

Eltérő életmenet stratégiájú egyedek kockázattvállaló viselkedésének vizsgálata a pusztai farkaspók (*Pardosa agrestis*, Westring, 1861) esetében

TDK dolgozat

Rádai Zoltán

(biológus MSc, II. évf.)

Debreceni Egyetem

Evolúciós Állattani és Humánbiológiai Tanszék

Debrecen, 2014

Konzulensek:

Dr. Barta Zoltán¹, Dr. Kiss Balázs²

¹ MTA-DE „Lendület” Viselkedésökológiai Kutatócsoport, Debreceni Egyetem, Debrecen

² MTA ATK Növényvédelmi Intézete, Budapest

Tartalomjegyzék

1. Összefoglalás	3
2. Bevezetés	4
2.1. Kohorsz szétválás a pusztai farkaspóknál	4
2.2. Életmenet jellegek és kohorszszétválás	5
2.3. A kockázatvállaló viselkedés vizsgálata	5
3. Anyagok és módszerek	7
3.1. Vizsgálati egyedek tartása	7
3.2. Kohorsz szétválás.....	7
3.3. Viselkedésvizsgálati módszerek	7
3.3.1. Potenciális zsákmánnyal szembeni viselkedés	7
3.3.2. Felfedezőkézség	8
3.4. Statisztikai analízis	8
3.4.1. Potenciális zsákmánnyal szembeni viselkedés	9
3.4.2. Felfedezőkézség	10
4. Eredmények	10
4.1. Kohorsz szétválás	10
4.2. Potenciális zsákmánnyal szembeni viselkedés	11
4.2.1. Potenciális zsákmánnyal szembeni viselkedés ismételhetősége	11
4.2.2. Különbségek az eltérő kohorszba tartozó egyedek potenciális zsákmánnyal szembeni viselkedésében	12
4.3. Felfedezőkézség	14
4.3.1. Felfedezőkézség ismételhetősége	14
4.3.2. Különbségek az eltérő kohorszba tartozó egyedek felfedezőkézségében	15
5. Eredmények értékelése	17
6. Irodalomjegyzék	20
7. Köszönetnyilvánítás	22

1. Összefoglalás

Az életmenet elmélet egyik érdekes esete az ún. kohorsz szétválás, amikor is az egyazon időben született egyedek eltérő életmenet stratégiák követése révén jelentős, pl. fejlődésbeli különbségeket mutatnak. Erre a jelenségre kiváló példa a pusztai farkaspók, mely az európai mezőgazdasági területek egyik domináns pókfaja. Ökológiájáról, életmenetéről számos publikáció szól, melyekben nagy hangsúlyt kap az egy szaporodási cikluson belül megfigyelhető ún. fakultatív második nemzedék megjelenése. A faj viselkedésökológiai vizsgálata újszerű megközelítést adhat ezen jelenség hátterének és adaptív értékének megértéséhez. Az életmenet elmélet alapján a negatív csereviszony a jelenlegi és jövőbeni szaporodás között viselkedésükben (pl. kockázatvállalás) eltérő egyedek megjelenéséhez vezethet, akár egy populáción belül is (Wolf et al., 2007). A pusztai farkaspókok esetében a két, jelentősen eltérő fejlődési sebességű kohorszba tartozó egyedek vagy a közeli- (tél előtt), vagy a távolabbi (áttelelést követő) jövőben történő szaporodásba fektetnek több erőforrást. A kohorsz szétválás jelenségének viselkedésbiológiai módszerekkel történő vizsgálatával arra kerestünk választ, hogy a két, eltérő fejlődési ütemű kohorszba tartozó egyedek viselkedése (felfedezőkézség, potenciális zsákmánnyal szembeni magatartás) jelentősen különbözik-e, valamint, ha igen, akkor a különbség időben is stabil-e. Eredményeink alapján úgy tűnik, hogy jelentős eltérés van a gyors és lassú fejlődésű egyedek kockázatviselő viselkedésében. A gyors fejlődésű egyedek nagyobb arányban támadták meg a rendelkezésre álló potenciális prédát, valamint a felfedezőkézség mérésére vonatkozó változók alapján átlagosan aktívabbak, felfedezőkésebbek voltak, mint lassan fejlődő társaik.

2. Bevezetés

2.1. Kohorsz szétválás a pusztai farkaspóknál

A pusztai farkaspók egy jól ismert, európai mezőgazdasági területeken, illetve egyéb, rendszeresen (pl. elárasztás után) megújuló, nyílt élőhelyeken élő faj (Kiss, 2003a). Autökológiája, valamint ökológiai és mezőgazdasági jelentősége jól ismert (Samu et al., 1999; Samu & Szinetár, 2002; Duelli et al., 1990; Nyffeler & Benz, 1988) ahogyan az is, hogy, a vele közel rokon, illetve ökológiai szempontok (fenológia, elfoglalt niche, stb.) alapján hasonló fajoktól valamelyest eltérő életmenet jellemzi (Kiss & Samu, 2005; Kiss, 2003b). A közel rokon fajok (pl. *Pardosa lugubris*, *P. hortensis*, *P. alacris*) egy éves, szigorúan sztenokrón fenológiájúak (Dondale, 1977; Toft, 1976). E fenológia típusra az jellemző, hogy a juvenilis, vagy szub-adult fejlődési stádiumban áttelelő egyedek a következő tavasszal ébrednek fel a téli hibernációból, és gyors iramban táplálkozni kezdenek, hogy minél hamarabb, pár vedlés után elérjék az ivarérett állapotot. Nyár elején általában már megtörténik az adult egyedek párosodása, és nyár közepére már az új pók generáció juvenilis egyedei első néhány vedléseiken is túl vannak – a szülőgeneráció egyedei eddigre javarészt elpusztulnak. Ezt követően a juvenilis fejlődését az őszi beköszöntével kezdetét vevő hibernáció szakítja meg átmenetileg, majd a ciklus kezdődik előlről, és az áttelelő egyedek fognak a következő nyáron szaporodni.

A pusztai farkaspók életmenete valamelyest eltér ezen egy éves fenológiától, ugyanis az év második felére (augusztus közepe – szeptember eleje) a nyáron kikelt egyedek egy része már eléri az ivarérett kort és még a tél beállta előtt szaporodik (Kiss & Samu, 2005; Kiss, 2003b). Ez az ún. kohorsz szétválás jelensége: az egyazon kokonból származó egyedek egy része – testvéreikhez viszonyítva – jelentősen gyorsabb fejlődési sebességet mutat és átlagosan kevesebb vedlés révén válik kifejlett példánnyá. Ezek a gyors fejlődésű egyedek még a nyár vége előtt ivarérettek lesznek és szaporodnak. Áttelelni ezek a pókok már nem fognak (az őszi végéig elpusztulnak), ellenben a tőlük származó juvenilis pókok igen. Ez a fakultatív második nemzedék tehát egy két juvenilis csúcsú fenológiát eredményez.

Noha ez a jelenség a pusztai farkaspók esetében jól leírt, és több ízben (mind természetes, mind mesterséges körülmények közt is) tanulmányozták (Kiss, 2003a; Kiss, 2003b; Kiss & Samu, 2005), számos kérdés vár még megválaszolásra hátterét, funkcióját, adaptív értékét és az egyedek életmenetére, viselkedésére gyakorolt hatását illetően. Jelen dolgozat ez utóbbi szemszögből foglalkozik a pusztai farkaspókkal és a kohorsz szétválás jelenségével. A kutatómunka elsődleges kérdése az volt, hogy tapasztalható-e konzisztens viselkedésbeli különbség az eltérő fejlődési sebességű kohorszok egyedei között?

2.2. Életmenet jellegek és kohorsz szétválás

A különböző életmenet stratégiájú egyedek a rendelkezésükre álló, limitált erőforrásokat (pl. táplálék) eltérő módon fektetik be életmenet jellegeikbe. Mivel minden egyed saját szaporodási sikerének maximalizálására törekszik, amennyiben jelentős eltérések vannak abban, hogy milyen a jövőben várható szaporodási sikerük, eltéréseket kell, hogy tapasztaljunk a különböző életmenet jellegekbe fektetett erőforrások arányában. Azon egyedek, amelyek a jövőben várhatóan nagyobb szaporodási sikerre számíthatnak, kevésbé fogják kockáztatni erőforrásaikat, amíg időben a lehető legközelebb nem kerülnek az „ideális” szaporodási eseményhez. A pusztai farkaspókok különböző fejlődési sebességéből eredően eltérések lehetnek az egyedek várható szaporodási sikerében, hiszen bizonyos egyedek várhatóan már a nyáron szaporodni fognak, mások viszont mielőtt még elérik az ivarérett stádiumot, túl kell, hogy éljék a nyarat, valamint az áttelelést (amely más *Pardosa* fajok esetében is meglehetősen nagy mortalitással jár (pl.: Edgar, 1971)). Így a két kohorszba tartozó egyedek kockázatvállaló viselkedésében is eltéréseket várhatunk, hiszen, míg a gyors fejlődésű egyedeknek esélye sem lesz a következő szezonban szaporodni (mivel ősz végére elpusztulnak), mindenképp szaporodniuk kell még az adott évszakban. Ezzel szemben a lassan fejlődők számára fontosabb lehet a tartalék tápanyagok felhalmozása, a kockázatos helyzetek elkerülése, lévén, hogy ők viszont át kell, hogy teljenek ahhoz, hogy elérjék a szaporodóképes kort. Röviden úgy is megfogalmazhatjuk, hogy a gyors fejlődésűeknek feltehetőleg időegységre vonatkoztatva több esetben kell kockáztatniuk ahhoz, hogy a rendelkezésükre álló rövidebb idő alatt megszerezzék az adulttá váláshoz és szaporodáshoz szükséges táplálékot. Szintén nagyon fontos, hogy a rövidebb várható élettartam általában a nagyobb kockázatvállalási hajlandósággal párosul (Wang et al., 2009).

Összefoglalva az életmenet elmélet alap téziseiből kiindulva azt várjuk, hogy a gyorsan fejlődő (még születésük évében ivaréretté váló, majd el is pusztuló) egyedek lényegesen kockázatvállalóbb viselkedést mutatnak.

2.3. A kockázatvállaló viselkedés vizsgálata

Számos kutatás központi kérdését képezte már, hogy különböző egyedek kockázatvállaló viselkedését milyen tényezők befolyásolják (van Oers et al., 2004; Sinn et al., 2008), illetve, hogy az adott kockázatvállaló viselkedéstípus (viselkedési szindróma) milyen hatással bírhat az egyedek életmenetére (Biro et al., 2005; Biro & Stamps, 2008; Wang et al., 2008), és/vagy egy faj autökológiájára (Møller & Garamszegi, 2012). A viselkedési szindrómák interindividuais-varianciája adaptív értékének vizsgálata igen nagy hangsúlyt kapott a közelmúltban, és több, egyedekre vonatkozó szomatikus (pl. testméret) és viselkedésbeli (pl. temperamentum) jelleg

esetében sikerült kimutatni, hogy nem csupán eltérő viselkedési szindrómákkal hozhatók összefüggésbe, hanem az egyedek szaporodási sikerét is nagy mértékben befolyásolják (Sih et al., 2004). A populációkon belül megjelenő különböző életmenet stratégiák kockázatvállaló viselkedésre gyakorolt hatásának vizsgálatai is jelentős figyelmet kaptak (Mathot et al., 2012). Több esetben került kimutatásra, hogy az egyedek kockázatvállaló viselkedése a viselkedési szindrómákhoz köthető, azaz az egyedek „bátorsága” több életmenet-kontextus között is kapcsoltságot mutat (Johnson & Sih, 2007, Gyuris et al., 2012). Nem ellentétesek ezzel azon kutatások eredményei, melyekben a kockázatvállalás mértékét kontextustól függőnek (vagy domén specifikusnak) találták (van Oers et al., 2005) – ezek a vizsgálatok hozzájárultak ahhoz, hogy egy árnyaltabb, kifinomultabb képet kapjunk az állati viselkedés és az életmenet kapcsolatáról. Az állati viselkedés és eltérő életmenet stratégiák összefüggéseinek kutatása révén fény derült azon jelenség adaptív értékére is, melyben különböző egyedek különböző módon próbálnak egyensúlyt találni a jelen és jövőbeli szaporodás között (Wolf et al., 2007; Gyuris et al., 2011).

Jelen kutatás megtervezésekor és kivitelezésekor olyan vizsgálatokat vettünk alapul, melyekben elsősorban a táplálkozási- és felfedező viselkedés kontextusaiban került megfigyelésre az egyedek kockázatvállaló viselkedése. Ezen is belül nagy hangsúlyt kapott az egyedek közti variancia és a variánsok reprodukív értéke (Réale et al., 2000; Johnson & Sih, 2007). Továbbá olyan helyzetekben, ill. módszerekkel igyekeztünk mérni a pókok viselkedését, amelyek ökológiailag relevánsak a pusztai farkaspók esetében, tehát törekedtünk arra, hogy a természetben is megfigyelhető viselkedést vizsgáljunk. A faj autökológiáját részletező, illetve a más fajokkal végzett viselkedésökológiai vizsgálatokat bemutató szakirodalom alapján két módszer került kiválasztásra: a potenciális zsákmánnyal szembeni, valamint az új környezetben mutatott felfedező viselkedés vizsgálata. Egyfelől azért, mert ezen vizsgálati módszerek – a viselkedési szindrómák elmélete alapján – hitelesen reprezentálják az egyedek kockázatvállaló hajlandóságát, illetve más kutatásokban is igazolást nyert a korreláció közöttük (van Oers et al., 2004; Pruitt et al., 2008). Másfelől mindkét vizsgálati módszer a pusztai farkaspók aktív, ún. „sit-and-move” („ül-és-mozog”) táplálék (és pár-)keresési viselkedésén alapszik (részletesen: 3.3. *Viselkedésvizsgálati módszerek*). Előbbi esetben azt vizsgáltuk, hogy a különböző nagyságú és viselkedésű potenciális zsákmányállatokkal szemben milyen magatartást mutatnak a pókok. A felfedezőkézség vizsgálatakor a pókok új környezetben mutatott viselkedését figyeltük, mely ugyancsak lényeges, ha a faj ökológiáját szem előtt tartjuk (a pókok felfedezőkézségének mértéke ugyanis hatással lehet fitnessükre, pl. a táplálékszerzés, vagy párkeresés kontextusain keresztül). Nem mellékesen pedig az aktív mozgást végző állatok vizsgálatában ezen vizsgálati metódus igen elterjedt (pl. Verbeek, 1994; Gyuris et al., 2011; Gyuris et al., 2012).

3. Anyagok és módszerek

3.1. Vizsgálati egyedek tartása

A kutatómunka során huszonöt, már laboratóriumban kelt és nevelkedett egyedet vizsgáltunk, melyek két kokonból (anyától) származtak (az egyes anyától 12, kettes anyától 13 egyed). Minden egyed külön volt tartva, ~24 cm² alapterületű műanyag dobozokban. Ezekben *ad libitum* víz (folyamatosan nedvesen tartott vattapamacsok) és táplálék (amíg a juvenilisek nagyon kicsik voltak, ugróvillások, később röpképtelen muslicák) állt az egyedek rendelkezésére, illetve búvóhelyként is szolgáló tereptárgyak (tojástartó karton darabok) is biztosítva voltak. Az állatokat természetes (júliusig növekvő, majd július elejétől csökkenő) nappalhosszúságon és 23°C (éjjel) – 29°C (nappal) hőmérsékleten tartottuk.

3.2. Kohorsz szétválás azonosítása

Annak meghatározására, hogy valóban megfigyelhető-e az egyedek fejlődési sebességében egy éles elválás, két módszer adott alapot. Egy felől a viselkedés vizsgálatok elvégzését követően, szeptember elején lemértük az elkábított majd fixált állatok előtestének szélességét és hosszúságát. Az állatok méretéből adódóan a pontos méréshez digitalizált felvételeken történt a méret meghatározás, az ImageJ nevű szoftverrel (Rasband, ver. 1.46a, 2014). Emellett az egyedek genitália-morfológia vizsgálata alapján határoztuk meg, hogy adult, vagy juvenilis fejlődési stádiumban voltak-e. Az előtest mérését a huszonötből csak húsz egyeddel tudtuk elvégezni – hogy kontrollálni tudjunk az egyedek fejlődési idejére, egy időpontban kellett lemérnünk mindegyik egyedet, ám a mérés idejére négy egyed már korábban elpusztult, egy pedig a negyedik tesztkör ideje alatt szökött meg.

3.3. Viselkedésvizsgálati módszerek

A két viselkedésvizsgálati módszer négy alkalommal került kivitelezésre; július és augusztus hónapokban 2-2 vizsgálattal. Az egyes hónapokon belül a vizsgálatok között öt nap, a két hónap között három hét késleltetést alkalmaztunk.

3.3.1. Potenciális zsákmánnyal szembeni viselkedés

Ezen módszer alkalmazásával azt kívántuk mérni, hogy miként viselkednek a különböző egyedek adott nagyságú, potenciális zsákmány megjelenésekor. Itt megjegyzendő, hogy, bár a metódus megnevezésében a „zsákmány” szót használjuk, nem zárhatjuk ki, hogy a vizsgálat során a pókok zsákmány helyett ragadozónak (vagy bármi másnak) vélték – ezért a „potenciális” előtag. Így ugyanis ökológiai szempontból könnyebben megfogható a vizsgálat, mivel – függetlenül attól, hogy *mi* minek szánjuk – a vizsgált pókok percepciója határozza meg, hogy miként élik meg a szituációt. Valódi zsákmányállat helyett mesterséges célpontokat alkalmaztunk: fekete vattapamacsokat,

damilra rögzítve. Kétféle célpont mérettel dolgoztunk; egy, a pókoknál kisebb, valamint egy velük azonos méretűvel. A vizsgálati módszer során a pókok egyesével egy $\sim 200 \text{ cm}^2$ alapterületű műanyag dobozba kerültek. Ezen dobozokat minden egyed vizsgálatát követően kitisztítottuk. A teszt-dobozba való behelyezés után, egy percet hagytunk az egyedeknek, hogy akklimatizálódjanak az új környezethez. Ezután a különböző méretű ál-prédák prezentálása következett, két módon: egyszer vizuálisan (azaz a mesterséges zsákmány pók elé tartása, $\sim 1 \text{ cm}$ -es távolságban, legfeljebb 10 másodpercig), majd egyszer mechanikusan (mely során az ál-préda a pók valamely hátsó lábához ért). A vizsgált egyed reakcióit feljegyeztük, mely alapján három válasz-típusba csoportosíthattuk azokat: támadó (mikor a pók megpróbálta elejteni a mesterséges zsákmányt), passzív (a vizsgált egyed mozdulatlan maradt) és kitérő (elfutott a zsákmány elől). A későbbi elemzéshez a reakciókat pontozással rögzítettük: támadás – 3; passzív viselkedés – 2; menekülés – 1.

3.3.2. Felfedezőkézség

A felfedezőkézség vizsgálatára egy ún. explorativitás-arénát alkalmaztunk, mely a pókok új környezetben mutatott felfedező viselkedésének felvételét tette lehetővé. Ez az aréna egy 20 cm átmérőjű üveg petri-csésze volt, melybe minden vizsgálat során öt, piros műanyag kupakot helyeztünk – ezek voltak az ún. új tereptárgyak (szakirodalomban „novel objects”). Az egyes vizsgálatok alkalmával a pókokat egyesével helyeztük be ezen arénába, majd öt percig kamerával rögzítettük mozgásukat. Az aréna-ként szolgáló petri-csésze minden felvétel után tisztításra került. Később a felvételeket képekre bontottuk (másodpercenként egy képet véve), és az ImageJ (Rasband, ver. 1.46a, 2014) szoftver segítségével egy kétdimenziós koordináta-rendszerben számszerűsítettük a pókok mozgását, a vizsgált képkockán való aktuális tartózkodási helyük rögzítésével.

3.4. Statisztikai analízis

A viselkedésvizsgálatokból származó adatok feldolgozása során két dolgot vizsgáltunk. Először azt teszteltük, hogy milyen szintű az adott vizsgálati módszer ismételhetősége, azaz van-e szignifikáns összefüggés a különböző ismétlésekben mért adatok között (minden változót külön vizsgálva). Következően azt vizsgáltuk, hogy van-e statisztikailag alátámasztható különbség a különböző (gyors és lassú fejlődésű) kohorszokba tartozó egyedek viselkedési változóinak értékeiben, tehát jelentős kapcsolat van-e a fejlődési sebesség és a különböző kontextusokban megfigyelt viselkedések között.

Az analízisek során négy esetben a viselkedési változók „NA” értékeket kaptak – ennek oka az volt, hogy az utolsó tesztkör előtt három egyed is elpusztult, illetve a második tesztkörben egy egyed a

vizsgálatok ideje alatt vedlett. A vizsgált egyedszám tehát az alábbi módon oszlott meg a négy tesztkörben; 1. tesztkör: 25, 2. tesztkör: 24, 3. tesztkör: 25, 4. tesztkör: 22.

Az analízisek elvégzéséhez az R-Studio statisztikai környezetet használtuk (RStudio ver. 0.98.501, 2013; R Core ver. 3.0.2, 2013).

3.4.1. Potenciális zsákmánnyal szembeni viselkedés

A potenciális zsákmánnyal szembeni viselkedés vizsgálata során minden egyed esetében négy változót alkalmaztunk:

Változó neve	Jelentés
Kis vizuális	Viselkedés a póknál kisebb méretű préda vizuális prezentálásakor
Kis mechanikai	Viselkedés a póknál kisebb méretű préda mechanikai prezentálásakor
Nagy vizuális	Viselkedés a pókkal megegyező méretű préda vizuális prezentálásakor
Nagy mechanikai	Viselkedés a pókkal megegyező méretű préda mechanikai prezentálásakor

Mindegyik változó háromféle értéket vehetett fel: 1, 2, vagy 3 (magyarázat: 3.3.1. *Potenciális zsákmánnyal szembeni viselkedés*). Ezen változók ismételtettségét (illetve az egyedeken belüli és egyedek közti variancia viszonyát) a Kendall-féle konkordancia-analízissel teszteltük. Az eltérő fejlődési sebességű egyedek támadókészségbeli eltéréseinek azonosítására a különböző kohorszokba való tartozás hatását is teszteltük, általánosított lineáris kevert modelleket alkalmazva. Ezen modellekben a fentiekben említett négy változót átalakítottuk úgy, hogy bináris értékeket (0 és 1, ahol 0 = nem történt támadás; 1 = támadó viselkedés volt megfigyelhető*) vegyenek fel, majd ezeket vizsgáltuk, mint függőváltozókat. A függőváltozók természetéből fakadóan binomiális kevert modelleket alkalmaztunk. Magyarázóváltozóként a fejlődési sebességet (pontosabban a különböző fejlődési sebességű kohorszba való tartozást, mint faktort), valamint a tesztkörök számát (mint faktort) vettük. A modellekben egyidejűleg a pókok egyedi azonosítójára és az anyapók azonosítójára is kontrolláltunk random faktorként beépítve a modellbe azokat („nested case-control”).

* Az eredetileg használt 1-2-3-as pontozásból az 1-es és 2-es pontok felelnek meg a 0-nak, a 3-as pedig az 1-nek.

3.4.2. Felfedezőkészség

A felfedezőkészség-vizsgálatból származó adatok elemzése során négy változót vizsgáltunk:

Változó neve	Jelentés
Átlagos lépéshossz	A két megállás közt megtett távolságok átlaga
Össz. lépéstáv	A vizsgálat alatt összesen megtett távolság
Nyugalmi idő	Összes mozgás nélkül töltött idő
Átlagos mozgási idő	Folyamatos mozgással töltött időintervallumok átlaga

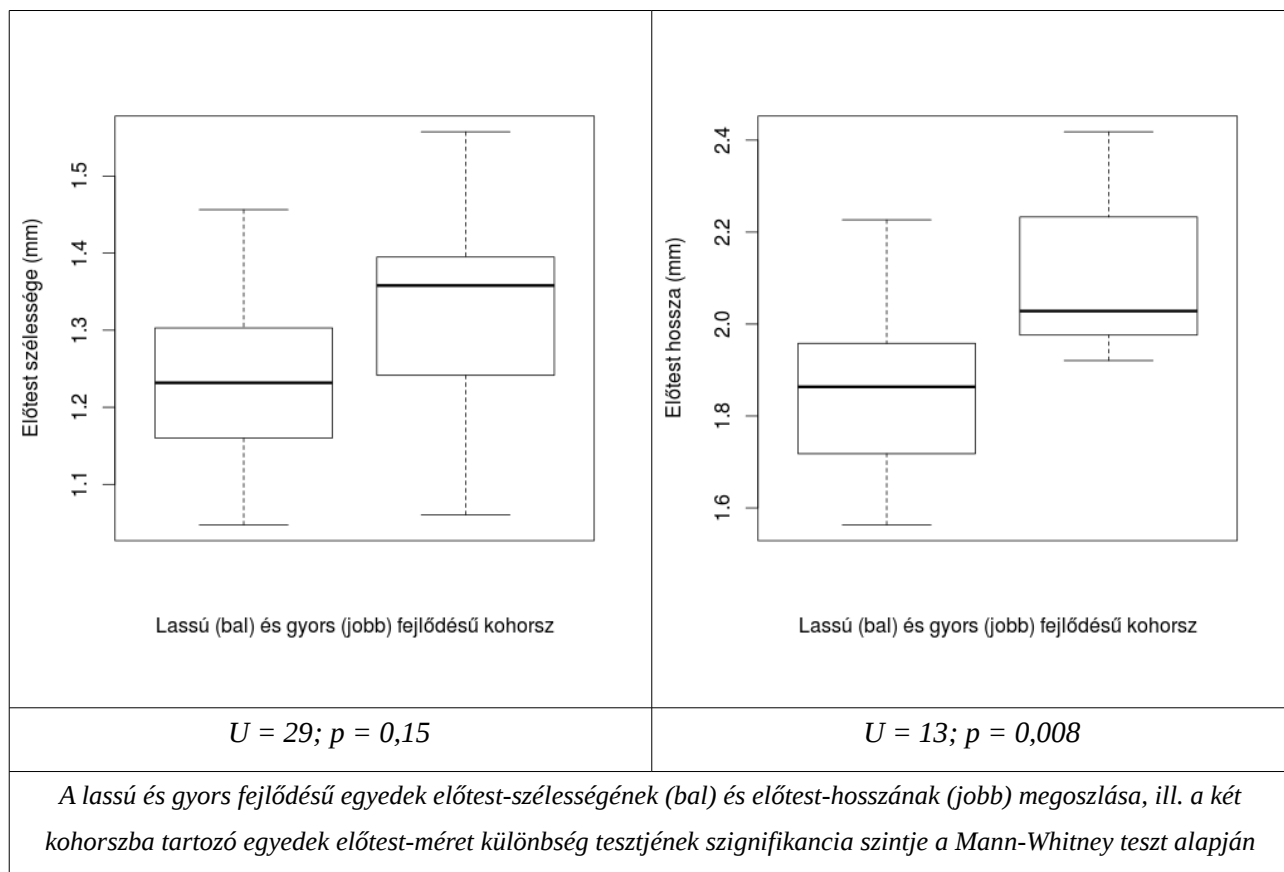
Minden egyes változó esetében teszteltük, hogy mennyire vannak összhangban a pókok különböző tesztkörökben produkált értékei. A felfedezőkészséghez tartozó változók eredményeinek ismételhetőségét szintén a Kendall-féle konkordancia-analízissel vizsgáltuk. Annak elemzésére, hogy van-e szignifikáns eltérés a különböző kohorszokba tartozó egyedek esetében mért változók értékeiben, lineáris kevert modelleket alkalmaztunk. A modellekben az egyes felfedezőkészség vizsgálati változókat elemeztük válasz- (függő-) változókként, míg magyarázóváltozóként a pókok fejlődési sebességének csoportját (lassú, vagy gyors – faktorként kezelve) és a tesztkörök számát használtuk (szintén faktorként). A modellek által mutatott reziduális eloszlások normalizálása érdekében egyes változókat transzformáltuk:

Változó neve	Transzformáció (x = változó)
Átlagos lépéshossz	$\log_{10}(x+10)$
Össz. lépéstáv	$\sqrt{x}$
Nyugalmi idő	$\log_{10}(300-x)$
Átlagos mozgási idő	-

4. Eredmények

4.1. Kohorsz szétválás

A viselkedésvizsgálatok végére a pókok nagyjából fele (12 egyed – 5 pók az egyes, 7 pók pedig a kettes anyától) elérte az ivarérett állapotot. Az analízisek során ezen, ivaréretté vált egyedeket kezeltük gyors fejlődésűek-ként. Az egyedek genitália-morfológiája alapján egyértelműen elkülöníthetők voltak a még nem ivarérett pókoktól – az ivarérett állapotot el nem érő egyedeket kezeltük lassú fejlődésűek-ként. A lassú, illetve gyors fejlődésű kohorszba tartozó egyedek között az előtest méretében is jelentős különbségek voltak.



A fejlődési sebesség eltéréséből adódó különbség eredményeként létrejövő kohorsz szétválás tehát megerősítést nyert. Természetesen ez egy jól megfigyelt és leírt jelenség, de vizsgálatunk akkor nyeri el csupán értelmét, ha mesterséges (de közel természetes) körülmények között is meg tudjuk figyelni.

4.2. Potenciális zsákmánnyal szembeni viselkedés

4.2.1. Potenciális zsákmánnyal szembeni viselkedés ismételhetősége

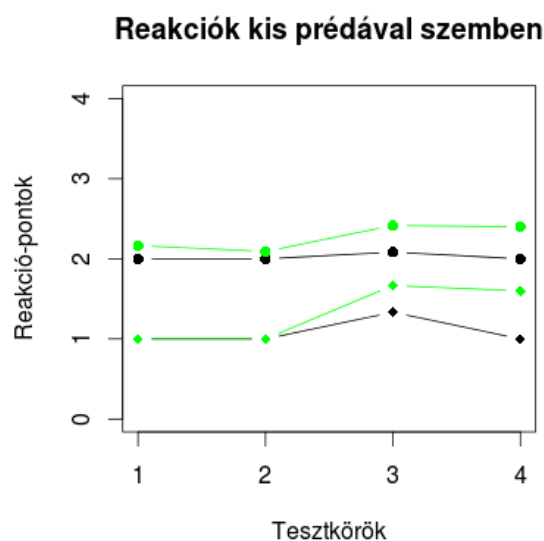
A potenciális zsákmánnyal szembeni viselkedés vizsgálatából származó adatok ismételhetőségének, ill. az egyedi viselkedés konzisztens voltának vizsgálata a Kendall-féle konkordancia-analízissel nem minden változó esetében mutatott ismételhető eredményt – a konkordancia-analízis egy változónál eredményezett jelentős egyetértést a négy teszt körben mért adatokra:

Változó	W	p
Kis vizuális	0,2	0,77
Kis mechanikai	0,26	0,6
Nagy vizuális	0,37	0,03*
Nagy mechanikai	0,32	0,18
<i>A potenciális zsákmánnyal szembeni viselkedés vizsgálata során rögzített változók Kendall-féle konkordancia-analízis révén kapott W- és p-értékei</i>		

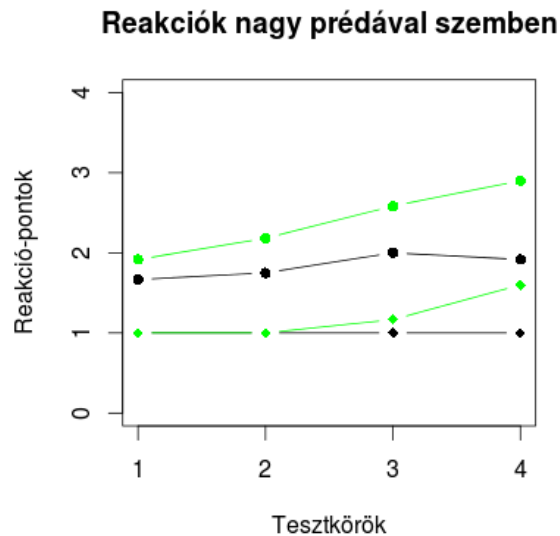
Az eredmények alapján a vizsgált pókok a mesterséges prédával szembeni reakcióiban nem, vagy csak kis mértékben voltak konzisztensek. Valójában valamennyi változó ismételtető volt azon értelemben, hogy az egyes pókok – az esetek túlnyomó részében – a különböző ismétlések során konzisztensek maradtak viselkedésükben (ugyanazon reakciókat mutatták mind a négy teszt alkalom során), ám a vizsgálati populáción belüli (azaz egyedek közti) variancia jelentősen kisebb volt, mint az egyeden belüli. Ez azt jelenti, hogy, noha az egyes egyedek túlnyomó részt konzisztens módon viselkedtek (tehát egy egyed egyazon ingerre többnyire ugyanazon válaszreakciót mutatta), a különböző egyedek közt nem volt jelentős különbség.

4.2.2. Különbségek az eltérő kohorszba tartozó egyedek potenciális zsákmánnyal szembeni viselkedésében

A potenciális zsákmányokkal szemben mutatott viselkedések vizualizálása révén láthatunk némi trend-szerűséget abban, hogy mely fejlődési sebességű egyedek átlagosan milyen reakciókat mutattak:



A kis prédával szemben mutatott reakció-pontok átlagai – fekete: lassú fejl., zöld: gyors fejl., rombusz: mechanikai préda prezentálás, kör: vizuális préda prezentálás



A nagy prédával szemben mutatott reakció-pontok átlagai – fekete: lassú fejl., zöld: gyors fejl., rombusz: mechanikai préda prezentálás, kör: vizuális préda prezentálás

Ez azt szemléltetni, hogy a gyors fejlődésű kohorszban átlagosan (ha nem is sokkal, de) több a támadó viselkedést mutató egyed. Ezen ábrázolások alapján az idő előrehaladtával egyre fokozódó különbségek jelennek meg a gyors és lassú fejlődésű egyedek átlagos reakciópontjaiban. Lévén, hogy a pontok aszerint növekednek, ahogy a vizsgált egyedek egyre támadókészebbek a prezentált prédával szemben, valamint a gyors fejlődésű egyedeknél ezen pontok átlagos emelkedését látjuk, úgy tűnik, hogy a gyors fejlődésű kohorsz egyedei az idő előrehaladtával átlagosan bátrabbak, támadókészebbek lesznek, mint lassan fejlődő társaik.

Annak vizsgálatkor, hogy az egyik kohorszba való tartozás valószínűsíti-e a támadó viselkedés megjelenést, jelentős összefüggést találtunk a fejlődési sebesség és a vizuálisan prezentált potenciális zsákmánnyal szembeni támadókészség között (kis méretű vizuálisan prezentált prédánál: $z = 2,67$; $p = 0,008$; nagy méretű vizuálisan prezentált prédánál: $z = 3,08$; $p = 0,002$). A mechanikailag bemutatott potenciális zsákmánnyal szemben mutatott támadókészség és a különböző kohorszokba tartozás között nem találtunk azonban összefüggést. Amennyiben a modellbe additív módon beillesztettük magyarázóváltozóként a tesztkörök számát, mint faktort, a fejlődési sebesség tekintetében hasonló eredményeket kaptunk (csak a vizuális prezentáció során volt szignifikáns hatása: kis préda esetén $z = 2,67$; $p = 0,008$; nagy préda esetén $z = 3,09$; $p = 0,002$). Maguk a tesztkörök nem mutattak szignifikáns hatást a vizsgált változókra.

Az alacsony alkalmazott mintaszám értéke miatt nem tudtuk tesztelni interakciós modellekkel, hogy van-e kölcsönhatás a különböző kohorszba való tartozás és az idő előrehaladása hatásai között.

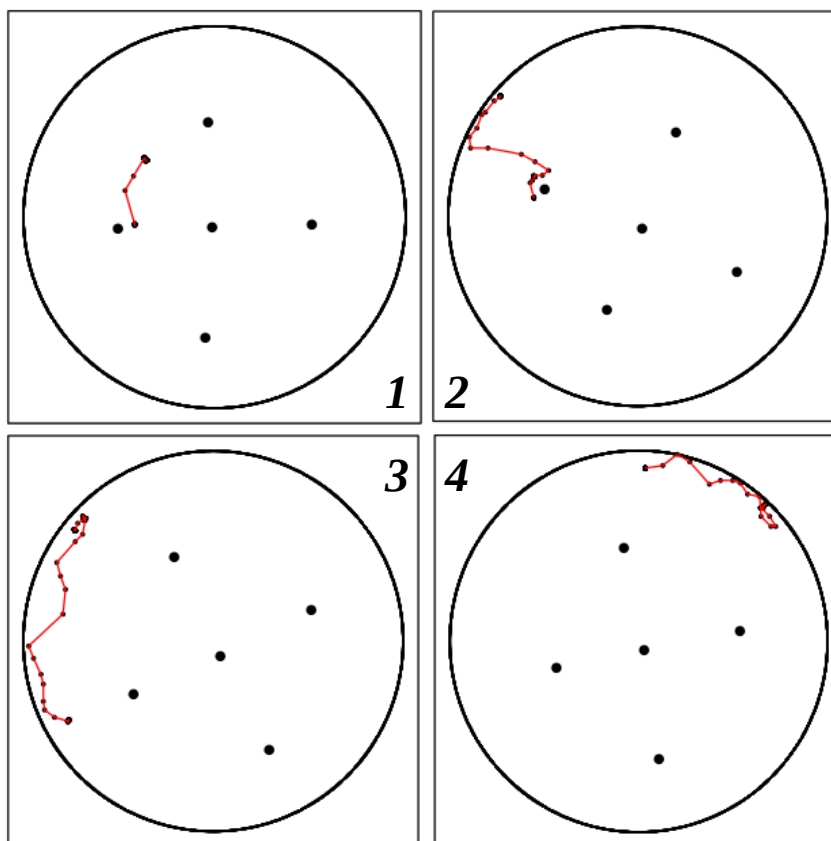
Ezáltal nem tudtuk tesztelni, hogy a kohorszok közt fellépő különbségek mindössze az egyedfejlődési stádiumból erednek-e, vagy az eltérő életmenet-stratégiákból.

4.3. Felfedezőkézség

4.3.1. Felfedezőkézség ismételhetősége

A felfedezőkézség vizsgálata során valamennyi változó szignifikánsan repetábilisnak bizonyult, tehát a vizsgált viselkedésvizsgálati változók jelentős ismételhetőséget mutatottak a Kendall-féle konkordancia analízis alapján.

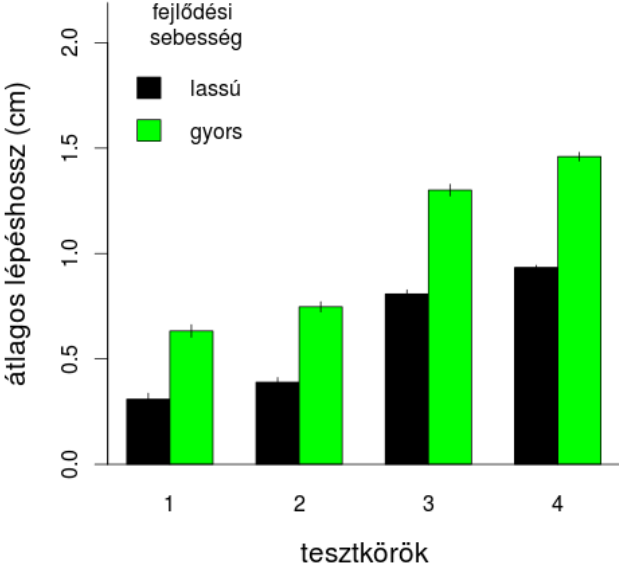
Változó neve	W	p-érték
Átlagos lépéshossz	0,45	0,003*
Össz. lépéstáv	0,42	0,005*
Nyugalmi idő	0,37	0,04*
Átlagos mozgási idő	0,39	0,02*
<i>A Kendall-féle konkordancia analízisekből származó W- és p-értékek</i>		

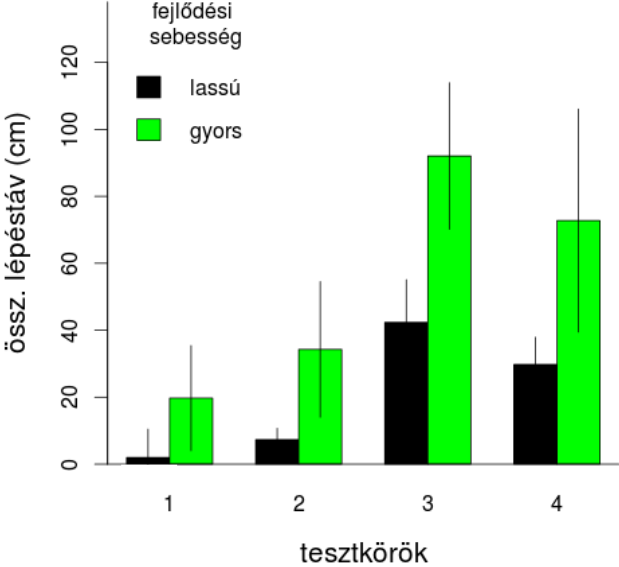


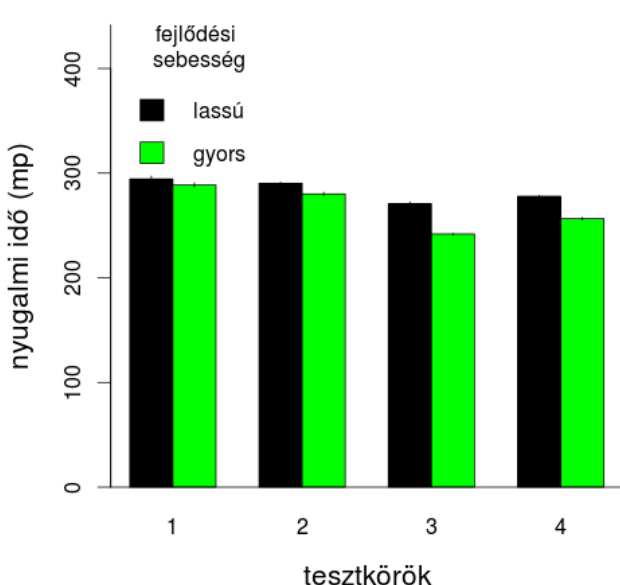
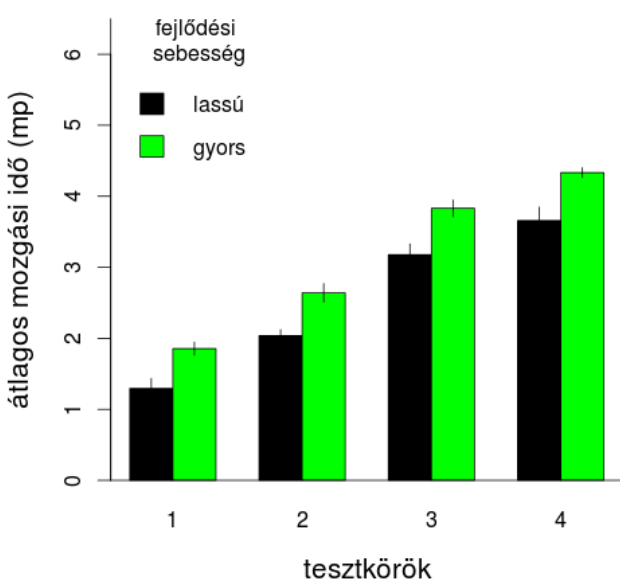
Egy vizsgált pók mozgásmintázata a négy tesztkörön keresztül

4.3.2. Különbségek az eltérő kohorszba tartozó egyedek felfedezőkészségében

Az eltérő fejlődési sebességű kohorszokba tartozó egyedek közti konzisztens különbségek keresésekor a következő eredményeket kaptuk az additív modellek alapján:

Átlagos lépéshossz		Magyarázóváltozók	t	p
	3. tesztkör	4,02	0,0002	
	4. tesztkör	4,65	<0,0001	
	Fejlődési sebesség	3,07	0,005	
		Ábra: a fejlődési sebesség hatása az átlagos lépéshossz nagyságára a négy tesztkörben a vizsgált modellt alkalmazva; a fekete szín a lassan fejlődőket, a zöld színe gyorsan fejlődőket reprezentálja		

Össz. lépéstáv		Magyarázóváltozók	t	p
	3. tesztkör	4,75	<0,0001	
	4. tesztkör	3,67	0,0004	
	Fejlődési sebesség	3,11	0,005	
		Ábra: a fejlődési sebesség hatása az összesen megtett távolságok nagyságára a négy tesztkörben a vizsgált modellt alkalmazva; a fekete szín a lassan fejlődőket, a zöld színe gyorsan fejlődőket reprezentálja		

Nyugalmi idő		
 fejlesztési sebesség ■ lassú ■ gyors nyugalmi idő (mp) tesztkörök	Magyarázóváltozók	t p
	3. tesztkör	4,99 <0,0001
	4. tesztkör	4,02 0,0001
	Fejlődési sebesség	2,13 0,04
Ábra: a fejlődési sebesség hatása az összesen mozdulatlanul töltött idő nagyságára a négy tesztkörben a vizsgált modellt alkalmazva; a fekete szín a lassan fejlődőket, a zöld színe gyorsan fejlődőket reprezentálja		
Átlagos mozgási idő		
 fejlesztési sebesség ■ lassú ■ gyors átlagos mozgási idő (mp) tesztkörök	Magyarázóváltozók	t p
	3. tesztkör	3,94 0,0002
	4. tesztkör	4,65 <0,0001
	Fejlődési sebesség	1,33 0,2
Ábra: a fejlődési sebesség hatása az átlagos mozgással töltött idő nagyságára a négy tesztkörben a vizsgált modellt alkalmazva; a fekete szín a lassan fejlődőket, a zöld színe gyorsan fejlődőket reprezentálja – jelen ábrázolás (tehát a használt modell predikciói a fejlődési sebesség hatását illetően) a megfigyelt megoszlástól jelentősen eltér		

Mikor a modellekben a két magyarázóváltozó közti interakciót teszteltük (hogyan kontrolláljuk a fejlődési stádiumok befolyásoló hatására), egyik esetben sem találtunk szignifikáns hatásokat ($p > 0,05$), sem az interakciót, sem pedig az egyes magyarázóváltozókat illetően.

Összesítve tehát a mozgási idők átlagára vonatkozó változók kivételével a felfedezőkészség vizsgálati változók eredményére jelentős hatást gyakorol az, hogy az egyedek milyen fejlődési sebességű kohorszba tartoznak. Szintén jelentős befolyásoló erővel bír a tesztkörök száma (mind a négy változó esetében).

5. Eredmények értékelése

A vizsgálatok megkezdésekor feltételezésünk az volt, hogy a gyors fejlődésű egyedek jelentősen eltérnek viselkedésükben lassú fejlődésű társaiktól, még hozzá magasabb kockázatvállaló viselkedésük révén. A vizsgált változókra levetítve ez azt jelentette, hogy a potenciális zsákmánnyal szemben a gyorsan fejlődő egyedek nagyobb arányban, gyakrabban fognak támadó viselkedést mutatni – azaz reakció-pontjaik átlagosan magasabbak lesznek. A felfedezőkészség-vizsgálatban foglalt változóknál azt vártuk, hogy a gyors fejlődésű egyedek átlagos lépéshossza, megtett távolsága, és az átlagos mozgással töltött ideje nagyobb, míg a nyugalmi (tehát a mozdulatlanul töltött) idő kisebb lesz a lassan fejlődőkéhez képest. Feltételezésünk szerint ezen különbségek már a juvenilis korban megfigyelhetők kell, hogy legyenek. Eredményeink megerősíteni látszanak ezen feltételezéseinket.

A statisztikai analízisek alapján mindkét viselkedésvizsgálati metódus (potenciális zsákmánnyal szembeni viselkedés és felfedezőkészség) esetében megfigyelhetők voltak olyan változók, melyek értékei jelentős egyeden belüli egyetértést, ugyanakkor egyedek közötti varianciát mutattak a négy tesztkörben, és így konzisztens egyedi különbségek voltak megfigyelhetők a pókok viselkedésében.

A potenciális zsákmánnyal szembeni viselkedés vizsgálata során csak a pókokkal megegyező méretű mesterséges préda vizuális prezentálását követő reakciók bizonyultak konzisztensnek a négy tesztkörön keresztül. A – különböző méretű és prezentáltságú – zsákmányokkal szembeni reakciókat képviselő pontszámok átlaga az idő előrehaladtával mindegyik változó esetében azt a trend-szerűséget mutatja, hogy a gyors fejlődésű pókok körében egyre gyakoribb lesz a támadó viselkedés.

A vizsgált modellek alapján a vizuálisan prezentált prédákkal szemben a gyors fejlődésű egyedek jelentősen nagyobb támadókészséget mutattak, mint lassan fejlődő társaik, ám a mechanikailag prezentált zsákmánnyal szembeni viselkedésükre már nem volt jelentős hatással az, hogy melyik fejlődési sebességű kohorszba tartoznak. A magasabb szintű támadókészség a gyors fejlődésű

egyedek esetében nem volt állandó a négy tesztkör alatt. Eredményeink azt sugallják, hogy a támadó viselkedés fokozódására jelentős hatással volt az idő előrehaladása is. Lévén, hogy a két kohorsz egyedei ugyanazon időintervallum alatt igen eltérő ütemben fejlődnek (kevesebb idő telik el két vedlés között, valamint átlagosan kevesebb vedlés is szükséges az ivarérett stádium eléréséhez), figyelembe kell vennünk annak lehetőségét, hogy a két kohorszba tartozó egyedek esetében megfigyelt viselkedésbeli különbség nem csupán az eltérő életmenet stratégiák eredménye, hanem a jelentős, egyedfejlődési stádiumbeli különbség is jelentős hatással bír rá. Ennek tesztelésére ezen módszer esetén nem volt lehetőségünk.

A felfedezőkézség vizsgálatát illetően valamennyi vizsgált változó esetében szignifikáns ismételhetséget tapasztaltunk. Mikor az eltérő fejlődési sebességű egyedeket hasonlítottuk össze az idetartozó változók szemszögéből, azt találtuk, hogy a fejlődési sebesség jelentős hatással van a különböző változókra. Feltételezéseinkkel összhangban, az átlagos lépéshosszok, az összesen megtett távolságok és a mozgással töltött időintervallumok nagysága esetében a gyorsan fejlődő egyedek többnyire magasabb értékeket mutattak (bár ez utóbbi nem volt szignifikáns a különbség), mint lassan fejlődő társaik. Ugyanakkor az összes, mozdulatlanul töltött idő a gyors fejlődésű pókok esetében átlagosan kevesebb volt. A pókok egyedfejlődéséből fakadóan a tesztkörök is (a fentiekhez hasonló) jelentős hatással bírtak, tehát a pókok egyedfejlődési stádiuma is hatással van az általuk mutatott viselkedésekre.

Az eredmények időhöz kötött voltából fakadóan felmerül a kérdés, hogy vajon az életmenet-stratégia (gyors, vagy lassú fejlődés), avagy az életmenet stádium (eltérő vedlésszám, vagy juvenilis, vs. adult állapot) okozza-e inkább az egyedek kockázatvállaló viselkedésében megfigyelt különbségeket. Jelen kutatásban erre úgy tudtunk kontrollálni, hogy teszteltük a magyarázóváltozók (fejlődési sebesség és tesztkörök száma) közötti interakciót további kevert lineáris modellekkel. Azon eredmény, hogy ezen interakciós modellekben sem az interakciók, sem pedig az egyedüli hatások sem voltak szignifikánsak, arra utal, hogy a vizsgált magyarázóváltozók nem befolyásolták jelentősen egymás hatását. Ez azt jelenti, hogy az idő előrehaladtával nem fokozódik a különbség a gyors és lassú fejlődésű egyedek viselkedésében, ami pedig azt sugallja, hogy a viselkedésbeli különbségeket nem befolyásolja olyan mértékben az eltérő fejlődési stádium, hogy összekeverhető legyen a fejlődési sebesség hatásával.

Ezek mellett úgy tűnik, hogy a lassan fejlődő egyedek esetében (rövid távon, tehát a teszt ideje alatt) is tapasztalható volt egy nagyon gyenge, graduális változás a vizsgált viselkedésbeli változók értékeiben. A mindkét viselkedésvizsgálati módszerben kirajzolódó időbeli mintázat arra enged következtetni, hogy a kockázatvállalásbeli különbségek hátterében nem csak a fejlődési sebesség, hanem az egyedek ontogenetikus stádiuma is áll. Ontogenetikus stádiumokhoz kötött

viselkedésmintázatok több ízben is kimutatásra kerültek korábbi kutatások eredményeként (Budaev et al., 1999; Gyuris et al., 2012). Esetünkben azonban a jelenség hiteltérdemlő magyarázatához olyan vizsgálatok elvégzésére is szükség volna, melyben mind a gyors, mind a lassú fejlődésű egyedek kockázatvállaló viselkedését megvizsgáljuk, juvenilis, szub-adult és adult korban egyaránt. Végeredményképp úgy tűnik, hogy az eltérő fejlődési sebességű egyedek már juvenilis korban jelentősen eltérnének kockázatvállaló viselkedésükben. A teszt sorozat metodikájából fakadóan azonban nem tudjuk teljes biztossággal kizárni az egyedfejlődésbeli különbségek befolyásoló hatását. Az egyed- és ismétlésszám növelésével, illetve árnyaltabb vizsgálati módszerek segítségével azonban a jövőben remélhetőleg megválaszolhatjuk a még fennálló kérdéseket.

6. Irodalomjegyzék

- Biro, P. A.; Post, J. R.; Abrahams, M. V. (2005): Ontogeny of energy allocation reveals selective pressure promoting risk-taking behaviour in young fish cohorts. *Proc. R. Soc. B*, 272(1571):1443-1448 (doi: 10.1098/rspb.2005.3096)
- Biro, P. A.; Stamps, J. A. (2008): Are animal personality traits linked to life-history productivity? *Trends in Ecol. And Evol.*, 23(7):361–368 (doi:10.1016/j.tree.2008.04.003)
- Budaev, S. V.; Zworykin, D. D.; Mochek, A. D. (1999): Consistency of individual differences in behaviour of the lion-headed cichlid, *Steatocranus casuarius*. *Beh. Proc.* 48:49-55 (doi:10.1016/S0376-6357(99)00068-6)
- Dondale, C. D. (1977): Life histories and distribution patterns of hunting spiders (Araneae) in an Ontario meadow. *J. Arachnol.* 4:73-93
- Duelli, P.; Studer, M.; Marchand, I.; Jakob S. (1990): Population Movements of Arthropods between Natural and Cultivated Areas. *Biological Conservation* 54:193-207
- Edgar, W. D. (1971): Seasonal weight changes, age structure, natality and mortality in the wolf spider *Pardosa lugubris* Walck in Central Scotland. *Oikos*, 22:84-92
- Gyuris, E.; Feró, O.; Tartally, A.; Barta, Z. (2011): Individual behaviour in firebugs (*Pyrrhocoris apterus*). *Anim. Beh.* 84(1):103-109
- Gyuris, E.; Feró, O.; Barta, Z. (2012): Personality traits across ontogeny in firebugs, *Pyrrhocoris apterus*. *Anim. Beh.* 84:103-109 (doi:10.1016/j.anbehav.2012.04.014)
- Johnson, J. C.; Sih, A. (2007): Fear, food, sex and parental care: a syndrome of boldness in the fishing spider, *Dolomedes triton*. *Anim. Beh.* 74(5):1131-1138 (doi:10.1016/j.anbehav.2007.02.006)
- Kiss, B. (2003a): A pusztai farkaspók (*Pardosa agrestis* (Westring, 1861)) autökológiája. Doktori (PhD) értekezés, Veszprémi Egyetem, Georgikon Mezőgazdaságtudományi Kar, Növénytermesztési és Kertészeti Tudományok Doktori Iskola
- Kiss, B. (2003b): A pusztai farkaspók fejlődésmenetének vizsgálata természetes külső hőmérsékleten és nappalhosszúságon végzett kineveléssel. IX. ITF, 2003. március 20., Keszthely
- Kiss, B.; Samu, F. (2005): Life History Adaptation to Changeable Agricultural Habitats: Developmental Plasticity Leads to Cohort Splitting in an Agrobiont Wolf Spider. *Environmental Entomology* 34(3):619-626
- Mathot, K. J.; Wright, J.; Kempenaers, B.; Dingemanse, N. J. (2012): Adaptive strategies for managing uncertainty may explain personality-related differences in behavioural plasticity. *Oikos* 121(7):1009-1020 (doi: 10.1111/j.1600-0706.2012.20339.x)
- Møller, A. P.; Garamszegi, L. Zs. (2012): Between individual variation in risk-taking behavior and its life history consequences. 23(4):843-853 (doi: 10.1093/beheco/ars040)
- Nyffeler, M.; Benz, G. (1988): Feeding ecology and predatory importance of wolf spiders (*Pardosa* spp.) (Araneae, Lycosidae) in winter wheat fields. *J. Appl. Ent.* 106:123-134
- Pruitt, Jonathan N.; Riechert, Susan E.; Jones, Thomas C. (2008): Behavioural syndromes and their fitness consequences in a socially polymorphic spider, *Anelosimus studiosus*. *Animal Behaviour* 76:871-879 (doi:10.1016/j.anbehav.2008.05.009)
- R Core Team (2013). R: A language and environment for statistical computing (Ver 3.0.2). R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>

- Rasband, W. S. (2014): ImageJ – Image Processing and Analysis in Java;. ImageJ, U. S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA, <http://imagej.nih.gov/ij/>, 1997-2014.
- Réale, D.; Gallant, B. Y.; Leblanc, M.; Festa-Bianchet, M. (2000): Consistency of temperament in bighorn ewes and correlates with behaviour and life history. *Anim. Beh.* 60(5):589-597 (doi:10.1006/anbe.2000.1530)
- RStudio (2013). RStudio: Integrated development environment for R (Ver 0.98.501) [Computer software]. Boston, MA. Retrieved 2013. Available from <http://www.rstudio.org/>
- Samu F., Toft S., Kiss B. (1999): Factors influencing cannibalism in the wolf spider *Pardosa agrestis* (Araneae, Lycosidae). *Behav Ecol Sociobiol* 45:349-354
- Samu, F.; Szinetár, Cs. (2002): On the nature of agrobiont spiders. *Journal of Arachnology* 30(2):389-402
- Sih, A.; Bell, A.; Johnson, C. (2004): Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecol. and Evo.* 19(7):372-378 (doi:10.1016/j.tree.2004.04.009)
- Sinn, D. L.; Gosling, S. D.; Moltschaniwskyj, N. A. (2008): Development of shy/bold behaviour in squid: context-specific phenotypes associated with developmental plasticity. *Anim. Beh.* 75(2):433-442 (doi:10.1016/j.anbehav.2007.05.008)
- Toft, S. (1976): Life-histories of spiders in a Danish beech wood. *Nat. Jutl.* 19:5-40
- Van Oers, L.; Drent P. J.; de Goede P.; van Noordwijk A. J. (2004): Realized heritability and repeatability of risk-taking behaviour in relation to avian personalities. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 271(1534):65-73 (doi:10.1098/rspb.2003.2518)
- Van Oers, K.; Klunder, M.; Drent, P. J. (2005): Context dependence of personalities: risk-taking behavior in a social and a nonsocial situation. *Beh. Ecol.* 16(4):716-723 (doi: 10.1093/beheco/ari045)
- Verbeek, M. E. M.; Drent, P. J.; Wiepkema, P. R. (1994): Consistent individual differences in early exploratory behaviour of male great tits. *Anim. Beh.* 48(5):1113-1121
- Wang, X. T.; Kruger, D. J.; Wilke, A. (2009): Life history variables and risk-taking propensity. *Evol. And Hum. Beh.* 30(2):77-84
- Wolf, M.; Sander van Doorn, G.; Leimar, O.; Weissing, F. J. (2007): Life-history trade-offs favour the evolution of animal personalities. *Nature*, 447:581 –584. (doi:10. 1038/nature05835)

7. Köszönetnyilvánítás

Köszönet illeti Dr. Tökölyi Jácintot, Vincze Orsolyát és Dr. Gyuris Enikőt az eredmények statisztikai elemzésében, Ádám Szabolcsot az első generációs állatok begyűjtésében, valamint Tóth Zsófiát és Báthori Ferencet a vizsgálati populáció kezelésében nyújtott segítségükért!

Külön köszönetemet szeretném kifejezni konzulenseimnek, Dr. Barta Zoltánnak és Dr. Kiss Balázsnak a kutatómunka ideje alatt nyújtott tanácsaikért és támogatásukért!