

DEBRECENI EGYETEM
EVOLÚCIÓS ÁLLATTANI ÉS HUMÁNBIOLOGIAI
TANSZÉK

MTA-DE "LENDÜLET" VISELKEDÉSÖKOLÓGIAI KUTATÓCSOPORT

TUDOMÁNYOS DIÁKKÖRI DOLGOZAT

Csoportos viselkedés mérése
verőköltő bodobácsnál

Készítette:

BABITS Melinda Dorottya

I. biológus MSc

Témavezető:

Prof. Dr. BARTA Zoltán

tanszékvezető egyetemi tanár



Utoljára módosítva: 2015. január 7.

TARTALOMJEGYZÉK

1	BEVEZETÉS	3
1.1	Az állati személyiség	3
1.1.1	Meghatározása	3
1.1.2	Proximális és ultimális okai	4
1.1.3	Következményei	6
1.2	Csoportos viselkedés a rovarok körében	7
1.3	Az egyedek közti interakciók új nézőpontból - kapcsolathálózatok . .	8
2	CÉLKITŰZÉS	11
3	ANYAG ÉS MÓDSZER	12
3.1	A verőköltő bodobács	12
3.2	Vizsgálati módszerek	15
3.3	Statisztikai analízis	17
4	EREDMÉNYEK ÉS AZOK ÉRTÉKELÉSE	18
5	DISZKUSSZIÓ	23
6	ÖSSZEFOGLALÁS	26
7	KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS	28
	Irodalomjegyzék	29

BEVEZETÉS

„He who does not understand the uniqueness of individuals is unable to understand the working of natural selection.”

Ernst Mayr [1]

1.1 AZ ÁLLATI SZEMÉLYISÉG

1.1.1 *Meghatározása*

Bármely állatfajt is vizsgáljuk, könnyen észrevehető, hogy populációik nem homogének, az egyedek különböznek egymástól. Ugyanakkor ezek a különbségek nem csak a morfológiai jellegekben (például testméret, színezet) jelennek meg, de az egyedek – szűkebb értelemben vett – viselkedésében is megmutatkoznak [2].

Azt a jelenséget, amikor az egyedek szisztematikusan különböznek viselkedési tendenciájukban és ezek a különbségek időben konzisztensek (vagyis azok az egyedek melyek magas pontszámot érnek el egy viselkedési jelleg esetében, azok későbbi időpontokban is magas értéket fognak elérni ugyanazon jelleg esetében), és korrelálnak különböző szituációk és kontextusok között (például a fajtársakkal szemben agresszívebb egyedek merészebbek amikor egy új környezetet fedeznek fel) állati személyiségnek, vagy individualitásnak/egyediségnek nevezzük. A viselkedési tendenciák az adott egyedre jellemző (egyedi) kombinációját pedig viselkedési-, vagy személyiségtípusnak nevezzük. Ha a viselkedési tendenciák korrelálnak egymással különböző szituációk és/vagy kontextusok közt, viselkedési

szindrómáról beszélünk, melynek két legismertebb példája az agresszivitás-bátorság szindróma (korreláció az intraspecifikus agresszió és az új környezetben mutatott merészség közt), illetve a „pace-of-life” szindróma (a „lassan élő” egyedek alacsony metabolikus rátával rendelkeznek, egyedfejlődésük lassú, élettartamuk pedig hosszabb; ugyanakkor kevésbé agresszívek, valamint kockázatkerülőbbek is; a „gyorsan élő” egyedekre ennek ellenkezője jellemző) [2, 3]. A viselkedési szindróma csoport-szinten értelmezhető tulajdonság, az egyes egyedek a csoporton belül viselkedési típusukkal jellemezhetőek [4], melyek átöröklhetőségét több tanulmányban is kimutatták (a heritabilitás mértéke a vizsgált esetekben körülbelül 10-40 százalék közt változott) [5].

A korábban csak mérési hibaként értelmezett és így mellőzött egyedi viselkedésbeli különbségek vizsgálata az utóbbi években a figyelem középpontjába kerülve jelentős változásokat hozott a viselkedéskológia területén [2]. A szemléletváltás oka egyrészt annak felismerése, hogy a viselkedési különbségek erősen strukturáltak (időben állandóak, korrelálnak szituációk és kontextusok közt) [6, 7], másrészt az a tény, hogy ezek a különbségek az állati populációk általános tulajdonságai és számos gerinces [8] és gerinctelen [9, 10] fajra jellemzőek.

1.1.2 *Proximális és ultimális okai*

Proximális szinten egy egyed viselkedés-típusát viselkedésének architektúrája határozza meg, vagyis a genetikai, fiziológiai, és neurobiológiai faktorok, melyek az egyed viselkedését alakítják. Ebből adódóan adott jellegek közt korreláció alakulhat ki, amennyiben az azokat meghatározó mechanizmusok legalább részben átfednek (például pleiotróp gének esetén vagy olyan hormonok hatására, melyek különböző jellegekre hatnak egyszerre). Ugyanakkor a viselkedés architektúrája önmagában is egyedi variabilitást mutat: az egyedek gyakran különböznek például a környezeti és szociális ingerekkel szembeni fogékonyságukban, válaszkészségükben [11, 12]. Az állati személyiség összefüggésben áll az állapotbeli különbségekkel [13] és így a morfológiai [14], fiziológiai [15] eltérésekkel, illetve az egyedre ható környezeti faktorokkal [16]. Az egyed állapota befolyásolhatja viselkedésének költségét és hasznát, ezáltal annak optimumát [13, 17]. Ilyen esetekben az egyedek számára előnyös lenne, ha viselkedésüket aktuális állapotuknak megfelelően sza-

bályoznák, vagyis flexibilis, állapot-függő viselkedést mutatnának. A viselkedési típusok esetében mégis limitált plaszticitás figyelhető meg.

Több hipotézis is létezik annak megválaszolására, mi lehet az adaptív oka a viselkedési tendenciák kontextusok és szituációk közti korrelációjának, valamint a viselkedési típusok alacsony fokú rugalmasságának. Például az olyan állapotok időbeni stabilitása, melyek megváltoztatása költséges, vagy esetleg lehetetlen (például sterssz-válasz rendszer [15], kognitív mechanizmusok [18]) szolgálhatnak konzisztens viselkedési különbségek alapjául. (Az egyed környezete is értelmezhető állapotként, ami sok esetben szintén nehezen (vagy egyáltalán nem) változtatható meg [12].) Ugyanakkor azok az állapot-tulajdonságok, melyek potenciónalisán könnyen változhatnak és időben igen variábilisak (például hormonszint, vérnyomás, készségek) is vezethetnek viselkedési konzisztenciához a pozitív visszacsatolás mechanizmusa által [19, 11]. Kezdeti állapotbeli különbségek eredményezhetnek különbséget a viselkedésben, ami stabilizálhatja, vagy esetleg növelheti ezeket a kezdeti különbségeket. Ugyanígy kezdeti különbségek a viselkedésben vezethetnek állapotbeli különbségekhez, amik stabilizálhatják a viselkedésbeli különbségeket. Így a pozitív visszacsatolás eredményezhet viselkedési konzisztenciát labilis állapotok és az ezekhez kapcsolódó állapot-függő viselkedés esetén is [20, 21]. (Ezt a hipotézist támasztja alá az energia-tartalékok és a táplálékkereső viselkedés közti visszacsatolás hatására megjelenő „vezető” és „követő” típusú egyedek példája is [22].)

A szociális környezet figyelembevételével más magyarázatok is kínálkoznak a konzisztens viselkedésmintázatok jelenlétére. Adaptív, stabil viselkedési különbségek jelentős állapotbeli különbségek hiányában is kialakulhatnak, például különböző szociális interakciók kölcsönhatásának eredményeként. Ezt támasztja alá a szociális válaszkészség és a viselkedési konzisztencia koevolúciójával kapcsolatos elmélet [20, 23] vagy az ehhez hasonló „bizalom és megbízhatóság” hipotézis [24] is. Ugyanakkor bizonyos szituációkban (amikor a prediktabilitás (tisztá stratégia követése) nem előnyös) a szociálisan fogékony egyedek jelenléte viselkedési inkonzisztenciához is vezethet [12]. A szociális interakciók hatására kialakuló konzisztens viselkedési különbségekre egy másik kiváló példa a „winner-loser” effektus: jól ismert, hogy egy korábbi konfliktushelyzetben győztes egyednek a későbbiekben nagyobb esélye van az ismételt győzelemre (a veszteseknek pedig arra, hogy újra veszítsen) még akkor is, ha a későbbiekben eltérő egyeddel kerül konfliktusba, illetve ha a felek közti erőviszonyok kiegyenlítettek [25, 26, 12, 27].

A felsorolt néhány példa mellett számos további hipotézis és elméleti modell létezik az állati személyiség és a viselkedési szindrómák kialakulásának és adaptív okainak magyarázatára, de ezek nagy részének tesztelése és így empirikus alátámasztása még várat magára [28].

1.1.3 *Következményei*

Az állati személyiségnek kiemelt szerepe van az ökológiai folyamatok szempontjából. Az eltérő viselkedéstípust mutató egyedek gyakran különböznek egymástól élőhely-használat, táplálék-preferencia vagy táplálkozási stratégia szempontjából [6]. Ezek a tulajdonságok jelentősen befolyásolhatják a populáció szerkezetét. Az eltérő forrás-használat például csökkentheti az egyedek közti kompetíciót, ami lehetővé teszi az élőhely és a rendelkezésre álló táplálék hatékonyabb kiaknázását, így a populáció produktivitásának növekedését eredményezheti [29]. Az eltérő személyiségű egyedekből álló populációk kevésbé érzékenyek a környezeti tényezők változásaira, mivel az eltérő típusokat érintő, a denzitásban mutatkozó sztochasztikus fluktuációk kiegyenlítődnek a populáció egészére nézve. Emellett az eltérő személyiség-típusok különbözőképpen reagálnak a környezeti változásokra, aminek köszönhetően a változatos populációkat kevésbé érintik drasztikusan ezek a változások [3].

Egy adott egyed diszperziós képessége gyakran korrelál más, a terjedést segítő jelleggel (például aktivitás, bátorság), kialakítva az úgynevezett diszperziós-szindrómát, melynek nagy szerepe van a metapopulációs szerkezet kialakításában, valamint a populáció kolonizációs sikerét is befolyásolja (ennek a tényezőnek az invazív fajok esetén kiemelt szerepe lehet) [30, 31, 4, 32]. Az állati személyiség szoros kapcsolatban áll az életmenet-startégiákkal is, melyek kulcsfontosságúak az egyed fitnessének szempontjából [33, 34, 35].

Mindezek mellett a konzisztens egyedi különbségeknek és a természetes populációk variabilitásának jelentős következményei vannak számos elméleti modellre nézve: például a kooperáció [36], az egyedek közti munkamegosztás [37], valamint a „bizalom és megbízhatóság” elméletéhez [24] kapcsolódó evolúciós modellek változhatnak a populáción belüli egyedi variabilitás mértékétől függően [38].

1.2 CSOPORTOS VISELKEDÉS A ROVAROK KÖRÉBEN

Az élőlények csoportos viselkedése igen komplex jelenség, amelyet sokféle szempontból megközelíthetünk. A legáltalánosabb definíció szerint csoportról akkor beszélhetünk, ha azonos fajba tartozó egyedek több-kevesebb ideig együtt maradnak, és egymással lényegesen gyakrabban lépnek interakcióba mint más fajtársakkal. Ebben az értelemben egy csoportnak tekinthető például a szülő és utódjai, vagy egy hím és egy nőstény egyed a párzás során [39, 40]. Látható, hogy a csoportos viselkedés a komplexitás különböző szintjeit mutató, általánosan elterjedt jelenség az állatvilágban. Nagyon kevés olyan fajt ismerünk, mely esetében a fajtársakkal való hosszabb-rövidebb ideig fennálló kapcsolat ne lenne kulcsfontosságú (ilyenek lehetnek a szűznemzéssel is szaporodni képes fajok, például az óriás levélutánzó sáska (*Phyllium giganteum*)) [41, 42]. Ugyanakkor az aggregáció szűkebb értelemben használt fogalom annak kifejezésére, hogy egy-, vagy több faj egyedeinek denzitása valamilyen tényező hatására megnövekedett egy adott élőhelyen. A csoportosulást kiváltó tényezők alapján az aggregációnak két típusa különíthető el: külső tényezőkre (például hőmérséklet, táplálékforrás) adott válaszként kialakuló (passzív aggregáció vagy syntropia [43]), vagy pedig az egyedek közti interakció (szociális vonzódás, önszerveződés) hatására létrejövő csoportosulás (aktív aggregáció) [44, 45].

A szociális viselkedés tágabb definíciója, hogy az egyed fitnessét mind a saját, mind a faj- vagy csoporttársak viselkedése meghatározza. A szociabilitás ettől szűkebb kategóriáinak felállítása igen nehéz. A klasszikus nézet szerint a rovarok esetében a szociális viselkedés legmagasabb szintjének az euszocialitást tekinthetjük, ami a következő kritériumokkal jellemezhető: átfedő, felnőtt egyedekből (is) álló generációk, utódgondozás, valamint nemreproduktív segítő egyedek jelenléte a csoportban. Ezek a feltételek a koloniális rovarok (például Isoptera, Hymenoptera) körében találhatók meg [46]. Ugyanakkor mindezen kritériumok mellett sem tekinthető az euszocialitás egységes kategóriának, hiszen sok kutató különböztet meg például primitív euszociális, illetve fejlett euszociális fajokat [39, 47].

Az euszocialitás (és általában a szociális viselkedés) evolúciójára, kialakulásának okaira nem létezik egységes, általánosan elfogadott elmélet, de számos hipotézis ismert, melyek ellen és mellett is számtalan érv szól [48]. Hymenopterák esetében széles körben elfogadott, az euszocialitás kialakulását segítő faktorok például a haplodiploidia és a rokon-szelekció

[49], az egyedek közti mutualisztikus kapcsolatok jelenléte [50], vagy a királynő általi manipuláció (az ivararány és az egyedek fertilitásának tekintetében) [48]. Míg termeszek esetében a szimbionta-hipotézis (termeszek és a bélrendszerükben élő cellulóz-bontó Protozoák kapcsolata) [51] és a beltenyésztés-hipotézis [52] a legismertebbek. Mindezek mellett számos kutató tartja az altruizmust általánosságban a szociális viselkedés egyik fő mozgatórugójának [53].

A szociális viselkedés szintjeinek intervallumát az euszociális és a magányosan élő (szoliter) fajok, mint két végpont közt állíthatjuk fel. Ez a skála nem folytonos, és az ezen belüli alkategóriák kijelölése nem egyszerű. A szociális rovarfajok klaszifikációja tradicionálisan az utódgondozás összetettsége és az együtt élő generációk száma alapján felépülő paraméterkomplex szerint történik, ugyanakkor ezek a kategóriák is eltérőek különböző szerzők esetén [39, 47, 54].

Ahhoz, hogy az állatok komplex közösségeinek kialakulását, működését és általában bármely tulajdonságát jobban megérthessük nem csak a csoport egészének, hanem az egyes egyedek vizsgálatára, illetve ennek a két szintnek az összekapcsolására is szükség van. Régóta ismert, hogy az egyedek közti kapcsolatok elemzése több szinten (interakciók, kapcsolatok, mintázat) szükséges [55]; a kollektív állati viselkedés vizsgálata egy olyan (viszonylag új) tudományterület, mely optimális lehetőséget biztosít erre: az egyedek közti interakciók alapján magyarázatot kaphatunk a csoport által kialakított mintázatokra.

Egyedi alapú modellek segítségével fontos információkhoz juthatunk a csoport önszerveződésével kapcsolatban, vagyis a csoport szintű (globális) mintázat kialakulásáról, mely az egyedek szintjén zajló (lokális) interakciók alapján jön létre [56, 57, 58]. Ez a megközelítés újszerű rálátást nyújthat a szociális viselkedés szintjeinek karakterizálására.

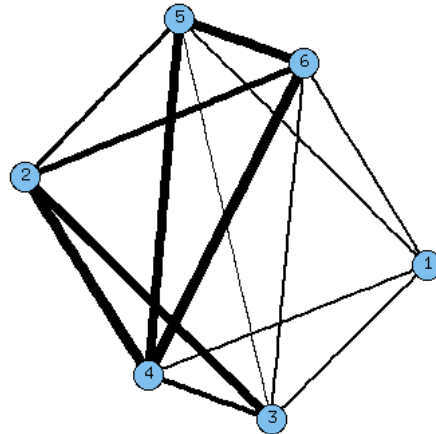
1.3 AZ EGYEDEK KÖZTI INTERAKCIÓK ÚJ NÉZŐPONTBÓL - KAPCSOLATHÁLÓZATOK

A társas élet következményeként a populációra jellemző globális szociális szerkezetet az egyedek közti lokális interakciók alakítják ki. A hálózatelemzés eszköztára lehetőséget nyújt a szociális szerveződés valamennyi szintjének (egyed, egyedpár, csoport, populáció) és típusának (például agresszió, kooperáció) vizsgálatára, valamint az egyes szinteken megfigyelhető viselkedési mintázatok összekapcsolására. A módszer további nagy előnye,

hogy lehetővé teszi az indirekt kapcsolatok vizsgálatát, valamint a kapcsolatok heterogenitásának figyelembevételét is [59, 60, 61, 62].

A hálózatelemzés eszköztárának segítségével megvizsgálható, hogyan befolyásolja az egyes egyedek viselkedése a populáció egészét. Az ilyen típusú visszacsatolások elemzése lehetőséget adhat az önszerveződés szociális struktúra kialakulásában játszott szerepének vizsgálatára [45].

A hálózatelemzés eszközei a gráfelméletben gyökereznek; a matematika tudományterületén túlmutató alkalmazását szociológusok és pszichológusok kezdeményezték a huszadik század első felében. Azóta szociális hálózatok elmezése önálló tudományággá nőtte ki magát, és napjainkban számos területen – így a viselkedésokológiai kutatások során is – egyre gyakrabban alkalmazzák [63].



1. ábra: Irányítatlan, súlyozott gráf

A hálózatelemzés, mint módszer egy csoport szociális struktúrájára egy hálózatként, vagyis az egyedeket reprezentáló csomópontokból (node), és a köztük fennálló kapcsolatot indikáló, a csomópontokat összekötő élekből (edge) álló gráfként tekint [1.ábra], ami lehet irányított, vagyis mutathatja egyedek közti interakciók irányát aszimmetrikus kapcsolat esetén (például az egyik egyed megérinti a másikat), vagy pedig irányítatlan, ahol a két egyed közti kapcsolat szimmetrikus, mindkét fél egyformán vesz részt benne. Az élekhez rendelhetünk súlyt (weight), ami az egyedek közti interakció gyakoriságát mutatja meg.

A hálózatelemzés eszköztára számos lehetőséget kínál: lehetővé teszi egy kapcsolathálózat modellezését, megjelenítését, tulajdonságainak elemzését, valamint a hálózat viselkedésének prediktálását [65, 64, 63, 66, 67]. A módszer legnagyobb erőssége az elemzés során alkalmazható statisztikai módszerek, valamint a hálózat tulajdonságainak leírására szolgáló mérőszámok széles skálájában rejlik.

A legalapvetőbb hálózati mérőszám a fokszám (node degree), ami az adott egyed közvetlen szomszédainak számát jelenti. A klaszterezettségi együttható (clustering coefficient) megmutatja, hogy a fokális egyed közvetlen szomszédai milyen mértékben kapcsolódnak egymáshoz. További gyakran alkalmazott mérőszám az úthossz (path length), ami

a két egyedet összekötő legrövidebb utat jelentő kapcsolatok számát jelöli. A köztesesség centralitás (betweenness centrality) egy, az adott egyed hálózatban betöltött centralitásának mértékét kifejező indexek közül; azoknak a legrövidebb utaknak a számán alapul, melyek a fokális egyedet is érintik. Ezek a mérőszámok az egyes egyedekre vonatkoznak, ugyanakkor átlagolhatók az egész hálózatra nézve, így képet adva annak lokális, illetve globális tulajdonságairól egyaránt [59].

Számos mérőszám eleve a hálózat csoport-szintű tulajdonságain alapul: a denzitás (density) a hálózatban megfigyelhető tényleges kapcsolatok arányát mutatja meg az összes lehetségeshez képest. A hálózat átmérője (diameter) pedig a gráfban található leghosszabb úttal adható meg. Az itt felsoroltak mellett számos további, a hálózatok jellemzésére szolgáló mérőszám létezik, ugyanakkor a viselkedésköltség kutatások során, szociális hálózatok elemzésekor azok a legmegfelelőbbek, amelyek biológiai szempontból relevánsak. Például egy egyed fokszáma megmutathatja milyen valószínűséggel terjeszthet az adott egyed információt (vagy esetleg fertőző betegséget) a csoporton belül: egy sok közvetlen szomszédal (magas fokszámmal) rendelkező egyed csomópontként (hub) funkcionálva felgyorsíthatja az információ terjedését a csoportban. Míg például a köztesesség centralitás megmutathatja mennyire tölt be fontos szerepet az adott egyed a hálózat egyes egységeinek összekapcsolásában; a magas centralitású egyedek segíthetik a hálózat alcsoportjai közti információáramlást, így például eltávolításuk a hálózatból jelentős következményekkel járhat a csoport egészére nézve [63].

Viselkedésköltség vizsgálatok során a hálózatok alapját általában asszociációs mátrixok képezik. Az asszociáció meghatározása leggyakrabban az egyedek térbeli pozíciója alapján történik: két egyed akkor áll kapcsolatban egymással, ha azonos csoportban találhatóak a mintavétel időpontjában. Ezek a kapcsolatok akumulálódnak a megfigyelési időszak során így kialakítva az asszociációs mátrixot.

Az egyedek komplex szociális környezetben történő tanulmányozása új perspektívát nyújthat az állati személyiség vizsgálatában, hiszen figyelembe vehetjük az egyedek közti közvetett és közvetlen kapcsolatok is, ami lehetővé teszi az egyed viselkedésének egész populáció kontextusában történő vizsgálatát. A hálózatelemzés eszköztára lehetővé teszi, hogy az egyes egyedek topológiai pozíciójához viselkedési attribútumokat (például személyiség, morfológiai jelek) rendeljünk, így egyszerűen vizsgálható az esetleges korreláció az egyed hálózatban elfoglalt pozíciója és viselkedési jellemzői között [60].

CÉLKITŰZÉS

„Abandon the urge to simplify everything, to look for formulas and easy answers, and begin to think multidimensionally ... appreciate the fact that life is complex.”

M. Scott Peck [68]

Számos elméleti modell mutatott már rá arra, hogy a szociális evolúciós folyamatok teljesen másképpen zajlanak változatos populációkban, mint egyforma egyedekből állókban. Ezen modellek empirikus alátámasztása azonban mindeddig még hiányzik.

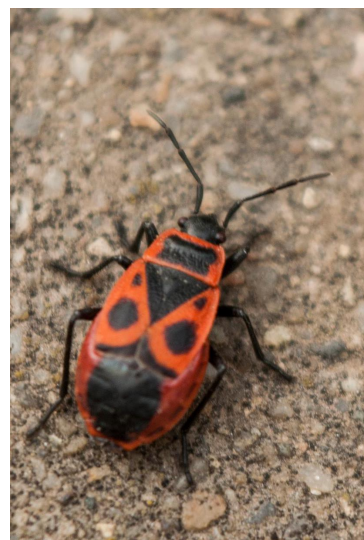
A modellek tesztelésére a verőköltő bodobács potenciálisan optimális faj, így első lépésként arra keressük a választ, hogy kimutatható-e konzisztens szociális viselkedés a faj egyedeinél. Ezen túlmenően szeretnénk megállapítani, van-e kapcsolat az egyedek szociális vonzódása, valamint az egyedek közt fennálló viselkedési különbségek, másképpen az egyedek személyiségjellegei között.

ANYAG ÉS MÓDSZER

3.1 A VERŐKÖLTŐ BODOBÁCS

A verőköltő bodobács (*Pyrrhocoris apterus*, Linné 1758) a félfedelesszárnyúak (Hemiptera) rendjén belül a poloskák (Heteroptera) alrendjébe tartozó nyugat-palearktikus elterjedésű rovarfaj [69]. Magyarországon mindenhol megtalálható, ugyanakkor hegy- és domvidékeken gyakoribb [70]. A bodobácsok közepes termetű, tojásdad alakú, röpképtelen rovarok, testhosszuk kb. 10-12 mm. A fej, a csápok és a scutellum feketék, míg maga a test jellemzően piros-fekete színű [2. ábra].

Ez a figyelmeztető (aposzematikus) színezet olyan vizuális szignál, melynek célja a ragadozók figyelmének felkeltése és annak kifejezése, hogy a préda potenciálisan mérgező, a predátornak nem érdemes azt elfogyasztania [71]. A bodobácsoknak ez a – rovarok körében igen gyakori – védekezési mechanizmusa számos kutatás témája volt az elmúlt években, melyek során kiderült, hogy eltérő vadon élő madárfajok különbözőképpen reagálnak az aposzematikus prédára [78, 72, 73], de amellett, hogy az aposzematikus színezetű prédára adott válasz faj-specifikus, széncinegék (*Parus major*) esetében például bebizonyosodott, hogy függ a madarak személyiség-mintázatától is [74]. A bodobácsoknak számos színváltozata ismert, melyeknél a fekete színezet ugyanúgy megtalálható, mint a normál (vad-típusú) egyedeknél, a piros színt ugyanakkor valami-



2. ábra: Verőköltő bodobács

(Fotó: Babits László)

lyen más (például fehér, krém) árnyalat váltja fel [76, 77]). Mivel kísérletes eredmények azt mutatják, hogy a fehér színezetű bodobácsok a mesterségesen barnára színezett egyedekhez hasonlóan védtelenebbek a predációval szemben, míg a normál (piros) és narancs változatot kevésbé gyakran fogyasztják a madarak, elmondható, hogy a normál (piros-fekete) színezet elősegíti, hogy a madarak elkerüljék a bodobácsokat (a fekete melanin-mintázatnak nincsen szerepe a figyelemzavaró jelzés kialakításában) [78, 75]. A vizuális szignál mellett a bodobácsok kémiai jelzéseket is használnak predátorok elleni védekezésért: a lárvák negyven, a kifejlett egyedek harmincöt különböző komponensből álló szekrétumot választanak ki veszélyhelyzetben [79].

A verőköltő bodobácsok szárnymorfológiáját tekintve hosszú (macropter), és rövid (brachypter) hártás szárnyal rendelkező alakokat ismerünk, melyek életmenet stratégiájukban is különböznek egymástól [69]. A hosszúsárnyú nőstények járási aktivitása jelentősen magasabb, mint a rövid szárnyúaké [80], valamint diszperziós képességeik is jobbak [81]. Ugyanakkor a rövidsárnyú alakok párzási aktivitása és megtermékenyítési sikere magasabb, mint a hosszúsárnyú alakoké [82], így a szaporodási siker és a diszperziós ráta közti csereviszony tekintetében is különbség figyelhető meg a bodobácsok két változata között [83]. Táplálkozásukat illetően a verőköltő bodobácsokat polifág rovaroknak tekintjük; elsősorban mályvafélék (Malvaceae: Malvoideae, Tilioidae) magjait szívogatják, de gyakran kisebb gerinctelenek tetemeit, valamint esetenként frissen vedlett fajtársaikat is fogyasztják [69]. A rövid-, illetve hosszúsárnyú alakok táplálkozási aktivitás tekintetében is különböznek egymástól [84, 85, 86]. Emellett vadon élő bodobács populációk különbözhetnek egymástól a tápnövénypreferenciát illetően [87].

Szaporodási időszakuk április és október közé tehető. A párzás során jellegzetes tandemformáció jön létre, mely átlagosan tizenkét óráig (de gyakran napokig) marad fenn, funkciója pedig a párörzés [88]. A bodobácsok petéiket a talaj felszínére, vagy az avarba helyezik és valószínűleg a nőstény be is takarja azokat [69]. Egyedfejlődésük hemimetabólia, azaz öt lárvastádiumon keresztül bábállapot nélkül válnak imágóvá. A téli időszakban a felnőtt egyedek hibernálódnak, áttelelnek; viszont laboratóriumi körülmények között tartva egész évben aktívak maradnak [70]. Élettartamuk egy-másfél év, de az endokrin szabályozástól függően igen változó lehet [89].

A bodobácsok gyakran figyelhetőek meg nagy egyedszámú, tartósan fennmaradó csoportokban, ugyanakkor a csoportba rendeződés oka eddig még nem teljesen ismert. Laboratóri-

umban tartott populációk esetében a csoportosulás dinamikáját a környezeti tényezők jelentősen befolyásolják; 30 °C feletti hőmérséklet esetén, illetve nedves környezetben tartós aggregáció nem alakul ki, az egyedek aktivitása megnő és a csoport felbomlik. Az aggregációt vizuális ingerek indukálják, a bodobácsok körülbelül húsz centiméteres távolságból felismerik a fajtársakat, ezen a távolságon belül vonzódás alakul ki az egyedek közt. A bodobácsok által kiválasztott aggregációs feromon csak kis távolságon (körülbelül tíz centiméteren) belül érvényesül, ugyanakkor elsődleges szerepet játszik az aggregáció kialakításában és fenntartásában. Mindezek mellett az egyedek közti fizikai kontaktusnak (érintések általi kommunikációnak) is van jelentősége a csoport kialakulásában és fennmaradásában is [90].

A csoportos élet (különösen a csoport nagysága) a bodobácsok egyedfejlődését és fecunditását is befolyásolja. Laboratóriumi körülmények közt, adott alapterületen tartva a nagyobb egyedszámú csoportokban a nőstények által lerakott tojások száma szignifikánsan kevesebb, a lárvák fejlődése gyorsabb, testméretük és testtömegük pedig kisebb, mint kis csoportok vagy egyedül nevelt bodobácsok esetében [91]. Mivel az eddigi megfigyelések laboratóriumi vizsgálatokon alapulnak, a természetes populációk tulajdonságairól (például az effektív csoportméretről vagy a csoport szerkezetéről) igen kevés információ áll rendelkezésre.

Az aggregáció adaptív előnyére ennél a fajnál két általánosan elfogadott hipotézis ismert: a ragadozók elleni hatékonyabb védekezés (feromonok kiválasztásával és aposzematikus színezetük összevonásával) [90, 79, 92], illetve a kooperatív táplálkozás előnye [90], viszont eddig még egyik elmélet sem nyert egyértelmű bizonyítást.

A verőköltő bodobácsokra konzisztens egyedi viselkedési különbségek jellemzőek az aktivitás, a felfedezőképeség és a bátorság tekintetében [34]. Ezen jellegek egymáshoz viszonyított relatív értéke és a jellegek közti korreláció az egyedfejlődés során (a lárva állapottól az imágóvá válásig) nem változik, ugyanakkor a lárvák aktívabbak, bátrak és felfedezőbbek, mint a kiejlett egyedek. A szárnyas és szárnyatlan morfológiai alakok közt jelentős személyiségbeli különbség áll fenn a nőstények bodobácsok esetében: a szárnyas alakok – melyeknek fiziológiai jellemzőik alapján alacsonyabb a várható szaporodási sikerük – bátrabbak és magasabb a felfedezőkézségük mint a – potenciónálisan magasabb szaporodási sikerrel bíró – szárnyatlan nőstények, így ezek a személyiségbeli különbségek összefüggésben állnak a különböző életmenet-startégiákkal [93].

A verőköltő bodobács már az 1930-as évektől kezdődően számos (elsősorban fiziológiai és genetikai) vizsgálat kedvelt modell-szervezete, köszönhetően gyors egyedfejlődésének és annak, hogy igen könnyen tartható laboratóriumi körülmények között [69].

3.2 VIZSGÁLATI MÓDSZEREK

A vizsgálatok megkezdése előtt (2013 májusától kezdődően) kettes-, illetve hármas lárvastádiumú verőköltő bodobácsokat gyűjtöttünk összesen 16 különböző debreceni populációból. Megvártuk, amíg a

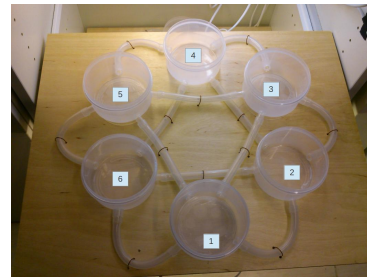


3. ábra: Egyedileg jelölt bodobács

begyűjtött lárvák imágóvá vedlenek, majd a vedléstől számított második napon lakkfilc segítségével egyedileg jelöltük őket. A két szárnyon lévő fekete foltot egy-egy pöttyel jelöltük öt különböző szín kombinációját felhasználva [3. ábra]. A hímeket és a nőstényeket egymástól elkülönítve tartottuk egészen a kísérletek végéig, vagyis a tesztek során szűz egyedeket vizsgáltunk.

Egy vizsgálati blokk három napból állt, melynek első napján a szociális viselkedés mérésére szolgáló tesztet hajtottuk végre, majd a személyiségjegyek vizsgálatával folytattuk a kísérletet. A harmadik napon pedig a szociális-tesztet ismételtük meg.

A társas viselkedés (szociabilitás) mérésére irányuló kísérletet a kutatócsoport által kifejezetten ehhez a vizsgálathoz készített tálca segítségével végeztük [4. ábra]. Egy tálcába egyszerre hat, azonos nemű egyedet helyeztünk az 1-es számmal jelölt edénybe, ahonnan indultak. A bodobácsok a körben elhelyezett tálkák közül mindig az eggyel,



4. ábra: A szociabilitás mérésére szolgáló tálca

(Fotó: Gyuris Enikő)

illetve kettővel távolabb lévőbe tudtak eljutni a műanyag csövekből kialakított utakon keresztül. Egyszerre hat tálcával, így összesen harminchat egyeddel végeztük a kísérletet. A tálcákat egy erre a célra kialakított, világítással felszerelt szekrényben tartottuk a vizsgálat ideje alatt [5. ábra].

A teszt kezdete előtt tizenkét órával (előző nap 20:00-kor) helyeztük a bodobácsokat a tálcákba, a tálcákat pedig a szekrénybe. Ezt követően tíz órán keresztül (8:00 és 18:00 között) folyamatosan figyeltük a viselkedésüket, aminek során tizenöt percenként táblázatban rögzítettük, hogy melyik egyed milyen pozícióban (mely egyedek társaságában) található a tálcában. Összesen tizennyolc lehetséges ponton tartózkodhattak, a hat edény, illetve az ezeket összekötő tizenkét cső valamelyikében. Emellett a tálcánkénti hőmérséklet-értékeket is feljegyeztük minden megfigyelési időpontban.

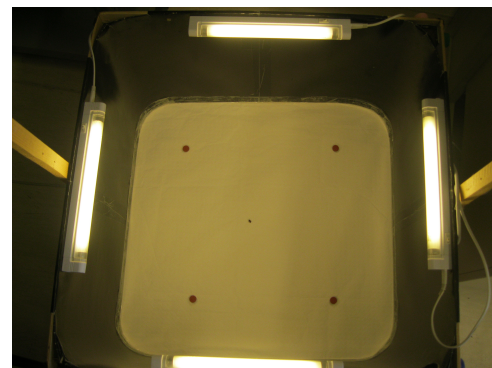


5. ábra: A tálcák tárolására szolgáló szekrény

(Fotó: Gyuris Enikő)

Az általunk kiválasztott három további személyiség-jelleg (aktivitás, bátorság, felfedezőképeség) vizsgálatánál a Gyuris Enikő és munkatársai által használt módszereket [34] alkalmaztuk: a bodobácsokat egyesével egy ötvenöt centiméter átmérőjű arénában vizsgáltuk, melybe négy gumidugót helyeztünk el, mint ismeretlen tárgyakat [6. ábra].

A bátorság mérésénél azt figyeltük meg, milyen hamar jön elő a bodobács búvóhelyéről (az arénába helyzetett sötétített üvegfólia), míg a felfedezőképeség és aktivitás vizsgálatára során a bodobácsok mozgásmintázatát videókamerával, a Kamoso nevű szoftver segítségével rögzítettük.



6. ábra: Az aréna a gumidugókkal

A kísérletek teljes ideje alatt a rovarokat befőttes üvegekben tartottuk (az azonos területről származó egyedek kerültek egy üvegbe), víz valamint táplálék (hárs-, és napraforgó mag) korlátlan mennyiségben állt rendelkezésükre. Emellett az üvegekbe papírdarabokat raktunk búvóhely gyanánt. A bodobácsokat lámpa alatt helyeztük el és napi tizenkét órás megvilágítást biztosítottunk számukra. A háromnapos vizsgálati blokk során – a szociális-teszt vége (első nap 18:00) és a három további személyiség-jelleg vizsgálatára irányuló tesztek kezdete (második nap

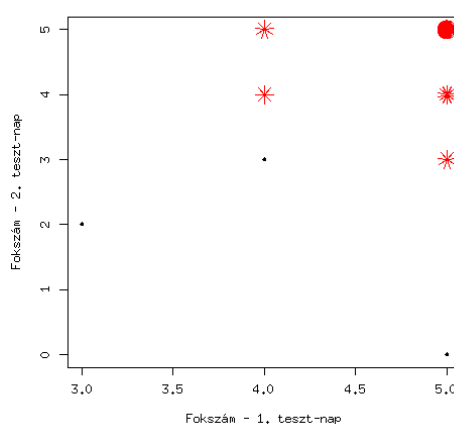
8:00) közötti időszakban – lehetőséget biztosítottunk a bodobácsoknak pihenésre, táplálkozásra. Ezalatt a szociális teszt során azonos tálcában vizsgált egyedeket együtt tartottuk (azonos üvegben).

3.3 STATISZTIKAI ANALÍZIS

Az egyedek közti kapcsolatok vizsgálatát hálózatelemzés segítségével végeztük: asszociációs hálózatot készítettünk minden csoport esetében külön az első-, illetve a második teszt-nap adatai alapján. Az egyedek közti interakciót csoport alapon definiáltuk, vagyis az egyedek együtt (a tálcán belüli azonos pozícióban) tartózkodását tekintettük kapcsolatnak (asszociációnak). A két teszt nap adatai alapján kapott értékek összehasonlítását (a jellegek ismételhetőségének vizsgálatát) Spearman rangkorreláció számításával végeztük el. A leggyakrabban alkalmazott hálózati jellemzők közül kiszámítottuk az egyedek fokszámát és közteesség centralitását, a hálózat denzitását valamint a helyi klaszterezettségi együtthatót. A statisztikai analízist a szociális-teszt során rögzített pozíció adatokból felépülő mátrix elemzésével végeztük. Adataink kiértékeléséhez az R statisztikai környezetet alkalmaztuk [94].

EREDMÉNYEK ÉS AZOK ÉRTÉKELÉSE

Egy egyed fokszáma annak közvetlen szomszádainak számát jelöli: azt vizsgáltuk, hogy egy adott bodobács hány másikkal volt együtt (azonos pozícióban) az adott mintavételi időpontban.



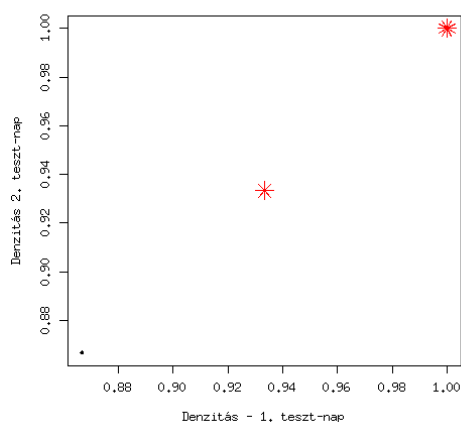
7. ábra: Az egyedek fokszámai a két teszt-napon

(A szirmok mennyisége a pontok denzitásával arányos)

Ezeket az értékeket egyedenként összegeztük az egész kísérleti nap időtartamára, vagyis a negyvenegy megfigyelési időpontra nézve. Az így kapott – első napra valamint az ismétlésre vonatkozó – összpontszámokat összehasonlítottuk egymással ($\rho=0,228$, $p=0,010$) [7. ábra]. A magas (szinte minden esetben maximális) fokszámok arra engednek következtetni, hogy a csoporton belül szinte minden egyed a csoport összes tagjával alakított ki kapcsolatot.

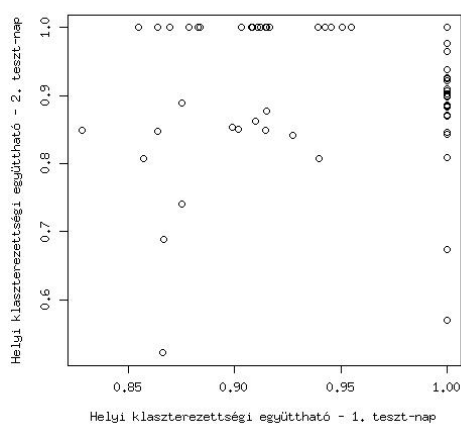
A hálózat denzitása alatt a tényleges kapcsolatok arányát értjük az összes lehetségeséhez képest ($\rho=1$, $p<0,001$), aminek magas értékei azt mutatják, hogy a hálózaton belüli kapcsolatok sűrűsége igen magas, szinte minden csoportban eléri a maximális értéket, tehát az

egyedek közt szinte minden lehetséges kapcsolat megfigyelhető volt a vizsgálati periódus során [8. ábra].



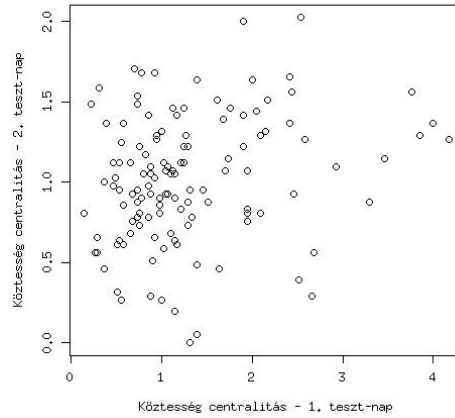
8. ábra: *A hálózatok denzitása a két teszt-napon*

A helyi klaszterezettségi együttható a lokális tulajdonságok (egyedek közti vonzódás, preferenciális kapcsolatok) alapján kialakuló alcsoportokat mutatja meg a hálózaton belül ($\rho=0,227$, $p=0,011$) [9. ábra]. Ennek a hálózati jellegnek az esetében a magas értékek arra mutatnak rá, hogy az egyedek közti kapcsolatok erőssége alapján a csoporton belül nincsenek klikkek.



9. ábra: *Helyi klaszterezettségi együttható a két teszt-napon*

A köztesség centralitás pedig az egyedeket összekötő olyan legrövidebb utak száma, mely áthalad a fokális egyeden, vagyis az egyes egyedek topológiai pozícióját mutatja meg ($\rho=0,213$, $p=0,017$) [10. ábra].



10. ábra: Az egyedek közösség centralitása a két teszt-napon

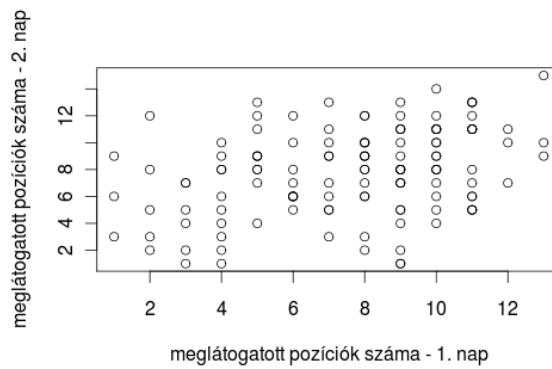
Minden hálózati mérőszám esetében szignifikáns, pozitív korrelációt találtunk a két teszt-nap eredményei közt. A hálózati mérőszámok csoport-, illetve egyedi szintű (csoporton belüli) repetabilitását is megvizsgáltuk. A klaszterezettségi együttható repetabilisnak bizonyult csoport-szinten ($\rho=0,451$, $p=0,040$) és az egyedek szintjén a csoporthatásra kontrollálva ($\rho=0,372$, $p=0,002$) is. A centralitást mutató hálózati jellemző esetén az ismételhetőség csak csoport-szinten volt megfigyelhető ($\rho=0,484$, $p=0,027$), a csoporton belül nem ($\rho=0,072$, $p=0,423$).

Mindezek mellett a szociális viselkedés – az egyedek fokszámain alapuló – repetabilitását is megvizsgáltuk mind egyedi ($R_A=0,232$, $CI=[0,065; 0,399]$, $p=0,004$), mind csoport szinten ($R=0,366$, $p<0,001$), az egyedek aktivitására kontrollálva is (egyedi szinten: $R_A=0,109$, $CI=[-0,065; 0,284]$, $p=0,019$; csoport szinten: $R=0,307$, $p<0,001$). Ugyanakkor a csoporthatásra kontrollálva az egyedi szintű repetabilitás eltűnik ($R=0,022$, $p=0,807$).

A kapott eredmények a szociális viselkedés ismételhetőségét támasztják alá, melyek alapján megállapíthatjuk, hogy a bodobácsok szociális viselkedése konzisztens; tehát a teszt ismételhető és a szociabilitás vizsgálatára alkalmas. Ugyanakkor erős csoporthatás figyelhető meg, ami utalhat arra, hogy az egyedek szociális válaszkészséggel (social responsiveness) rendelkeznek, és így képesek viselkedésüket a csoporttagokéhoz igazítani.

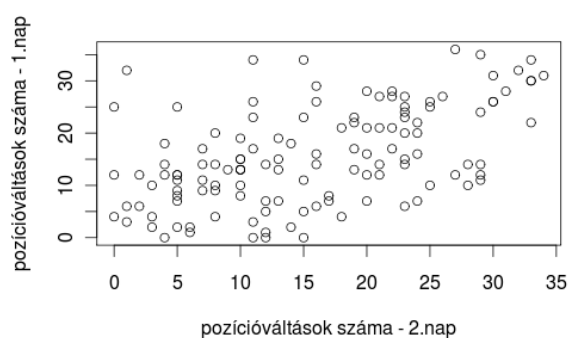
Annak megállapítására, hogy a hímek és a nőstények közt van-e különbség a szociabilitást illetően, egy kevert lineáris modellt állítottunk fel, mely alapján elmondható, hogy a két nem között nincs szignifikáns különbség ezen jelleg tekintetében ($p=0,354$).

A kísérleti elrendezés lehetővé tette két további személyiség-jelleg, az aktivitás illetve a felfedezőképeség mérését is. Kiszámítottuk, hogy egy adott egyed összesen hány különböző pozícióban (tálka vagy cső) volt a kísérleti nap időtartama alatt. Ezekből az értékekből következtethetünk az egyedek felfedezőképeségére. A Spearman-féle korrelációs teszttel megvizsgáltuk, hogy a két napra kapott értékek között van-e összefüggés. Ennek eredménye ($\rho=0,337$, $p<0,001$) alapján elmondható, hogy az összefüggés szignifikáns, így a vizsgálat alkalmas a felfedezőképeség mérésére [11. ábra]. A mérőszám repetabilisnak bizonyult a csoport ($\rho=0,437$, $p=0,047$), valamint az egyedek szintjén a csoportthatásra kontrollálva is ($\rho=0,291$, $p<0,001$).



11. ábra: Az egyedek felfedezőképesége a két teszt-napon

Megvizsgáltuk, hogy egy adott egyed a kísérleti nap ideje alatt összesen hányszor váltott pozíciót. Ezekből az értékekből az egyedek aktivitására következtethetünk. Ebben az esetben is elvégeztük a Spearman-féle rangkorrelációs tesztet, melynek eredménye ($\rho=0,504$, $p<0,001$) alapján elmondható, hogy a két nap eredményei közt az összefüggés szignifikáns, tehát a vizsgálat alkalmas az aktivitás mérésére [12. ábra]. Ez a mérőszám repatabilisnak bizonyult, mind a csoport ($\rho=0,634$, $p=0,002$), mind az egyedek szintjén a csoportthatásra kontrollálva ($\rho=0,321$, $p<0,001$).



12. ábra: *Az egyedek aktivitása a két teszt-napon*

Mindezek mellett azt találtuk, hogy az első teszt nap adatai alapján kapott, az aktivitás, valamint a felfedezőkéesség mértékét mutató értékek közti, Spearman rangkorrelációval számolt összefüggés is szignifikáns ($\rho=0,862$, $p<0,001$). A második teszt nap esetében is hasonló eredményt kaptunk ugyanezzel a módszerrel számolva ($\rho=0,914$, $p<0,001$). Vagyis amelyik bodobács aktívabb, az jobban fedezi fel a környezetét.

DISZKUSSZIÓ

Elméleti modellek alapján az várható, hogy a szociális evolúciós folyamatok teljesen másképpen zajlanak változatos populációkban, mint egyforma egyedekből állókban. Ezen modellek tesztelésére és így empirikus alátámasztására a verőköltő bodobács potenciálisan optimális modell szervezet, hiszen korábbi vizsgálatok alapján tudjuk, hogy a leggyakrabban vizsgált személyiség-jellegek közül az aktivitás, a bátorság és a felfedezőképeség is konzisztensen jellemző a faj egyedeire.

Mivel vizsgálataink fő célja a szociális viselkedés és az állati személyiség közti összefüggések vizsgálata, első lépésként arra kerestük a választ, hogy ki lehet-e mutatni konzisztens szociális viselkedést verőköltő bodobácsoknál. A későbbiekben pedig szeretnénk megállapítani, van-e kapcsolat az egyedek szociális vonzódása és a köztük fennálló viselkedési különbségek, másképpen az egyedek személyisége között.

Eddigi eredményeink azt mutatják, hogy a bodobácsok csoportjainak kialakulásában az egyedek közti interakciók is szerepet játszanak: laboratóriumi körülmények közt, vagyis állandó környezeti feltételek mellett az aggregáció az egyedek közti szociális interakció hatására alakult ki. Így kiegészítettük Richard Schmuck lárvákkal végzett vizsgálatainak eredményeit [90]: megmutattuk, hogy az egyedek közti vonzódás kifejlett egyedekre is jellemző, illetve azt is, hogy a szociabilitás konzisztensen jellemző a bodobácsokra.

A verőköltő bodobács mellett más rovarfaj esetében is bebizonyosodott már, hogy a csoport kialakulásában az egyedek közti interakcióknak is nagy szerepe van. Broly és munkatársai érdes pinceáskák (*Porcellio scaber*) aggregációját vizsgálták laboratóriumi körülmények közt és kísérleti eredményeik arra engednek következtetni, hogy az áskák csoportjainak kialakulása egyedi preferenciák alapján történik; az aggregáció dinamikáját, valamint a kollektív döntéshozatalt (collective decision-making) pedig az egyedek közti szociális kapcsolatok határozzák meg [95].

A saját vizsgálatunk, illetve Broly kísérletei is alátámasztják Hinde elképzelését, miszerint az egyedek közti kölcsönhatások a szociális struktúra alapját képezik, így részletesebb vizsgálatuk a társas viselkedés tulajdonságainak jobb megértését eredményezheti [55]. Éppen ezért vizsgálatunk következő lépéseként szeretnénk az egyedek közti kapcsolatokat tovább elemezni. Arra vagyunk kíváncsiak, megfigyelhető-e a bodobácsok esetében egyedi preferencia a kapcsolatok kialakításakor; és amennyiben igen, szeretnénk megvizsgálni, hogy ez milyen összefüggésben áll az egyes egyedek személyiség-mintázatával. Ezen kérdések megválaszolása felé tett első lépésünk volt, hogy elvégeztük az egyedek bátorságának, felfedezőképességének és aktivitásának vizsgálatát a korábban Gyuris Enikő és munkatársai által is alkalmazott módszerekkel. Az adatok elemzése jelenleg is tart, így ezekre az igen fontos kérdésekre is hamarosan választ kaphatunk.

A társas viselkedés vizsgálatára kiváló eszköz a hálózetelemzés, melyet a viselkedésetológia területén eddig elsősorban leíró jelleggel alkalmaztak [96]. Mivel a módszer segítségével komplex képet kaphatunk – szinte bármely faj – szociális viselkedéséről az által, hogy átfogó szemléletet biztosít: segít összekapcsolni a csoport funkcionalitását és az azt alkotó egyedek viselkedését [97], az elmúlt években számos vizsgálat során alkalmazták a szociális kapcsolatok funkciójának feltárására.

Thomas Pike és munkatársai tüskés pikókkal (*Gasterosteus aculeatus*) végzett vizsgálatuk során arra keresték a választ, hogy az egyedek személyiség-mintázata befolyásolja-e a szociális kapcsolatok kialakulását a csoporton belül. A kutatók az egyedeket egy előzetesen elvégzett bátorság-teszt során kapott pontszámaik alapján osztották csoportokba, így létrehozva csak félénkebb (alacsony pontszámokat elért), csak bátrabb (magas pontszámmal rendelkező) egyedekből álló, valamint vegyes csoportokat. Kapott eredményeik azt mutatják, hogy a bátrabb pikók összességében kevesebb interakciót tartottak fenn mint a kevésbé bátrak, ugyanakkor ezek egyenletesebben oszlottak el a csoport tagjai közt. Ezzel szemben a félénkebb egyedek preferenciálisan csak a fajtársak egy kis csoportjával léptek interakcióba. A felállított hálózatok, és az azokat jellemző mérőszámok közti eltérés a csak félénkebb és a csak bátrabb egyedekből álló csoportok közt mutatkozott meg legmarkánsabban, de a vegyes csoport esetén is jelen volt [98].

Ugyanakkor ezen eredmények mellett is megválaszolatlan marad egy igen fontos kérdés: vajon egy egyed személyiség-mintázata (és így interakciós stratégiája) határozza meg az egyed hálózaton belüli (topológiai) pozícióját (és ezen keresztül a csoport struktúráját),

vagy az egyed pozíciója alakítja ki annak személyiségét [99]? Mivel a verőköltő bodobácsokra konzisztensen jellemző a szociabilitás és további három személyiség-jelleg, lehetőségünk nyílik a tüskés pikókkal végzett kísérlethez hasonló, ugyanakkor több jelleget figyelembevevő és ezáltal komplexebb vizsgálat elvégzésére, melynek eredményei alapján közelebb kerülhetünk a szociális környezet és a konzisztens egyedi viselkedési különbségek közti kapcsolat megértéséhez.

ÖSSZEFOGLALÁS

Az állatok szociális viselkedésének, valamint személyiségének vizsgálata a viselkedésökológia két dinamikusan fejlődő területe. Az utóbbi években számos olyan publikáció jelent meg, melyek az egyedek közti különbségek jelentőségére és funkciójára mutatnak rá szociális kontextusban.

A szociális viselkedés számtalan formája megfigyelhető az állatvilágban; a fajtársak felismerésétől kezdve az utódgondozáson át a komplex altruisztikus viselkedésformákig. Az állati személyiség (egyedi viselkedési különbségek, melyek a környezettől (kontextustól) függetlenül és időben is egyaránt állandóak) szociális kontextusban történő vizsgálata új megvilágításba helyezheti a szociális viselkedés tanulmányozását.

Elméleti modellek alapján az várható, hogy a szociális evolúciós folyamatok teljesen másképpen zajlanak változatos populációkban, mint egyforma egyedekből állókban. Ezen modellek tesztelésére és így empirikus alátámasztására a verőköltő bodobács potenciálisan optimális modell szervezet, hiszen korábbi vizsgálatok [34] alapján tudjuk, hogy a leggyakrabban vizsgált személyiség-jellegek közül az aktivitás, a bátorság és a felfedezőképesség is konzisztensen jellemző a faj egyedeire.

Mivel vizsgálataink fő célja a szociális viselkedés és az állati személyiség közti összefüggések vizsgálata, első lépésként arra kerestük a választ, hogy ki lehet-e mutatni konzisztens szociális viselkedést verőköltő bodobácsoknál. Eddigi eredményeink azt mutatják, hogy a bodobácsok csoportjainak kialakulásában az egyedek közti interakciók is szerepet játszanak: laboratóriumi körülmények közt, vagyis állandó környezeti feltételek mellett az aggregáció az egyedek közti szociális interakció hatására alakult ki. Továbbá megmutattuk, hogy a szociabilitás konzisztensen jellemző a bodobácsokra, az általunk használt teszt pedig alkalmas ezen személyiség-jelleg mérésére.

Emellett a hálózatelemzés eszköztárának használatával megvizsáltuk az egyes egyedek hálózatban elfoglalt pozíciója, valamint viselkedési-jellemzőik közötti kapcsolatot.

A későbbiekben a szociális viselkedés és a három további, korábban már vizsgált személyiség-jelleg kapcsolatát szeretnénk tovább elemezni, aminek segítségével közelebb kerülhetünk a szociális környezet és a konzisztens egyedi viselkedési különbségek közti kapcsolat jobb megértéséhez.

KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Szeretném megköszönni témavezetőmnek, hogy lehetővé tette számomra a részvételt az MTA-DE "Lendület" Viselkedésökológiai Kutatócsoport munkájában, valamint minden segítséget és támogatást, amit kaptam.

Emellett köszönettel tartozom a kutatócsoport valamennyi tagjának, különösképpen Bán Miklósnak, Bertók Kornélnak, Feró Orsolyának, Gyuris Enikőnek, Végvári Zsoltnak és Vincze Orsolyának.

IRODALOMJEGYZÉK

- [1] Mayr, E. *The growth of biological thought: Diversity, evolution, and inheritance*. Harvard University Press, 1982
- [2] Réale D., Dingemanse N. J. „Personality and individual social specialisation” (Székely T., Moore A. J., Komdeur J., – *Social Behaviour: Genes, Ecology and Evolution*), Cambridge University Press, 2010.
- [3] Wolf M., Weissing F. J. „Animal personalities: consequences for ecology and evolution” *Trends in Ecology & Evolution*, **27** 452-461 (2012)
- [4] Sih, A., Bell, A. & Johnson, J. C. „Behavioral syndromes” (Westneat D., Fox C. – *Evolutionary Behavioral Ecology*) Oxford University Press, 2010
- [5] van Oers K., Klunder M. Drent P. J. „Context dependence of personalities: risk-taking behavior in a social and a nonsocial situation” *Behavioral Ecology*, **4** 716-723 (2005)
- [6] Sih, A., Bell, A. M., Johnson, J. & Ziemba, R. „Behavioral syndromes: an integrative overview” *Q. Rev. Biol.* **79** 241–277 (2004)
- [7] Bell, A. M., Hankison, S. J. & Laskowski, K. L. „The repeatability of behaviour: a meta-analysis” *Anim. Behav.* **77** 771–783 (2009)
- [8] Gosling, S. D. „From mice to men: what can we learn about personality from animal research?” *Psychol. Bull.* **127** 45–86 (2001)
- [9] Jandt, J. M., Bengston, S., Pinter-Wollman, N., Pruitt, J. N., Raine, N. E., Dornhaus, A., Sih, A. „Behavioural syndromes and social insects: personality at multiple levels” *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* **89** 48–67 (2014)
- [10] Kralj-Fišer, S. & Schuett, W. „Studying personality variation in invertebrates: why bother?” *Anim. Behav.* **91** 41–52 (2014)
- [11] Wolf, M., van Doorn, G. S. & Weissing, F. J. „Evolutionary emergence of responsive and unresponsive personalities” *Proc. Natl. Acad. Sci.* **105** 15825–30 (2008)
- [12] Wolf, M. & Weissing, F. J. „An explanatory framework for adaptive personality differences” *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* **365** 3959–68 (2010)
- [13] McNamara, J. M. & Houston, A. I. „State-dependent life histories” *Nature* **380** 215–21 (1996)
- [14] Ehlinger, T. J. & Wilson, D. S. „Complex foraging polymorphism in bluegill sunfish” *Proc. Natl. Acad. Sci.* **85** 1878–82 (1988)

- [15] Koolhaas, J. M., Korte, S. M., De Boer, S. F., Van Der Vegt, B. J., Van Reenen, C. G., Hopster, H., De Jong, I. C., Ruis, M. A., Blokhuis, H. J. „Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology” *Neurosci. Biobehav. Rev.* **23** 925–35 (1999)
- [16] Wilson, D. S. „Adaptive individual differences within single populations” *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* **353** 199–205 (1998)
- [17] McNamara, J. M. & Houston, A. I. *Models of Adaptive Behaviour: An Approach Based on State* Cambridge University Press, 1999
- [18] Kotrschal, A. & Taborsky, B. „Environmental change enhances cognitive abilities in fish” *PLoS Biol.* **8** e1000351 (2010)
- [19] Sih, A. & Bell, A. M. „Insights for behavioral ecology from behavioral syndromes” *Adv. Study Behav. Vol. 38.* **1** 227–281 (2008)
- [20] Dall, S. R. X., Houston, A. I. & McNamara, J. M. „The behavioural ecology of personality: consistent individual differences from an adaptive perspective” *Ecol. Lett.* **7** 734–739 (2004)
- [21] Dingemanse, N. J. & Wolf, M. „Recent models for adaptive personality differences: a review ” *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* **365** 3947–58 (2010)
- [22] Rands, S. A., Cowlshaw, G., Pettifor, R. A., Rowcliffe, J. M. & Johnstone, R. A. „Spontaneous emergence of leaders and followers in foraging pairs” *Nature* **423** 432–434 (2003)
- [23] Wolf, M., Van Doorn, G. S. & Weissing, F. J. „On the coevolution of social responsiveness and behavioural consistency” *Proc. Biol. Sci.* **278** 440–448 (2011)
- [24] McNamara, J. M., Stephens, P. A, Dall, S. R. X. & Houston, A. I. „Evolution of trust and trustworthiness: social awareness favours personality differences” *Proc. Biol. Sci.* **276** 605–613 (2009)
- [25] van Doorn, G. S., Hengeveld, G., Wolf, M. & Weissing, F. J. „The Evolution of Social Dominance I: Two-player Models” *Behaviour* **140** 1305–1332 (2003)
- [26] Rutte, C., Taborsky, M. & Brinkhof, M. W. G. „What sets the odds of winning and losing?” *Trends Ecol. Evol.* **21** 16–21 (2006)
- [27] Taborsky, B. & Oliveira, R. F. R. „Social competence: an evolutionary approach” *Trends Ecol. Evol.* **27** 679–88 (2012)
- [28] Dall, S. R. X. & Griffith, S. C. „An empiricist guide to animal personality variation in ecology and evolution” *Front. Ecol. Evol.* **2** 1–7 (2014)
- [29] Bolnick, D. I., Amarasekare, P., Araújo, M. S., Bürger, R., Levine, J. M., Novak, M., Rudolf, V. H. W., Schreiber, S. J., Urban, M. C., Vasseur, D. A. „Why intraspecific trait variation matters in community ecology” *Trends Ecol. Evol.* **26** 183–92 (2011)
- [30] Cote, J., Clobert, J. „Social personalities influence natal dispersal in a lizard” *Proc. R. Soc. Lond. B*, **274** 383–390 (2007)
- [31] Cote, J., Clobert, J., Brodin, T., Fogarty, S. & Sih, A. „Personality-dependent dispersal: characterization, ontogeny and consequences for spatially structured populations” *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* **365** 4065–4076 (2010)

- [32] Sih, A. „Effects of early stress on behavioral syndromes: an integrated adaptive perspective” *Neurosci. Biobehav. Rev.* **35** 1452–65 (2011)
- [33] Wolf, M., van Doorn, G. S., Leimar, O. & Weissing, F. J. „Life-history trade-offs favour the evolution of animal personalities” *Nature* **447** 581–4 (2007)
- [34] Gyuris, E., Feró, O., Tartally, A. & Barta, Z. „Individual behaviour in firebugs (*Pyrrocoris apterus*)” *Proc. R. Soc. B* **278** 628–33 (2011)
- [35] Møller, A. & Garamszegi, L. „Between individual variation in risk-taking behavior and its life history consequences” *Behav. Ecol.* **23** 843–853 (2012)
- [36] McNamara, J. M., Barta, Z., Fromhage, L. & Houston, A. I. „The coevolution of choosiness and cooperation” *Nature* **451** 189–92 (2008)
- [37] Myerscough, M. R. & Oldroyd, B. P. „Simulation models of the role of genetic variability in social insect task allocation” *Insectes Sociaux* **51** 146–152 (2004)
- [38] Wolf, M., van Doorn, G. S., Leimar, O., Weissing F. J. „The evolution of animal personalities” (Carere, C., Maestripieri, D. – *Animal Personalities: Behavior, Physiology, and Evolution*) University Of Chicago Press, 2013
- [39] Wilson E. O. *Sociobiology: The Abridged Edition* Belknap Press, 1980
- [40] Krause, J., & Ruxton, G. *Living in groups* Oxford University Press, 2002
- [41] Giardina, I. „Collective behavior in animal groups: theoretical models and empirical studies” *HFSP J.* **2** 205–19 (2008)
- [42] Székely T., Moore A. J., Komdeur J. „The uphill climb of sociobiology: towards a new synthesis” (Székely T., Moore A. J., Komdeur J., – *Social Behaviour: Genes, Ecology and Evolution*), Cambridge University Press, 2010.
- [43] Allee, W. C. *Animal aggregations, a study in general sociology* The University of Chicago Press, 1931
- [44] Parrish, J. K. „Complexity, Pattern, and Evolutionary Trade-Offs in Animal Aggregation” *Science* **284** 99–101 (1999)
- [45] Camazine, S., Deneubourg, J., Franks, N.R., Sneyd, J., Theraulaz, G. & Bonabeau, E. *Self-Organization in Biological Systems* Princeton University Press, 2003
- [46] Wilson E. O. *The Insect Societies* Belknap Press, 1971
- [47] Gadagkar, R. „Why the definition of eusociality is not helpful to understand its evolution and what should we do about it” *Oikos* **70** 485–488 (1994)
- [48] Andersson, M. „The evolution of eusociality” *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **15** 165–189 (1984)
- [49] Hamilton, W. D. „The genetical evolution of social behaviour” *J. Theor. Biol.* **7** 1–16 (1964)
- [50] Evans, H. E. „Burrow sharing and nest transfer in the digger wasp *Philanthus gibbosus* (Fabricius)” *Anim. Behav.* **21** 302–308 (1973)

- [51] Cleveland, L. R., Hall, S. R., Sanders, E. P., & Collier, J. „The wood-feeding roach *Cryptocercus*, its protozoa, and the symbiosis between protozoa and roach” *Mem. Am. Acad. Arts Sci.*, **17** 185-342 (1934)
- [52] Hamilton, W. D. „Altruism and related phenomena, mainly in social insects” *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, **1** 193-232. (1972)
- [53] Adams E. S. „Social behavior” (Levin, S. A. – *The Princeton Guide to Ecology*) Princeton University Press, 2009
- [54] Costa, J. T., Hölldobler, B. & Wilson, E. O. *The Other Insect Societies* Belknap Press, 2006
- [55] Hinde, R. „Interactions, relationships and social structure” *Man N. S.* **11** 1–17 (1976)
- [56] de Boer B. „Self organization in language” (Hemelrijk C. – *Self-Organisation and Evolution of Biological and Social Systems*) Cambridge University Press, 2005
- [57] Krause, J., & Ruxton, G. „Important topics in group living ” (Székely T., Moore A. J., Komdeur J., – *Social Behaviour: Genes, Ecology and Evolution*) Cambridge University Press, 2010.
- [58] Sumpter, D. J. T. „The principles of collective animal behaviour” *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* **361** 5–22 (2006)
- [59] Krause, J., Croft, D. P. & James, R. „Social network theory in the behavioural sciences: potential applications” *Behav. Ecol. Sociobiol.* **62** 15–27 (2007)
- [60] Krause, J., Lusseau, D. & James, R. „Animal social networks: an introduction” *Behav. Ecol. Sociobiol.* **63** 967-973 (200)
- [61] Wey, T., Blumstein, D. T., Shen, W. & Jordán, F. „Social network analysis of animal behaviour: a promising tool for the study of sociality” *Anim. Behav.* **75** 333–344 (2008)
- [62] Sih, A., Hanser, S. F. & McHugh, K. A. „Social network theory: new insights and issues for behavioral ecologists” *Behav. Ecol. Sociobiol.* **63** 975–988 (2009)
- [63] Whitehead, H. *Analyzing Animal Societies: Quantitative Methods for Vertebrate Social Analysis* University Of Chicago Press, 2008
- [64] Croft, D. P., James, R. & Krause, J. *Exploring Animal Social Networks* Princeton University Press, 2008
- [65] Bhadra, A., Jordán, F., Sumana, A., Deshpande, S. A. & Gadagkar, R. „A comparative social network analysis of wasp colonies and classrooms: Linking network structure to functioning.” *Ecol. Complex.* **6** 48–55 (2009)
- [66] Royle, N. J., Pike, T. W., Heeb, P., Richner, H. & Kölliker, M. „Offspring social network structure predicts fitness in families” *Proc. R. Soc. B* **279** 4914–22 (2012)
- [67] Krause, J., James, R. Franks D. & Croft, D. *Animal Social Networks* Oxford University Press, 2014
- [68] Peck, M. S. *Further Along the Road Less Travelled* Simon & Schuster, 1993

- [69] Socha, R. *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera) – an experimental model species: a review *Eur. J. Entomol.*, **90** 241–286 (1993)
- [70] Vászárhelyi, T. *Poloskák III. – Heteroptera III.* (Magyarország Állatvilága – Fauna Hungariae XVII. kötet, 3. füzet) Akadémiai Kiadó, 1983
- [71] Prudic, K. L., Skemp, a. K. & Papaj, D. R. „Aposematic coloration, luminance contrast, and the benefits of conspicuousness” *Behav. Ecol.* **18** 41–46 (2006)
- [72] Exnerová, A. & Svádová, K. „European birds and aposematic Heteroptera: review of comparative experiments” *Bull. Insectology* **61** 163–165 (2008)
- [73] Svádová, K. , Exnerová, A., Štys, P., Landová, E., Valenta, J., Fučíková, A. & Socha, R. „Role of different colours of aposematic insects in learning, memory and generalization of naïve bird predators” *Anim. Behav.* **77** 327–336 (2009)
- [74] Exnerová, A., Svádová, K. H., Fucíková, E., Drent, P. & Stys, P. „Personality matters: individual variation in reactions of naïve bird predators to aposematic prey” *Proc. Biol. Sci.* **277** 723–8 (2010)
- [75] Bohlin, T. „The detectability of the colour pattern in the aposematic firebug, *Pyrrhocoris apterus*: an image – based experiment with human “predators.”” *Biol. J. Linn. Soc.* **105** 806–816 (2012)
- [76] Socha, R. & Nemec, V. „Coloration and pteridine pattern in a new, yolk body mutant of *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera: Pyrrhocoridae)” *Eur. J. Entomol.* **93** 525–534 (1996)
- [77] Socha, R. „Cream and albinotic-two new mutations affecting body colour in *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera: Pyrrhocoridae)” *Eur. J. Entomol.* **5759** 17–24 (2011)
- [78] Exnerová, A. & Svádová, K. „Importance of colour in the reaction of passerine predators to aposematic prey: experiments with mutants of *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera)” *Biol. J. Linn. Soc.* **88** 143–153 (2006)
- [79] Farine, J. & Everaerts, C. „Defensive secretions of nymphs and adults of five species of Pyrrhocoridae (Insecta: Heteroptera)” *Biochem. Syst. Ecol.* **21** 363–371 (1993)
- [80] Socha, R. & Zemek, R. „Locomotor activity in adult *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera) in relation to sex, physiological status and wing dimorphism” *Physiol. Entomol.* **25** 383–389 (2000)
- [81] Socha, R. & Zemek, R. „Wing morph related differences in the walking pattern and dispersal in a flightless bug *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera)” *Oikos* **100** 35–42 (2003)
- [82] Socha, R. „Wing morph and age related differences in fertilization success of adult males of a flightless bug, *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera: Pyrrhocoridae)” *Eur. J. Entomol.* **5759** 93–98 (2008)
- [83] Socha, R. „Decreased mating propensity of macropterous morph in a flightless wing-polymorphic insect, *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera)” *Eur. J. Entomol* **101** 539–545 (2004)
- [84] Sula, J., Socha, R. & Zemek, R. „Wing morph-related physiological differences in adults of temperate population of *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera: Pyrrhocoridae)” *Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol.* **121** 365–73 (1998)

- [85] Socha, R., Šula, J. & Zemek, R. „Feeding behaviour, digestive physiology and lipid content in macropterous females of *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera: Pyrrhocoridae)” *Physiol. Entomol.* **23** 91-96 (1998)
- [86] Socha, R. & Zemek, R. „Temporal pattern of feeding activity in the firebug *Pyrrhocoris apterus* and its relation to sex, wing dimorphism and physiological state of adults” *Physiol. Entomol.* **32** 16–25 (2007)
- [87] Kristenova, M. „Seed preferences of *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera: Pyrrhocoridae): Are there specialized trophic populations?” *Eur. J. Entomol.* **108** 581–586 (2011)
- [88] Schöfl, G. & Taborsky, M. „Prolonged tandem formation in firebugs (*Pyrrhocoris apterus*) serves mate-guarding” *Behav. Ecol. Sociobiol.* **52** 426–433 (2002)
- [89] Hodkova, M., & Tatar, M. „Parallels in understanding the endocrine control of lifespan with the firebug *Pyrrhocoris apterus* and the fruit fly *Drosophila melanogaster*” (Flatt, H., Heyland, A. – Mechanisms of Life History Evolution) Oxford University Press, 2011
- [90] Schmuck, R. „Aggregation behavior of the fire bug, *Pyrrhocoris apterus*, with special reference to its assembling scent (Heteroptera: Pyrrhocoridae)” *Entomol. Gen.* **12** 155-169 (1987)
- [91] Schmuck, R. „Adaptive value of aggregation behavior in the fire bug *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera: Pyrrhocoridae)” *Entomol. Gen.* **19** 143-156 (1995)
- [92] Prokopová, M., Veselý, P., Fuchs, R. & Zrzavý, J. „The role of size and colour pattern in protection of developmental stages of the red firebug (*Pyrrhocoris apterus*) against avian predators.” *Biol. J. Linn. Soc.* **100** 890–898 (2010)
- [93] Gyuris, E., Feró, O. & Barta, Z. „Personality traits across ontogeny in firebugs (*Pyrrhocoris apterus*)” *Animal behaviour* **84** 103-109 (2012)
- [94] R Development Core Team „R: a language and environment for statistical computing” Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing
- [95] Broly, P., Mullier, R., Deneubourg, J.-L. & Devigne, C. „Aggregation in woodlice: social interaction and density effects” *Zookeys* **144** 133–44 (2012)
- [96] Royle, N. „Everybody has a social life. Can social network analysis help us understand why not just how? Comment on Pinter-Wollman et al.” *Behav. Ecol.* **25** 256–257 (2013)
- [97] Pinter-Wollman, N. Hobson, E. A. Smith, J. E., Edelman, A. J., Shizuka, D., de Silva, S. Waters, J. S., Prager, S. D., Sasaki, T., Wittemyer, G., Fewell, J. & McDonald, D. B. „The dynamics of animal social networks: analytical, conceptual, and theoretical advances” *Behav. Ecol.* **25** 242–255 (2013)
- [98] Pike, T. W., Samanta, M., Lindström, J. & Royle, N. J. „Behavioural phenotype affects social interactions in an animal network” *Proc. R. Soc. B* **275** 2515–20 (2008)
- [99] Krause, J., James, R. & Croft, D. P. „Personality in the context of social networks” *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* **365** 4099–4106 (2010)