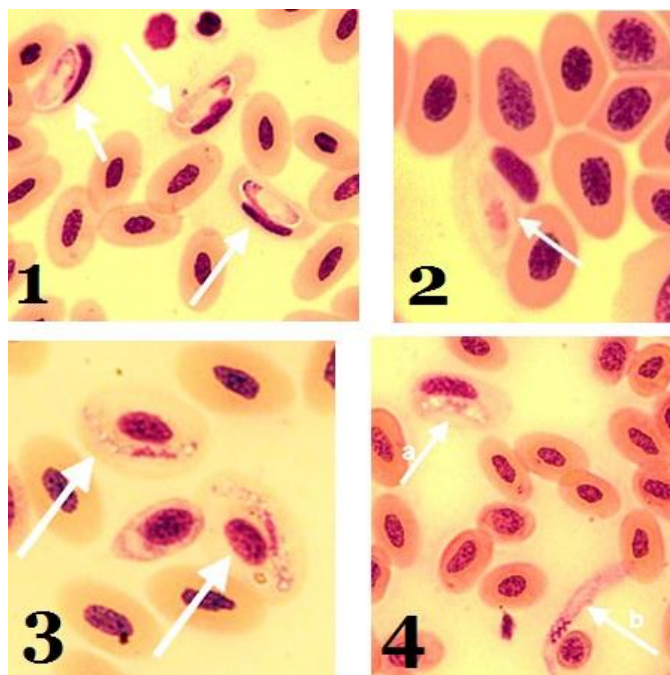
Az elemzésekhez az SPSS 19 for Windows programot használtuk (SPSS Inc., Chicago, Illinois, Egyesült Államok).

Eredmények

A vérminták elemzése során négy eltérő morfortípust különítettünk el, melyek a Haemeogregarinidae család tagjainak bizonyultak. Pontos faji elkülönítésük módszertana jelenleg is kifejlesztés alatt áll, így egyelőre csak morfortípus szerinti elkülönítésük lehetséges (5. ábra). Az általunk vizsgált egyedekben található élősködők prevalenciája 96,7% volt, ami kiemelkedően magas érték. A morfortípusokat az analízisekben együtt kezeltük.

A vérparazita fertőzöttség mértéke szignifikáns összefüggést mutatott egy sor színezeti és morfológiai változóval, valamint az ektoparaziták számával (1. táblázat). A szignifikancián túl a hatásnagyságok is magasak voltak (0,23-0,69), azaz igen erős összefüggésekről van szó. A torok és a has teljes intenzitása egyaránt negatívan függött össze az élősködők mennyiségével, tehát a fertőzöttebb egyedek torka és hasa fakóbb színezetű volt (6. ábra). Az endoparazita fertőzöttség pozitív összefüggést mutatott a testhosszal és a kondícióval, vagyis a nagyobb és jobb kondícióban lévő egyedek több parazitát hordoztak (6. ábra). Az

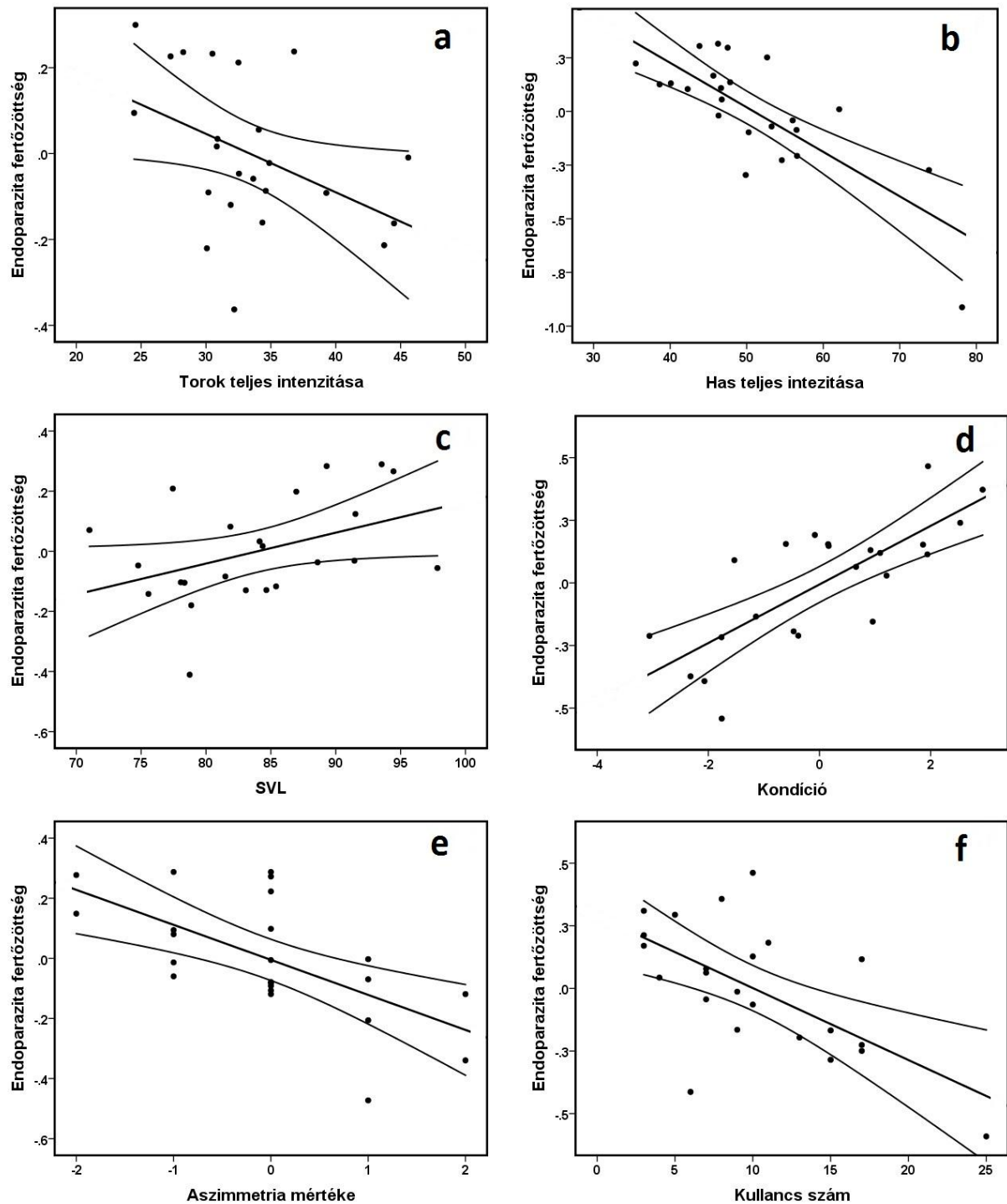
endoparazita fertőzöttség és az aszimmetria mértéke között negatív összefüggés mutatkozott, azaz a bal oldalukon több femorális pórust hordozó egyedek több parazitával terheltek (6. ábra). Végül a kullancsok és a vérparaziták száma is negatív összefüggést mutatott: a több ektoparazitával rendelkező hímek kevesebb endoparazitával fertőzöttek (6. ábra).



5. ábra: Vérmintákban talált Haemogregarinidae család morfortípusai
1: Haemo A; 2: Haemo B; 3: Haemo C; 4: Haemo D

Magyarázó változók	<i>B</i>	<i>SE</i>	<i>F</i>	<i>df</i> ₁ / <i>df</i> ₂	<i>P</i>	parciális η^2
Testméret (SVL)	0,014	0,006	4,845	1, 16	0,043	0,232
Kondíció	0,128	0,024	28,923	1,16	<0,001	0,644
Relatív fejméret	-0,073	0,288	0,065	1,10	0,804	0,006
Femorális pórusszám	-0,023	0,032	0,554	1,13	0,470	0,041
Aszimmetria mértéke	0,014	0,006	11,669	1,16	0,004	0,422
Kullancs szám	-0,050	0,009	31,631	1,16	<0,001	0,664
Torok teljes intenzitása	-0,200	0,008	6,058	1,16	<0,001	0,690
Torok UV intenzitása	0,210	0,961	0,048	1,11	0,831	0,004
Torok kék intenzitása	-0,235	0,693	0,115	1,12	0,740	0,010
Has teljes intenzitása	-0,024	0,004	35,621	1,16	<0,001	0,690
Has UV intenzitása	-0,639	0,828	0,597	1,14	0,453	0,041
Has zöld-sárga intenzitása	-1,835	1,288	2,029	1,15	0,175	0,119

1. táblázat: Az endoparazita fertőzöttséget befolyásoló tényezőket tesztelő Általános Lineáris Modell eredményei modellszelekció után. A nem szignifikáns eredmények a kivétel előtti formában vannak bemutatva. A szignifikáns eredmények 'kövér' betűtípussal vannak jelölve. A szignifikancia-szint (*P*) mellett a hatásnagyság is fel van tüntetve (parciális η^2).



6. ábra: Endoparazita fertőzöttség és minőségjelző bélyegek összehasonlítása: (a) torok színintenzitása, (b) has színintenzitása, (c) törzshossz (SVL), (d) kondíció, (e) aszimmetria mértéke és (f) ektoparaziták száma. Az endoparazita fertőzés jellemzésére modell-reziduálisokat használtunk (az aktuálisan ábrázolni kívánt magyarázó változón kívül az összes szignifikáns hatásra korrigáltunk). Megjegyezzük, hogy a több helyen is megfigyelhető kiugró pont (*outlier*) egy egyedhez tartozik, és az analíziseink ennek az egyednek a kihagyásával is ugyanazt az eredményt adták.

Diszkusszió

A vérkenetekben a Haemogregarinidae családba tartozó morfotípusokat találtunk. Ezek a paraziták főleg hidegvérűek vérében élősködő eukarióta egysejtűek, melyek a vörösvérsejtekben telepsznek meg. A haemogregarin vérparaziták (phylum Apicomplexa, suborder Adeleorina) a hüllők körében igen elterjedt élősködők. Az Adeleorina alrend több családot foglal magában, melyek közül a három legfontosabb a Hepatozoonidae, Karyolysidae és a Haemogregarinidae. A Haemogregarinidae-hez tartozó fajok sokszor teknősöket és olyan hüllőket fertőznek, amelyek kontaktusba kerülnek a fő vektorral, a piócával, a *Hepatozoon* fajokat különböző vérrel táplálkozó ízeltlábúak, például szúnyogok, kullancsok, atkák terjesztik, a *Karyolysus* fajok fő vektorai pedig az atkák, de mindhárom család fajai megtalálhatóak szárazföldi fajokban és alternatív vektorokban is (Sam R. Telford 2008). Haemogregarinokat zöld gyíkoknál még nem találtak, ellenben más nyakörvösgyíkfélénél (Lacertidae) igen, például az elevenszülő és fürge gyíknál (*Zootoca vivipara*, *Lacerta agilis*) (Majlathova *et al.* 2010), fali gyíknál (*Podarcis muralis*) (Amo *et al.* 2005), ibériai fali gyíknál (*Podarcis bocagei*) (Roca & Galdon 2010) és az ibériai hegyi gyíknál (*Lacerta monticola*) (Amo *et al.* 2004) is.

A haemogregarinok gazdára kifejtett hatása kevésbé ismert. Alacsony intenzitású fertőzés esetén nem befolyásolja a gazda egészségét vagy vérkémiáját, nagyobb intenzitású fertőzés esetén viszont a protozoa csökkenti a vér oxigénszállító képességét (Caudell *et al.* 2002). Kifejtett hatásukat elevenszülő gyíkon (*Z. vivipara*) vizsgálták, ahol azt találták, hogy a fertőzött egyedek vérének hemoglobin koncentrációja lecsökkent, éretlen vörösvérsejt számuk megnövekedett, valamint csökkent oxigénfelvétel és lassabb mozgás volt jellemző rájuk (Oppliger *et al.* 1996). A gazdaszervezetben negatív kapcsolat (trade-off) alakul ki a parazitával szembeni immunológiai védekezés és a szaporodásba fektetett energia között, mivel az élősködő ellen kialakított adaptív immunválasz energiaigényes folyamat (ennek jele lehet például a csökkent kondíció, amely a másodlagos fertőzés elleni védekezés költsége) (Olsson *et al.* 2005). Különböző kutatások bebizonyították, hogy a haemogregarin élősködők számos életmenet komponensét befolyásolnak, mint például a testtömeget (Amo *et al.* 2004), mortalitást (Sorci 1996), színezetet, femorális szekréció összetételét (Martin *et al.* 2008) vagy autotómia utáni farok regenerációt (Oppliger & Clobert 1997).

A mintámban a vérparaziták prevalenciája 96,7% volt, ami igen magas érték. A Hamilton-Zuk (1982) hipotézis szerint a magas parazita prevalenciával rendelkező fajoknál kialakuló feltűnő bélyegek intenzitása az egyed minőségével együtt nő, tehát a vizsgált fajunkra vonatkozó intraspecifikus predikció szerint azon hím zöld gyíkok rendelkeznek majd intenzívebb színezeti bélyegekkal, amelyek jobb minőségűek és kevesebb parazitával fertőzöttek. Az általam vizsgált hím zöld gyíkoknál az endoparazita fertőzés mértéke mind színezeti, mind az egyedi minőséghez köthető tulajdonságokkal erős összefüggéseket mutatott. Az ivari jelzésekkel kapcsolatban feltárt mintázatok a Hamilton-Zuk hipotézissel összhangban voltak.

Az endoparaziták mennyisége és a torokfolt, valamint a has teljes színintenzitása között negatív összefüggést kaptunk, ami megfelel a Hamilton-Zuk hipotézis predikciójának a magas prevalencia esetén kifejlesztett ivari jelzéseket illetően. Eszerint tehát a fertőzöttebb egyedek fakóbb színezetű torokfolttal és hassal rendelkeztek. A színezet és parazita fertőzöttség közötti kapcsolat oka lehet, hogy az egyes színezet alapú jelzések az immunrendszer erősségét jelzik, az immunválasz erőssége pedig jelezheti a genetikai rezisztenciát bizonyos paraziták ellen. Fekete rigók (*Turdus merula*) esetén kimutattak a kapcsolatot a csőr színezete és a sejtes immunválasz között (Faivre *et al.* 2003). Az erősebb karotinoid-alapú tollazati színezetet kialakító házi pirók (*Carpodacus mexicanus*) hímek rezisztensebbek voltak egy új baktérium patogénnel (*Mycoplasma gallicepticum*) szemben, mint a fakóbb hímek (Hill & Farmer 2005). Eredményeim alapján a hím zöld gyíkok esetében is feltételezhető, hogy a jobb minőségű hímek rezisztensebbek a (szinte minden egyedben jelen levő) parazitákkal szemben, így több energiát fordíthatnak a szexuális jelzések kialakítására. A parazita fertőzés a kevésbé rezisztens egyedek színezetét csökkentheti azáltal, hogy befolyásolja a termoregulációt. Ektoterm állatoknál az energia és tápanyag megszerzése mellett fontos a megfelelő testhőmérséklet elérése, hogy felgyorsítsák anyagcseréjüket és maximalizálják fiziológiás teljesítményüket (Huey & Kingsolver 1989). Ezt többek között viselkedési termoregulációval érik el (Adolph 1990), amely, a befektetett energia és idő, a megnövekedett predációs nyomás és a táplálkozástól vagy a szaporodástól elvett idő miatt, költséges az állat számára (Huey & Slatkin 1976). Változó testhőmérsékletű állatoknál a fejlődési stabilitás is lehet hőmérsékletfüggő és az optimálisnál alacsonyabb hőmérséklet felnőttekben okozhat csökkent színfejlődést is (Garcia *et al.* 2003).

A zöld gyík esetében kísérletesen kimutatták, hogy a torok UV színezetére a magas hőmérsékleten töltött idő hatással van, és azok az egyedek, amelyek több időt képesek magas hőmérsékleten tölteni, intenzívebb UV színezetet tudnak kialakítani (Bajer *et al.* 2012). Amennyiben az erősebben parazitált egyedek hőszabályozási pontossága csökken, az általam talált mintázatra magyarázat lehet, hogy a fertőzés miatt csökkent élettani teljesítmény nem teszi lehetővé intenzív színezet kialakítását. A hasi színezet sárga komponense karotinoid-alapú, amely pigmentek elsősorban a sárga, narancssárga és piros színezet kialakításáért felelősek (Goodwin 1983). Hüllők körében is megfigyelhetők őszinte színezeti jelzések, amelyeket ezen pigmentek okozzák (Steffen & McGraw 2007). A karotinoidok prekursorainak felvétele a táplálékból történik, ennél fogva a színezet előállításának költsége két eltérő fázisban jelenhet meg: az egyik a molekulák környezetből való felvételéhez szükséges viselkedések és struktúrák kialakításának költsége, mivel a limitált karotinoid forrás hátrányosan befolyásolja a színezet kialakulását (Brush & Power 1976). A másik a felhasználási fázis, melynek során a pigment a szervezetben különböző strukturális változások (prekurból pigmentté alakulás) után elszállítódik a kültakaróba és ott felhalmozódik. Tehát megfelelő mennyiségű elérhető pigment esetén is alacsonyabb intenzitású színezet alakul ki, ha a felhasználás hatásfokát valamilyen tényező gátolja (Hill 2000). A karotinoid-alapú színezet fejlesztési és fenntartási költségeit fajok széles körében kimutatták (Hill 2006), amely költségeket a parazitafertőzés megnövelheti, és ez magyarázhatja a talált összefüggést. Noha a karotinoid-alapú hasi színezet szexuális szelekcióban játszott szerepét ennél a fajnál nem teszteltük, más fajokon bebizonyosodott, hogy mindkét típusú színezet közvetíthet információt a nőstények számára (McGraw *et al.* 2002; Budden & Dickinson 2009), így elképzelhető, hogy az általam vizsgált faj esetén is segít a hasi színezet az egyedi minőség becslésében, ehhez azonban további vizsgálatok szükségesek.

A testmérettel pozitív összefüggést kaptunk: a nagyobb hímek több vérparazitával rendelkeztek. A hüllők körében a szexuális szelekció során előnyt jelent a nagyobb méret, amely jelezheti szociális státuszukat (Radder *et al.* 2006), szaporodási sikerüket (Bull & Pamula 1996) és korukat, vagyis túlélési sikerüket is (Hagelin 2002). Ha feltételezzük, hogy a nagyobb hímek egyben idősebbek is, elképzelhető, hogy a hosszabb életút során a fertőzésnek több ideje volt kialakulni és a parazita szervezetek jobban elszaporodhattak (Amo *et al.* 2004). Másik magyarázat lehet, hogy a nagyobb testmérettel rendelkező egyedek

jobban képesek tolerálni a fertőzést, mivel több táplálékot képesek szerezni (Forsman & Lindell 1993) és ezáltal több energiával is rendelkeznek, mint kisebb társaik. Lévéen a fertőzés elleni küzdelem energiaigényes (Cox *et al.* 2010), bizonyos mértékű tolerancia kifejlesztése esetén a hímeknek jobban megéri szexuális bélyegeikbe investálni, mint a fertőzés elleni költséges védekezésbe.

További eredményeim szerint a jobb kondícióban lévő egyedek több parazitát hordoztak. Ez magyarázható azzal, hogy a jobb kondíció elérése érdekében az egyedek sokkal aktívabbak, mivel több energiát fordítanak táplálékkeresésre, a fokozott aktivitás viszont megnöveli a fertőzés kialakulásának kockázatát (Bouma *et al.* 2007; Leu *et al.* 2010). Másik magyarázat lehet, hogy a jobb kondíció megszerzésére képes hímek idejük nagyobb részét képesek párkeresésre, terület védezésre fordítani, és a megnövekedett fertőzési intenzitás ezen tevékenységek költségeként jelenik meg (Ezenwa 2004). Egy harmadik alternatív hipotézis az lehet, hogy a kevesebb parazitát hordozó egyedek több energiát investálnak a színezet kialakításába, de a színezet kialakításának vagy hordásának költsége a csökkent kondícióban jelenik meg. A kutatócsoportunk korábbi tanulmányai kimutatták, hogy a hímek torkának UV színezete és a kondíció között negatív összefüggés van (Molnár *et al.* 2012). Egy ivari jelzés intenzitása két ellentétes módon is befolyásolhatja a kondíciót. Pozitív korreláció esetén a jobb kondícióban lévő egyedek magasabb energetikai költségeket is képesek elviselni mint rosszabb kondícióval rendelkező társaik, ezért a jobb kondíciójú hímek erősebb szignálokat fejleszthetnek (Weiss 2006). Negatív korreláció esetén az adott jelzés kialakítása, fenntartása és viselése költséges és csökkent kondícióhoz vezet, amit csak a jobb minőségű egyedek engedhetnek meg maguknak, ezért a rosszabb kondícióban lévő egyedek fejlesztenek ki intenzívebb jelzéseket (Baird 2008; Molnár *et al.* 2012). Tehát a zöld gyíknál a kondíció feltehetően nem a parazita elleni védekezés miatt csökken, hanem a jobb rezisztencia miatt felszabadult (nem védekezésre fordított) energia a színezet kialakítására fordítódik, és ez mutatkozik meg kondíció csökkenésben.

Az aszimmetria mértéke és a fertőzöttség között negatív összefüggés mutatkozott, miszerint a baloldalon több femorális pórust hordozó egyedek bizonyultak fertőzöttebbnek. A femorális pórusok számát illetően a zöld gyíkok esetében direkcionális aszimmetriáról beszélhetünk (Molnár *et al.* 2012), tehát jelen esetben a baloldalon több femorális pórust hordozó egyedek feltehetően jobb minőségűek. A 'handedness' elmélete szerint egy tulajdonság aszimmetriája egyben más, ugyanazon az oldalon lévő szervek aszimmetriáját is

jelenti (Brown & Wolpert 1990). A vörös szalagos sikló (*Thamnophis sirtalis parietalis*) esetében szignifikáns eltérés van a két oldalon lévő szaporító szervek mérete között, a jobb oldalon található herék, vesék és hemipénisz nagyobb méretűek. Ez az eltérés befolyással van a szaporodási viselkedésre és szaporodási sikerre is: a jobb oldali hemipéniszt használó egyedek nagyobb szaporodási dugót képesek képezni, amellyel megakadályoznak más hímeket abban, hogy a nőtényt megtermékenyítsék, és ezáltal saját maguk szaporodási sikerét növelik (Shine *et al.* 2000). A direkcionális aszimmetria az általam vizsgált faj esetében is lehet előnyös, adaptív tulajdonság és elképzelhető, hogy a fertőzés ezen előnyös aszimmetria költségeként jelenik meg a zöld gyíknál, de a pontos okok kiderítésére további vizsgálatokra van szükség.

Az ektoparaziták száma is negatívan függött össze az endoparazita fertőzöttség intenzitásával: a kevesebb kullancsot hordozó hímek több élősködőt hordoztak. Tudjuk, hogy a Haemogregarinidae fajok vektora a kullancs (Smallridge & Bull 1999), azonban már egyetlen kullancs is bejuttathatja az állat vérkeringésébe az endoparazitát, amely innentől kezdve képes a vérben tovább szaporodni (Roca & Galdon 2010; Al-Ghamdy 2011). Elképzelhető, hogy a sok kullancscsípés által indukált immunválasz miatt csökken az endoparaziták száma (Wikel *et al.* 1997), de ez a feltételezés még további vizsgálatokat igényel.

A kutatócsoportunk korábbi tanulmányai szerint a torokfolt UV intenzitása fontos ivari jelzés a hím zöld gyíkoknál: (i) a nőtények azokat a hímeket részesítik előnyben a szaporodás során, amelyek torokfoltjának UV színezete intenzívebb (Bajer *et al.* 2010) és (ii) pozitív hatása van a hím-hím küzdelmek kimenetelére is (Bajer *et al.* 2011). A torokfolt színezetének kialakítása költséges az állat számára (Bajer *et al.* 2012), ezért megbízható információt hordoz az állat minőségéről (Molnár *et al.* 2012). Ezt támogatja a jelen tanulmány is, mely kimutatta, hogy a torokfolt intenzitása jelzi viselője egészségi állapotát. Eddigi ismereteink szerint ez az első, hüllőkön végzett vizsgálat, melynek eredményei támogatják a Hamilton-Zuk hipotézis magas prevalenciájú fajok esetére tett predikcióját, vagyis a kevesebb parazitával fertőzött egyedek intenzívebb színezetet képesek fejleszteni, ezzel jelezvén élősködőkkel szembeni rezisztenciájukat. Összességében tehát feltártam egy potenciális mechanizmust, ami a hím zöld gyíkok torokszínezetét őszinte jelzéssé teszi. Ezen kívül találtam még összefüggéseket a vérparazita fertőzöttség és több potenciálisan

minőségjelző tulajdonság között. Ezen összefüggések interpretációja nem egyértelmű, ezért további vizsgálatokat érdemelnek.

Nyilatkozat a pályázó egyéni hozzájárulásáról a pályaműben leírt egyéni eredményekhez

- Terepi munkában való részvétel: állatok befogtam, morfológiai és spektrofotometriás méréseket végeztem valamint a spektrofotometriás adatokat kiértékeltem és a morfometriai adatbázist elkészítettem.
- Laboratóriumi mintavétel: A befogott egyedektől a vérmintákat levettem, azokból keneteket készítettem és megfestettem őket, valamint elkészítettem a parazitológiai adatbázist.
- Statisztikai számításokban való részvétel: hozzájárultam az adatbázisok kiértékeléséhez és végleges eredmények kiszámításához.
- Eredmények értékelésében való részvétel: a kapott összefüggések értékelésében nyújtott segítségem révén hozzájárultam a vizsgálat tudományos kontextusba helyezéséhez.

Köszönetnyilvánítás

Köszönöm két témavezetőmnek, Molnár Orsolyának és Dr. Herczeg Gábornak, valamint Bajer Katalinnak a kutatásban nyújtott segítségét, és a Viselkedésetkológiai Csoport tagjainak és vezetőjének, Dr. Török Jánosnak a támogatást. És végül szeretném megköszönni Prof. Joseph J. Schall-nak a paraziták határozásában nyújtott segítségét. A kutatást a Közép-Dunavölgyi Környezetvédelmi, Természetvédelmi és Vízügyi Felügyelőség engedélyével végeztük (Engedélyszám: 31203-3/2010).

Irodalomjegyzék

- Adolph S.C. (1990) Influence of Behavioral Thermoregulation on Microhabitat Use by 2 *Sceloporus* Lizards. *Ecology* **71**, 315-27.
- Al-Ghamdy A.O. (2011) A light microscopic study on the haemogregarine species infecting the lizard *Acanthodactylus schmidtii* from Saudi Arabia. *J Egypt Soc Parasitol* **41**, 7-15.
- Amo L., Lopez P. & Martin J. (2004) Prevalence and intensity of haemogregarinid blood parasites in a population of the Iberian rock lizard, *Lacerta monticola*. *Parasitology Research* **94**, 290-3.
- Amo L., Lopez P. & Martin J. (2005) Prevalence and intensity of haemogregarine blood parasites and their mite vectors in the common wall lizard, *Podarcis muralis*. *Parasitology Research* **96**, 378-81.
- Andersson M. (1982a) Female Choice Selects for Extreme Tail Length in a Widowbird. *Nature* **299**, 818-20.
- Andersson M. (1982b) Sexual Selection, Natural-Selection and Quality Advertisement. *Biological Journal of the Linnean Society* **17**, 375-93.
- Andersson M. (1994) *Sexual Selection*. Princeton University Press, Princeton.
- Aubin T., Mathevon N., Da Silva M.L., Viellard J.M.E. & Sebe F. (2004) How a simple and stereotyped acoustic signal transmits individual information: the song of the White-browed Warbler *Basileuterus leucoblepharus*. *Anais Da Academia Brasileira De Ciencias* **76**, 335-44.
- Baird T.A. (2008) A growth cost of experimentally induced conspicuous coloration in first-year collared lizard males. *Behavioral Ecology* **19**, 589-93.
- Bajer K., Molnár O., Török J. & Herczeg G. (2010) Female European green lizards (*Lacerta viridis*) prefer males with high ultraviolet throat reflectance. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **64**, 2007-14.
- Bajer K., Molnár O., Török J. & Herczeg G. (2011) Ultraviolet nuptial colour determines fight success in male European green lizards (*Lacerta viridis*). *Biol Lett* **7**, 866-8.
- Bajer K., Molnár O., Török J. & Herczeg G. (2012) Temperature, but Not Available Energy, Affects the Expression of a Sexually Selected Ultraviolet (UV) Colour Trait in Male European Green Lizards. *PLoS One* **7**.
- Bateman A. (1948) Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity* **2** (Pt. 3), 349-68.
- Bentsen C.L., Hunt J., Jennions M.D. & Brooks R. (2006) Complex multivariate sexual selection on male acoustic signaling in a wild population of *Teleogryllus commodus*. *American Naturalist* **167**, E102-E16.
- Borgia G. (1986) Satin Bowerbird Parasites - a Test of the Bright Male Hypothesis. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **19**, 355-8.
- Borgia G. & Collis K. (1990) Parasites and Bright Male Plumage in the Satin Bowerbird (*Ptilonorhynchus violaceus*). *American Zoologist* **30**, 279-85.
- Bouma M.J., Smallridge C.J., Bull C.M. & Komdeur J. (2007) Susceptibility to infection by a haemogregarine parasite and the impact of infection in the Australian sleepy lizard *Tiliqua rugosa*. *Parasitology Research* **100**, 949-54.
- Brawnner W.R., Hill G.E. & Sundermann C.A. (2000) Effects of coccidial and mycoplasmal infections on carotenoid-based plumage pigmentation in male House Finches. *Auk* **117**, 952-63.
- Brown N.A. & Wolpert L. (1990) The Development of Handedness in Left Right Asymmetry. *Development* **109**, 1-9.
- Brush A.H. & Power D.M. (1976) House Finch Pigmentation - Carotenoid Metabolism and Effect of Diet. *Auk* **93**, 725-39.
- Buchanan K.L. & Catchpole C.K. (2000) Song as an indicator of male parental effort in the sedge warbler. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **267**, 321-6.
- Budden A.E. & Dickinson J.L. (2009) Signals of quality and age: the information content of multiple plumage ornaments in male western bluebirds *Sialia mexicana*. *Journal of Avian Biology* **40**, 18-27.
- Bull C.M. & Pamula Y. (1996) Sexually dimorphic head sizes and reproductive success in the sleepy lizard *Tiliqua rugosa*. *Journal of Zoology* **240**, 511-21.
- Calf K.M., Downs C.T. & Cherry M.I. (2003) Territoriality and breeding success in the Cape Sugarbird (*Promerops cafer*). *Emu* **103**, 29-35.
- Caudell J.N., Whittier J. & Conover M.R. (2002) The effects of haemogregarine-like parasites on brown tree snakes (*Boiga irregularis*) and slatey-grey snakes (*Stegonotus cucullatus*) in Queensland, Australia. *International Biodeterioration & Biodegradation* **49**, 113-9.
- Clayton D.H. (1991) The Influence of Parasites on Host Sexual Selection. *Parasitology Today* **7**, 329-34.
- Cluttonbrock T.H. & Parker G.A. (1992) Potential Reproductive Rates and the Operation of Sexual Selection. *Quarterly Review of Biology* **67**, 437-56.

- Cluttonbrock T.H. & Vincent A.C.J. (1991) Sexual Selection and the Potential Reproductive Rates of Males and Females. *Nature* **351**, 58-60.
- Cox R.M., Parker E.U., Cheney D.M., Liebl A.L., Martin L.B. & Calsbeek R. (2010) Experimental evidence for physiological costs underlying the trade-off between reproduction and survival. *Functional Ecology* **24**, 1262-9.
- Darwin C. (1871) *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex.*, London.
- del Cerro S., Merino S., Martinez-de la Puente J., Lobato E., Ruiz-de-Castaneda R., Rivero-de Aguilar J., Martinez J., Morales J., Tomas G. & Moreno J. (2010) Carotenoid-based plumage colouration is associated with blood parasite richness and stress protein levels in blue tits (*Cyanistes caeruleus*). *Oecologia* **162**, 825-35.
- Emlen S.T. & Oring L.W. (1977) Ecology, Sexual Selection and the Evolution of Mating Systems. *Science* **197**, 215-23.
- Ezenwa V.O. (2004) Host social behavior and parasitic infection: a multifactorial approach. *Behavioral Ecology* **15**, 446-54.
- Faivre B., Preault M., Salvadori F., Thery M., Gaillard M. & Cezilly F. (2003) Bill colour and immunocompetence in the European blackbird. *Anim Behav* **65**, 1125-31.
- Fisher R. (1930) *The Genetical Theory of Natural Selection.* Clarendon Press, Oxford.
- Forsman A. & Lindell L.E. (1993) The Advantage of a Big Head - Swallowing Performance in Adders, *Vipera-Berus*. *Functional Ecology* **7**, 183-9.
- Garcia T.S., Straus R. & Sih A. (2003) Temperature and ontogenetic effects on color change in the larval salamander species *Ambystoma barbouri* and *Ambystoma texanum*. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* **81**, 710-5.
- Goodwin T.W. (1983) Developments in Carotenoid Biochemistry over 40 Years. *Biochemical Society Transactions* **11**, 473-83.
- Grafen A. (1990) Biological Signals as Handicaps. *J Theor Biol* **144**, 517-46.
- Graham M.H. (2003) Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology* **84**, 2809-15.
- Grether G.F., Kolluru G.R. & Nersissian K. (2004) Individual colour patches as multicomponent signals. *Biol. Rev.* **79**, 583-610.
- Gwynne D.T. (1984) Sexual Selection and Sexual Differences in Mormon Crickets (Orthoptera, Tettigoniidae, *Anabrus-Simplex*). *Evolution* **38**, 1011-22.
- Hagelin J.C. (2002) The kinds of traits involved in male-male competition: a comparison of plumage, behavior, and body size in quail. *Behavioral Ecology* **13**, 32-41.
- Hamilton W.D. & Zuk M. (1982) Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science* **218**, 384-7.
- Healey M., Uller T. & Olsson M. (2007) Seeing red: morph-specific contest success and survival rates in a colour-polymorphic agamid lizard. *Anim Behav* **74**, 337-41.
- Hill G.E. (2000) Energetic constraints on expression of carotenoid-based plumage coloration. *Journal of Avian Biology* **31**, 559-66.
- Hill G.E. (2006) Environmental regulation of ornamental coloration. In: Hill GE, McGraw KJ, eds. *Bird Coloration, Volume 1: Mechanisms and Measurements.* Cambridge (Harvard University Press, Cambridge).
- Hill G.E. & Farmer K.L. (2005) Carotenoid-based plumage coloration predicts resistance to a novel parasite in the house finch. *Naturwissenschaften* **92**, 30-4.
- Huey R.B. & Kingsolver J.G. (1989) Evolution of Thermal Sensitivity of Ectotherm Performance. *Trends Ecol Evol* **4**, 131-5.
- Huey R.B. & Slatkin M. (1976) Cost and Benefits of Lizard Thermoregulation. *Quarterly Review of Biology* **51**, 363-84.
- Huyghe K., Herrel A., Adriaens D., Tadic Z. & Van Damme R. (2009) It is all in the head: morphological basis for differences in bite force among colour morphs of the Dalmatian wall lizard. *Biological Journal of the Linnean Society* **96**, 13-22.
- Iwasa Y. & Pomiankowski A. (1999) Good parent and good genes models of handicap evolution. *J Theor Biol* **200**, 97-109.
- Johnstone R.A. (1995) Honest Advertisement of Multiple Qualities Using Multiple Signals. *J Theor Biol* **177**, 87-94.
- Kennedy C.E.J., Endler J.A., Poynton S.L. & Mcminn H. (1987) Parasite Load Predicts Mate Choice in Guppies. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **21**, 291-5.
- Keyser A.J. & Hill G.E. (2000) Structurally based plumage coloration is an honest signal of quality in male blue grosbeaks. *Behavioral Ecology* **11**, 202-9.

- Knapp R.A. & Kovach J.T. (1991) Courtship as an Honest Indicator of Male Parental Quality in the Bicolor Damselfish, *Stegastes-Partitus*. *Behavioral Ecology* **2**, 295-300.
- Kodricbrown A. (1985) Female Preference and Sexual Selection for Male Coloration in the Guppy (*Poecilia-Reticulata*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **17**, 199-205.
- Kotiaho J.S. (2000) Testing the assumptions of conditional handicap theory: costs and condition dependence of a sexually selected trait. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **48**, 188-94.
- Kotiaho J.S. (2001) Costs of sexual traits: a mismatch between theoretical considerations and empirical evidence. *Biological Reviews* **76**, 365-76.
- Kotiaho J.S., Alatalo R.V., Mappes J., Nielsen M.G., Parri S. & Rivero A. (1998) Energetic costs of size and sexual signalling in a wolf spider. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **265**, 2203-9.
- Kvarnemo C. & Ahnesjö I. (1996) The dynamics of operational sex ratios and competition for mates. *Trends in Ecology & Evolution* **11**, 404-8.
- Leu S.T., Kappeler P.M. & Bull C.M. (2010) Refuge sharing network predicts ectoparasite load in a lizard. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **64**, 1495-503.
- Lozano G.A. (1994) Carotenoids, Parasites, and Sexual Selection. *Oikos* **70**, 309-11.
- Majlathova V., Majlath I., Haklova B., Hromada M., Ekner A., Antczak M. & Tryjanowski P. (2010) Blood parasites in two co-existing species of lizards (*Zootoca vivipara* and *Lacerta agilis*). *Parasitology Research* **107**, 1121-7.
- Martin J., Amo L. & Lopez P. (2008) Parasites and health affect multiple sexual signals in male common wall lizards, *Podarcis muralis*. *Naturwissenschaften* **95**, 293-300.
- McGraw K.J., Mackillop E.A., Dale J. & Hauber M.E. (2002) Different colors reveal different information: how nutritional stress affects the expression of melanin- and structurally based ornamental plumage. *Journal of Experimental Biology* **205**, 3747-55.
- Moller A.P. (1989) Natural and Sexual Selection on a Plumage Signal of Status and on Morphology in House Sparrows, *Passer-Domesticus*. *Journal of Evolutionary Biology* **2**, 125-40.
- Moller A.P. & Jennions M.D. (2002) How much variance can be explained by ecologists and evolutionary biologists? *Oecologia* **132**, 492-500.
- Moller A.P. & Pomiankowski A. (1993) Why Have Birds Got Multiple Sexual Ornaments. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **32**, 167-76.
- Molnár O., Bajer K., Török J. & Herczeg G. (2012) Individual quality and nuptial throat colour in male European green lizards. *Journal of Zoology* **287**, 233-9.
- Murtaugh P.A. (2009) Performance of several variable-selection methods applied to real ecological data. *Ecology Letters* **12**, 1061-8.
- Olson V.A. & Owens I.P.F. (1998) Costly sexual signals: are carotenoids rare, risky or required? *Trends Ecol Evol* **13**, 510-4.
- Olsson M., Wapstra E., Madsen T., Ujvari B. & Rugfelt C. (2005) Costly parasite resistance: a genotype-dependent handicap in sand lizards? *Biol Lett* **1**, 375-7.
- Oppliger A., Celerier M.L. & Clobert J. (1996) Physiological and behaviour changes in common lizards parasitized by haemogregarines. *Parasitology* **113**, 433-8.
- Oppliger A. & Clobert J. (1997) Reduced tail regeneration in the Common Lizard, *Lacerta vivipara*, parasitized by blood parasites. *Functional Ecology* **11**, 652-5.
- Palmer A.R. & Strobeck C. (1986) Fluctuating Asymmetry - Measurement, Analysis, Patterns. *Annual Review of Ecology and Systematics* **17**, 391-421.
- Prum R.O. (2006) *Anatomy, Physics, and Evolution of Structural Colors*. In: Hill GE, McGraw KJ, eds. *Bird Coloration*. Harvard University Press, Cambridge.
- Prum R.O. & Torres R.H. (2004) Structural colouration of mammalian skin: convergent evolution of coherently scattering dermal collagen arrays. *Journal of Experimental Biology* **207**, 2157-72.
- Radder R.S., Saidapur S.K. & Shanbhag B.A. (2006) Big boys on top: effects of body size, sex and reproductive state on perching behaviour in the tropical rock dragon, *Psammophilus dorsalis*. *Animal Biology* **56**, 311-21.
- Ressel S. & Schall J.J. (1989) Parasites and Showy Males - Malarial Infection and Color Variation in Fence Lizards. *Oecologia* **78**, 158-64.
- Roca V. & Galdon M.A. (2010) Haemogregarine blood parasites in the lizards *Podarcis bocagei* (Seoane) and *P. carbonelli* (Perez-Mellado) (Sauria: Lacertidae) from NW Portugal. *Systematic Parasitology* **75**, 75-9.
- Ryan M.J. (1988) Energy, Calling, and Selection. *American Zoologist* **28**, 885-98.
- Ryder T.B., Tori W.P., Blake J.G., Loiselle B.A. & Parker P.G. (2010) Mate choice for genetic quality: a test of the heterozygosity and compatibility hypotheses in a lek-breeding bird. *Behavioral Ecology* **21**, 203-10.

- Saino N., Stradi R., Ninni P., Pini E. & Moller A.P. (1999) Carotenoid plasma concentration, immune profile, and plumage ornamentation of male barn swallows (*Hirundo rustica*). *American Naturalist* **154**, 441-8.
- Saks L., Ots I. & Horak P. (2003) Carotenoid-based plumage coloration of male greenfinches reflects health and immunocompetence. *Oecologia* **134**, 301-7.
- Salvador A., Veiga J.P., Martin J., Lopez P., Abelenda M. & Puerta M. (1996) The cost of producing a sexual signal: Testosterone increases the susceptibility of male lizards to ectoparasitic infestation. *Behavioral Ecology* **7**, 145-50.
- Sam R. Telford J.S.R. (2008) *Haemoparasites of the Reptilia: Color Atlas and Text*. Taylor & Francis, Inc.
- Sanz J.J. & Garcia-Navas V. (2011) Nest ornamentation in blue tits: is feather carrying ability a male status signal? *Behavioral Ecology* **22**, 240-7.
- Schall J.J. & Dearing M.D. (1987) Malarial Parasitism and Male Competition for Mates in the Western Fence Lizard, *Sceloporus-Occidentalis*. *Oecologia* **73**, 389-92.
- Schall J.J. & Sarni G.A. (1987) Malarial Parasitism and the Behavior of the Lizard, *Sceloporus-Occidentalis*. *Copeia*, 84-93.
- Schall J.J. & Staats C.M. (1997) Parasites and the evolution of extravagant male characters: Anolis lizards on Caribbean islands as a test of the Hamilton-Zuk hypothesis. *Oecologia* **111**, 543-8.
- Shine R., Olsson M.M., LeMaster M.P., Moore I.T. & Mason R.T. (2000) Are snakes right-handed? Asymmetry in hemipenis size and usage in gartersnakes (*Thamnophis sirtalis*). *Behavioral Ecology* **11**, 411-5.
- Smallridge C.J. & Bull C.M. (1999) Transmission of the blood parasite *Hemolivia mariae* between its lizard and tick hosts. *Parasitology Research* **85**, 858-63.
- Sorci G. (1996) Patterns of haemogregarine load, aggregation and prevalence as a function of host age in the lizard *Lacerta vivipara*. *Journal of Parasitology* **82**, 676-8.
- Stapley J. & Whiting M.J. (2006) Ultraviolet signals fighting ability in a lizard. *Biol Lett* **2**, 169-72.
- Steffen J.E. & McGraw K.J. (2007) Contributions of pterin and carotenoid pigments to dewlap coloration in two anole species. *Comparative Biochemistry and Physiology B-Biochemistry & Molecular Biology* **146**, 42-6.
- Stuart-Fox D.M., Moussalli A., Marshall N.J. & Owens I.P.F. (2003) Conspicuous males suffer higher predation risk: visual modelling and experimental evidence from lizards. *Anim Behav* **66**, 541-50.
- Trivers R.L. (1972) Parental investment and sexual selection.
- van Dongen S. (2006) Fluctuating asymmetry and developmental instability in evolutionary biology: past, present and future. *Journal of Evolutionary Biology* **19**, 1727-43.
- van Valen L. (1962) A study of fluctuating asymmetry. *Evolution* **16**, 125-42.
- Weatherhead P.J. (1994) Mixed Mating Strategies by Females May Strengthen the Sexy Son Hypothesis. *Anim Behav* **47**, 1210-1.
- Weatherhead P.J. & Robertson R.J. (1979) Offspring Quality and the Polygyny Threshold - Sexy Son Hypothesis. *American Naturalist* **113**, 201-8.
- Weiss S.L. (2006) Female-specific color is a signal of quality in the striped plateau lizard (*Sceloporus virgatus*). *Behavioral Ecology* **17**, 726-32.
- Welch A.M., Semlitsch R.D. & Gerhardt H.C. (1998) Call duration as an indicator of genetic quality in male gray tree frogs. *Science* **280**, 1928-30.
- Wikel S.K., Ramachandra R.N., Bergman D.K., Burkot T.R. & Piesman J. (1997) Infestation with pathogen-free nymphs of the tick *Ixodes scapularis* induces host resistance to transmission of *Borrelia burgdorferi* by ticks. *Infection and Immunity* **65**, 335-8.
- Zahavi A. (1975) Mate Selection - Selection for a Handicap. *J Theor Biol* **53**, 205-14.
- Zahavi A. (1977) Cost of Honesty - (Further Remarks on Handicap Principle). *J Theor Biol* **67**, 603-5.