

Egyetemi doktori (PhD) értekezés tézisei

**Individual variation of behaviour in firebugs
(*Pyrrhocoris apterus*): causes and consequences**

**A viselkedés egyedi változatossága a verőköltő bodobácsnál
(*Pyrrhocoris apterus*): okok és következmények**

Gyuris Enikő

Témavezető: Prof. Barta Zoltán



DEBRECENI EGYETEM
Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola
Debrecen, 2013

I. A viselkedés egyedi változatossága a verőköltő bodobácsnál (*Pyrrhocoris apterus*): okok és következmények

I. 1. Bevezetés

Az állati viselkedés tanulmányozása az utóbbi évtizedben egy jelentős változáson ment keresztül. A viselkedésben fellépő egyedi különbségek jelensége, melyet régebben „zajnak”, az egyedfejlődés során fellépő „hibák” következményének tekintettek, ma már a viselkedésökológiai kutatások egyik központi kérdése lett (Réale és mtsai 2010). Ezeket a viselkedésben megjelenő egyedei különbségeket, melyek időn és szituációkon keresztül állandóak, és gyakran egymással összefüggnek szokták viselkedési szindrómának, vérmérsékletnek (temperamentumnak), viselkedési típusnak illetve, állati személyiségnek is definiálni (Sih és mtsai 2004, Réale és mtsai 2007, Sih és Bell 2008). Egy nemrég megjelent tanulmány szerint azonban ezeket az eddig egymás szinonimájaként használt fogalmakat az alábbiak szerint pontosíthatjuk (Herczeg és Garamszegi 2012):

Vérmérséklet: Egy egyedre jellemző hipotetikus jelleg, mely különböző élethelyzetben jelenik meg különböző viselkedésekként (pl. kockázat vállaló viselkedés szintje predációs környezetben).

Állati személyiség: Egyedi viselkedési különbségek, mely kontextusokon és időn keresztül konzisztensek. Leggyakrabban vizsgált személyiség jellegek a bátorság, felfedezőképesség, aktivitás, szociabilitás és agresszivitás (Réale és mtsai 2007).

Viselkedési típus: Egy egyedre jellemző személyiség jelleg.

Viselkedési szindróma: Csoport szinten (pl. populáció) értelmezhető legalább két személyiség jelleg között megjelenő rang-sorrenden alapuló korreláció (Bell 2007).

Az, hogy az emberek rendelkeznek stabil egyedi viselkedésbeli különbséggel már egy régóta köztudott tény (Eysenck 1953), azonban viselkedésökológusok nemrég felfigyeltek arra a jelenségre, hogy ezek a különbségek leegyszerűsödve, de nagyon hasonlóképpen megjelenhetnek állatfajok számunkra teljesen azonosnak tűnő egyedeinél is.

Riechert és Hedrik (1990) a személyiség kutatás kezdeti szakaszán végzett vizsgálata arra a kérdésre kereste a választ, hogy a környezeti hatások hogyan hatnak a korrelált viselkedési minták evolúciójára. Az észak-amerikai sivatagi „füves” pók (*Agelenopsis aperta*) előfordul mind száraz, füves élőhelyeken, mind pedig páradús, folyó menti habitaton is. A száraz élőhelyen kevesebb a préda és kisebb a predációs kockázat, ugyanakkor nagyobb a kompetíció a területért. Ezzel szemben a folyó melletti habitaton a pókok több predátorral találkozhatnak, de magasabb a táplálék ellátottság is és így kisebb a kompetíció. Megfigyelték, hogy a vízi élőhelyen előforduló pókok félénkebbek, sok időt töltenek el a ragadozó előli bujkálással, ugyanis az ebből származó előny nagyobb, mint az adott esetben elszalasztott táplálékból származó hátrány, hiszen nagy a táplálék ellátottság. Ezzel szemben a füves élőhelyeken élő pókoknak a territórium fenntartásáért előnyös agresszívbakként viselkedniük. Ezen természetben megfigyelt két személyiség jelleget (bátorság, agresszivitás) kísérleti úton is tesztelték, és azt tapasztalták, hogy a pókok viselkedése a helyi környezethez való adaptációnak tekinthető, azaz a természetes szelekció a vizes élőhelyen a félénkebb, kevésbé agresszívebb egyedeket, míg a száraz élőhelyeken a bátrabb, agresszívebb egyedeket részesíti előnyben (Riechert és Hall 2000).

A viselkedésben megjelenő egyedi különbségek evolúciós alapjainak megértéséhez egy másik érdekes jelenség a viselkedési „túlfolyás (*spillover*)”, mely azon eseteket írja le, amikor egy jellegre ható pozitív szelekció egy adott helyzetben maladaptív viselkedést eredményez egy másik helyzetben a jellegek közötti kapcsoltság miatt. (Sih és mtsai 2004). Egy észak-amerikai haláspók fajnál (*Dolomedes triton*) azt találták, hogy egyes nőstény pókok gyakran a párzás előtt felfalják a nekik udvarló hímeket (Johnson és Sih 2005). Ez a „prekopulációs kannibalizmus” valószínűleg annak az eredménye, hogy a természetes szelekció azokat a juvenilis nőstényeket részesíti előnyben, akik a táplálékhiány miatt agresszíven viselkedtek. Megfigyelték, hogy az agresszivitás felnőttkorban is stabilan megmarad és korrelál a fekunditással, ugyanakkor egyes esetekben a nőstények a túlzott agresszióért súlyos árát fizetik, azaz nem szaporodnak.

A viselkedési és fiziológiai jellegek sokszor nem függetlenek egymástól és együtt változhatnak, ami miatt egy ún. „viselkedés-fiziológiai szindróma” alakulhat ki (Mather és Logue 2013). Kortet és mtsai (2007) a viselkedésben megjelenő egyedi különbségek és az azt alátámasztó fiziológiai háttér közötti korrelációt tanulmányozták. Három populációból - melyek különböztek a predációs kockázat és parazitáltság tekintetében - gyűjtöttek hím tücsköket (*Gryllus integer*), és vizsgálták, hogy az aktivitásuk (látencia idő), valamint bátorságuk (búvóhelyről való előbújást) hogyan függ össze az immunválaszukkal. Az erősen

predált és parazitált területről gyűjtött tücskök erősebb immunválaszt mutattak, mint a kevésbé veszélyeztetett területről gyűjtöttek. Ugyanakkor a fertőzésre adott „betokozódási” válasz (immunválasz) pozitívan korrelált az aktív válság latenciájával és a búvóhelyről való kibújási idővel a magas predációs nyomású populációban. Ez a vizsgálat egy jó példa arra, hogy a ragadozás és az élősködés növelheti a tücskök parazita rezisztenciába való befektetését, a ragadozók elleni viselkedés potenciális költségeinek ellenére.

A személyiség kutatás egyik központi kérdése, hogy milyen evolúciós okokra vezethető vissza a konzisztens egyedi különbségek megléte. Milyen faktorok idézik elő a személyiség evolúcióját? Hogyan alakítják ezek a faktorok a viselkedés struktúráját és a személyiség egyedfejlődésének stabilitását? Proximális szinten elmondhatjuk, hogy a személyiség jellegek korrelációit genetikai (Mackay 2004), hormonális (Ketterson és Nolan 1999), illetve kognitív (Rolls 2000) mechanizmusok okozzák. Néhány esetben ugyanakkor az állapotban megjelenő egyedi különbségekkel (McNamara és Houston 1996) –pl. morfológiai (Ehlinger és Wilson 1988), fiziológiai (Koolhaas és mtsai 1999), kognitív (Howard és mtsai 1992) – magyarázhatjuk a viselkedési variabilitást. Vannak állapot különbségek, melyek jól megfigyelhetők, pl. a méretbeli különbségek, nemi különbségek, dominanciában való különbségek: míg más állapotbeli különbségek kevésbé látványosak; pl. stressz válasz, tapasztalat. Ezen egyszerűnek tűnő magyarázat ellenére, számos tanulmány egyedi különbségeket ír le azoknál az állatoknál is, amelyek nem különböznek azon állapotukban, melyek fontosak lehetnek a megfigyelt viselkedési jellegeknél (Dingemanse és mtsai 2002, Bell 2007). Emellett felmerül az a kérdés is, hogy miért kellene egy bátor egyednek agresszívebbnek lennie, mint a félénk fajtársaiknak, és miért kellene egy bátor egyednek bátornak maradnia az egyedfejlődés során? Ez a sok esetben tapasztalt limitált rugalmasság azért meglepő, mert a viselkedést, szemben pl. több morfológiai jelleggel, sokáig igen flexibilisnek hitték.

Wolf és mtsai (2013) összegyűjtötték azokat a mechanizmusokat, melyek előidézhetik az állati személyiség evolúcióját. Ezek a mechanizmusok két fő kérdés köré csoportosulnak: (1) mely faktorok idézik elő az adaptív viselkedésbeli változatosságok együttélését egy populáción belül; (2) mely faktoroknak köszönhetően alakultak ki az adaptív korrelációk a viselkedési jellegek között időn és helyzeteken keresztül.

(1) Adaptív *viselkedési változatosság* kialakulásának okai lehetnek:

- (a) állapotban megjelenő különbségek
- (b) frekvencia-függő szelekció
- (c) tér-időbeli változatosság
- (d) nem egyensúlyi dinamikák

(a) Az állapotban lévő különbségeket könnyen megfigyelhetjük. Ha pl. egy populációból kiemelünk két egyedet, akkor jó eséllyel találunk köztük morfológiai vagy fiziológiai különbségeket. De mégis miért kellene az egyedeknek, akik pl. egyedfejlődésük során nem különböztek különbözniük később az állapotukban? Ezek az eltérések annak köszönhetőek, hogy az egyedek állapotára random faktorok különbözőképpen hathatnak, például az egyik egyed gazdag környezetben nő fel, míg a másik szegény környezetben, vagy az egyik egyed megfertőződik, míg a másik nem.

(b) A keresgélő-potyázó játszma során például attól függ az egyed nyeresége, hogy a populációban milyen gyakorisággal van jelen az adott típus; tehát például minél több a keresgélő stratégiát folytató egyed, annál kevésbé lesz előnyös keresgélőnek lenni, ez esetben a szelekció a ritka fenotípusnak fog kedvezni (negatív gyakoriság függő szelekció) (Barta és Giraldeau 1998). A ritkaság előnye eredményezi, hogy a két fenotípus együtt fordul elő adott frekvenciával, stabil egyedi különbségeket kialakítva így az adott populációban. A denzitás-függő forrás-kompetíció szintén elősegítheti azon egyedek stabil együttélését egy populáció belül, akik különbözőképpen aknázzák ki a forrásokat (Wilson 1998).

(c) Környezeti feltételek térben és időben változnak mely variabilitás a szelekciós nyomás eltéréseiben is megjelenik. Szituációtól függ (Moran 1992, Leimar 2005), hogy vajon a populáció a tér és időbeli változatossággal hogyan birkózik meg, és az egyedek hogyan tudnak a helyi környezethez alkalmazkodni. Azokban az esetekben, amikor a különböző környezetek más-más állapotoknak kedveznek, a térbeli változatosság jellemezheti a viselkedési típusok együttélését. A környezet időbeli variabilitásával is gyakran értelmezhetjük a viselkedési típusok együttélését. Jó példa erre Dingemanse és mtsai (2004) vizsgálata, melyben a környezet időbeli fluktuációja segíti a bátor és félénk egyedek együttélését; azaz a környezet egyszer a bátor egyedeket részesíti előnyben, majd máskor pedig a félénkeket.

(d) A fentebb említett példák azt az elképzelést támogatják, hogy a természetes szelekció az egyensúly elérését részesíti előnyben, ahol adott stratégiák léteznek együtt stabil gyakorisággal. Számos esetben azonban nem-egyensúlyi dinamikát is kialakíthatnak változatos faktorok, mint pl. forrás kompetíció (pl. Huisman és Weissing 1999), frekvenciafüggő szelekció (pl. Weissing 1991) vagy szexuális szelekció (pl. Van Doorn és Weissing 2006). Jó példa erre a sok fajnál megfigyelhető „kolonizáció típus” - mely gyakran jobb terjedési képességgel is rendelkezik - és az „otthon-ülő stratégia” együtt élése (Duckworth és Badyaev 2007). Ezeknél az egyedeknél néhányan kolonizálnak, míg mások otthon maradnak (ők viszont jobb kompetítorok); a terjedők általában új területeket is el tudnak foglalni, viszont ez a kolonizációs tulajdonság hátrányos egy zsúfolt környezetben (pl. Duckworth és Kruuk 2009), ezért e két stratégia aránya dinamikusan változik.

Az időn és helyzeteken keresztüli adaptív *korrelációk* (2) kialakulásáért a következő tényezők lehetnek felelősek (Wolf és mtsai 2013):

- (a) különbségek a stabil állapotokban
- (b) különbségek a „változékony” állapotokban
- (c) „társadalmi” minták

(a) Ha egy egyed állapota stabil az időn keresztül, akkor az adaptív állapotfüggő viselkedés is konzisztens marad az időn keresztül. Vannak olyan állapotok, mint például a nem, vagy a különböző kasztok a szociális rovarok között, melynek irreverzibilis tulajdonsága miatt állandó, konzisztens különbségeket eredményez a viselkedésben. Ezek az ún. „velejáró” állapotok (morfológiai, fiziológiai, vagy neurobiológiai tulajdonságok) gyakran egy nagyon komplex és időigényes fejlődési folyamatokon keresztül alakulnak ki, ezért ezek megváltoztatása sok esetben lehetetlen vagy igen költséges. Például a nemi különbségekkel együtt járó viselkedések hasonlóképpen jelenhetnek meg különböző kontextusokban (pl. szülői gondozás vagy párválasztás) korrelált viselkedési jelleg-együtteseket kialakítva így.

(b) Ezzel szemben a „változékony” állapotok nem ennyire merevek, könnyedén tudnak váltani ezért időben igen variábilisak. Ilyen például a hormon összetétel, az energia tartalék, a vérnyomás, mely állapotok különböző faktorok hatására (pl. viselkedés) könnyedén megváltozhatnak. Néhány esetben azonban a viselkedés és az állapot közötti pozitív visszacsatolás segítheti az időbeli konzisztencia kialakulását. Például az egyed annál „optimálisabban” viselkedik egy adott helyzetben minél több korábbi tapasztalata van

(Rosenzweig és Bennett 1996). Jó példa erre a ragadozó biztos felismerése, azaz, ha megtanulta az állat azonosítani a veszélyt, csökkentheti az azonosítás költségét, ami megerősítheti így a kockázatos élettér gyakoribb látogatását (Griffin 2004). Amikor egy adott helyzetben összegyűjtött információk hatással vannak egy másik helyzetben megjelenő viselkedés költség-haszon arányára, ezek a visszacsatolások magyarázhatják a korrelált viselkedések stabil különbségeit.

(c) A „társadalmi minták” hatása is stabilizálhatja az idő és kontextuson keresztüli korrelációt, azzal, hogy egy egyed a viselkedését a többi egyeddel való korábbi interakciója révén állítja be (Nowak és Sigmund 1998, Leimar és Hammerstein 2001). Jó példa erre a győztes-vesztes effektus, melyet számos állatfajnál leírtak már (Chase és mstai 1994). Eszerint azok az egyedek, akik egy korábbi harcban győztesként kerültek ki, a következő mérkőzésben is jó eséllyel nyerni fognak, míg azok, akik vesztek nagy eséllyel újra veszíteni fognak. Egy lehetséges magyarázat erre, hogy az egyed korábbi „sikerét” egy „random múltbeli aszimmetriaként” használja az adott szituációban (Parker 1974, Maynard Smith és Parker 1976, Van Doorn és mtsai 2003a, b).

Viselkedési szindrómának a legalább két személyiség jelleg között megjelenő rangsorrenden alapuló korrelációt nevezzük, melynek jelenléte vagy hiánya egy csoportra jellemző tulajdonság (Bell 2007). Herczeg és Garamszegi (2012) a viselkedési szindrómát egy új megközelítésbe helyezi, azaz a jelenséget egyedi szinten és egy folytonos skálán határozza meg a populációs szintű értelmezés helyett. Feltételezik, hogyha a populációs szintű szindrómák a természetes szelekció eredményének tekinthetők, akkor a stabil viselkedési jelleg együttesnek örökölhethetők kellene lennie és egyedi szinten fitness előnyöket kellene eredményeznie. Bevezettek egy olyan mérőszámot, mely az egyedi eltérést méri a szindróma által predikált tökéletes korrelációtól. Ez azért hasznos, mert így lehetőség nyílna olyan evolúciós mechanizmusok tanulmányozására melyek a viselkedési korrelációkért felelősek (pl. bátorság és agresszió között). Ezt az indexet úgy határozhatjuk meg, hogy először az egyes viselkedési jellegek rangokat kapnak, majd az egyes egyedek értékét kiszámoljuk a két viselkedés rangjai közötti különbségeinek abszolút értékeit véve. Dingemanse és mtsai (2012) ezzel szemben a viselkedési szindrómát nem egyszerűen csak egyedeken belüli fenotipikus korrelációnak tekintik, hanem egyedek közötti korrelációnak (mely kizárólag az egyedek közötti hatásoknak köszönhető – mint pl. additív genetikai, állandó környezeti korrelációknak). Az egyedek közötti variancia azt méri, hogy az egyedek mennyire

különböznek egymástól az „átlagos fenotípusukban”, míg az egyeden belüli variancia azt méri, hogy az ismételt válaszok mennyire különböznek egymástól ugyanazon egyeden belül. Ha például az állatokkal bátorság és agresszió tesztet is végzünk, és ezt megismételjük, akkor tudjuk mérni mind az egyeden belüli mind pedig az egyedek közötti korrelációt. Dingemanse és mstai (2012) szerint ahelyett, hogy azt tanulmányoznánk, hogy az individuumok mennyire különböznek a tökéletes korrelációtól (Herczeg és Garamszegi 2012), azt kellene vizsgálni, hogy az egyedek mennyire különböznek a megfigyelt egyedek közötti korrelációtól. Az egyedek közötti adott korrelációból eredő eltérésnek több biológiai értelme van Dingemanse és mtsai (2012) szerint, ugyanis például a viselkedési konzisztencia relatív szintje, mint egyfajta fitness indikátor a szexuális szelekció tárgyát képezheti (Dall és mtsai 2004, Schuett és mtsai 2010). Garamszegi és Herczeg (2012) szerint azonban elengedhetetlenül fontos a fenotípusos korrelációk egyedek közötti és egyeden belüli változatainak elkülönítése, és az empirikus vizsgálatok során mindkét mérőszámot érdemes figyelembe venni. Mindezek tükrében úgy gondolom, hogy mind az egyedek közötti és az egyeden belüli korreláció tanulmányozása megalapozott, és fontos lehet az állati személyiségek vizsgálatában, azonban hogy melyik megközelítés bizonyul tudományosan hasznosabbnak a későbbi empirikus vizsgálatok során derül ki.

Milyen ökológiai és evolúciós következményei lehetnek a személyiségbeli különbségeknek és milyen fontosabb alkalmazási területei (Wolf és Weissing 2012)?

(1) *Életmenet és demográfia*: a viselkedési különbségek fontos hatással lehetnek a különböző életmenet jellegekre és demográfiai változásokra, mely variabilitás hatással van a fitnessre és a populáció növekedési rátájára (pl. az egyedek a forrásokat és a környezetüket különbözőképpen használják).

(2) *Populáció denzitás és produktivitás*: a különbségek felerősíthetik a populáció eltartóképességét, és produktivitását (pl. kompetíció elkerülése révén, Huges és mtsai 2008).

(3) *Terjedés, kolonizáció és invázió*: az új habitatok megtalálásánál fontos lehet, ha különböző viselkedési típussal rendelkeznek az egyedek, mely később a populáció stabilitását és „szívósságát” növeli (Chapple és mtsai 2012)

(4) *Szociális evolúció*: a különbségek megváltoztathatják a szociális evolúció irányát és kimenetelét (pl.: kölcsönhatás a szociális válaszkészség és konzisztencia között; partnerválasztás, hátrányelv, McNamara és Leimar 2010)

(5) „Átviteli dinamika”: különbségek figyelhetők meg a betegségek iránti fogékonyságban, és fertőzőképességben, valamint az információterjedés sebességét is nagyban befolyásolhatja az egyedi variabilitás (Barber és Dingemanse 2010)

(6) *Fajképződés*: a viselkedési különbségek hozzájárulhatnak a kezdeti fajok divergenciájához, azzal, hogy megfelelő körülményeket teremtenek a kompetitív fajképződéshez (Duckworth 2009)

(7) *Evolúció sebessége és adaptációs lehetőségek*: a különbségek felgyorsíthatják az evolúciót, a környezeti változásokra adott gyors alkalmazkodással (Barrett és Schluter 2008)

I. 2. Célkitűzések

Jól látható, hogy a személyiség kutatás egy igen fiatal és dinamikusan fejlődő tudományterület, mely során sok elméleti hipotézis született arról (Wolf és Weissing 2010), hogy mi tartja fent az egyedi varianciát, viszont ezek tesztelése és értelmezése napjaink egyik fontos feladata. A fentiek alapján disszertációm egyik célja kidolgozni egy rendszert, mely a megfelelő modell állattal lehetővé teszi, hogy labor körülmények között jól mérhetőek és vizsgálhatóak legyenek a viselkedésben megjelenő egyedi különbségek.

Módszerek

Európa egyik legközönségesebb poloskafajával a **verőköltő bodobáccsal** (*Pyrrhocoris apterus*) szinte mindenhol találkozhatunk, kedvelt előfordulási helye a hársfák környéke. Mivel jól határozható, tömeges előfordulása miatt könnyen begyűjthető, laboratóriumi körülmények között gond nélkül tenyésztethető és igen széles szakirodalom foglalkozik velük, ezért ideális alanyai vizsgálatainknak. Két közismert megjelenési formája a szárnyas és a szárnyatlan formák fiziológiájuk és viselkedésüket tekintve is különbözőek (Socha 1993), mely tulajdonsága miatt alkalmas modell állat az első cikkben (*I. cikk*) leírt kérdések megválaszolásához.

Állati személyiség mérésere az alábbi módszert használtuk (Gyuris és mtsai 2011, 2012): egy 55 cm átmérőjű kivilágított arénában futtattuk az egyedeket, mely arénában 4 gumidugót helyeztünk el, mint ismeretlen tárgyat. Minden egyedet két szituációban teszteltünk, egyrészt egy ún. bátorság teszttel mértük azt, hogy milyen hamar bújik elő az állat a búvóhelyéről,

majd pedig az ún. „nyitott aréna” (*open field*) teszttel az bodobácsok útvonal koordinátái alapján mértük, hogy mennyire alaposan fedezi fel az egyed a környezetét, illetve mennyire aktívan viselkedik. A módszer validálása során a bodobácsokkal négyszer végeztük el a teszteket, így megmutatva, hogy a mért jellegek ismételhetőek. A módszer segítségével jól tudjuk mérni a szakirodalomban leggyakrabban vizsgált személyiség jellegek közül a bátorságot, aktivitást és felfedező képességet.

Disszertációm további céljai e módszer segítségével egyrészt vizsgálni azt, hogy vajon mérhető-e stabil egyedi különbség a verőköltő bodobács egyedeinél, valamint az életmenetbeli különbségek magyarázzák-e a személyiségben megjelenő stabil különbségeket egy adott populációban (*I. cikk*). Másrészt mennyire marad állandó, illetve milyen tengelyek mentén változik a személyiség a bodobácsok egyedfejlődése során (*II. cikk*). Harmadrészt arra a kérdésre keresem a választ, hogy hogyan befolyásolja egy parazitafertőzés (*III. cikk*) az adott személyiségbeli különbségeket (*IV. kézirat*).

I. 2. 1. Konzisztens egyedi különbségek a viselkedésben

Wolf és munkatársainak (2007) tanulmánya egy adaptív magyarázattal szolgál arra a kérdésre, hogy miért léteznek stabilan egyidejűleg különböző típusú személyiségek egy populációban. Az elméleti modell az életmenet teórián alapszik, mely szerint a várható jövőbeli szaporodási érték különbségei a kockázatvállaló viselkedésben is különbségeket kellene, hogy eredményezzenek. Azoknak, akiknek jók a jövőbeni esélyeik, azaz sok veszítenivalójuk van, kockázatkerülőbben kellene viselkedniük, mint azoknak, akiknek rosszabbak a jövőbeni esélyeik. Mivel az egyes viselkedési jegyek kapcsolatosak, ezért a kockázatvállaló viselkedés összefügghet pl. az agresszióval, aktivitással és mindez az állatok személyiségének evolúcióját eredményezi. Disszertációm e fejezetében célom megvizsgálni azt, hogy alátámasztható-e a fenti elmélet, azaz azok az egyedek, akik különböző életmenet stratégiával, és így eltérő jövőbeli szaporodási értékkel rendelkeznek különböző személyiségűek-e. A kérdés tesztelésére a verőköltő bodobács kiváló modell állat, hiszen a két, morfológiailag eltérő megjelenési formája különböző életmenet stratégiával rendelkezik. A szárnyas bodobácsokról tudjuk, hogy jobban terjednek, annak ellenére, hogy nem tudnak repülni, míg a szárnyatlan formák korábban kezdenek el szaporodni (Socha és Zemek 2003, Socha és Zemek

2004). Feltételezzük tehát, hogy mivel a szárnyas bodobácsoknak kisebb a reziduális reprodukív értéke (mivel felnőtté válás után előbb terjed, ami kockázatos, és csak azután kezd szaporodni), mint a szárnyatlannak, ezért nekik bátrabbnak és felfedezőbbnek kellene lenniük.

I. 2. 2. Személyiségjegyek stabilitása és változásai az egyedfejlődés során

Azok a korai körülmények, melyeket az egyed életének kezdeti szakaszában tapasztal, fontos hatással lehetnek életének későbbi periódusaira (Lumma és Brock 2002). Labor patkányoknál (*Rattus norvegicus*) például azt találták, hogy a korai fejlődés megváltoztathatja a személyiség fejlődését; akik nagyobb súllyal születtek bátrabbak és felfedezőbbek voltak (Rödel és Meyer 2011). Egy egyed az élete során meghatározott élet-szakaszokon megy keresztül (pl. gyerekkor, pubertás, felnőttkor). Az egyes életszakaszokon belül az egyedeknek eltérő kihívásokkal kell szembenéznie (pl. juvenilis korban elsődleges cél a növekedés, míg felnőttként a szaporodás), és a szelekciós erők is különbözőképpen hathatnak rá (McNamara és mtsai 2009), így az adott szakaszban más-más tulajdonságok lesznek előnyösek. Ezek alapján feltételezzük, hogy az egyedek ugyanarra a szituációra másként fognak reagálni a különböző életszakaszokban. Ezért azt várhatjuk, hogy e fontosabb életszakasz átmenetek során (pl. felnőtté válás, szexuális érése), amikor a fejlődés az egyik szakaszból a másikba lép, a személyiség is megváltozik. Kimutatták például, hogy a texasi tücsök (*Gryllus integer*) lárvakorban a predációs kockázat ellenére is az intenzív táplálkozásra szelektálódott azért, hogy minél nagyobbra nőjön, mivel ezzel jelentős előnyhöz juthat felnőttként (Hedrick és Kortet 2012). Ugyanakkor egy szexuálisan érett egyednek érdemes kockázatkerülőbbnek lennie, mivel már korábban sikeresen összegyűjtötte azokat a forrásokat, melyeket a szaporodásba fektetnek (Niemelä és mtsai 2012). Ez a példa is illusztrálja, hogy életmenet evolúciós megfontolások alapján várható, hogy a korai életszakaszokon az egyedek arra adaptálódtak, hogy maximalizálják a növekedésüket, túlélésüket és terjedésüket, míg a felnőttkorban arra, hogy maximalizálják a szaporodási rátájukat (McNamara 1996, Roff 2002). Disszertációm alkotó második cikkben (harmadik rész) arra a kérdésre keresem a választ, hogy a személyiség hogyan változik az életmenet jellegek tükrében egy nagyobb életszakasz váltáson keresztül. Stamps és Groothuis (2010) tanulmánya alapján, két szinten vizsgáljuk az egyedfejlődés során bekövetkező változásokat verőköltő bodobácsoknál (*Pyrrhocoris apterus*). Egyedi konzisztenciát mérve azt teszteljük, hogy egy egyed mennyire

hasonlóan viselkedik ugyanabban a szituációban különböző időkben. Csoportos szinten egyrészt teszteljük azt, hogy az adott viselkedési különbségek mennyire maradnak stabilak az egyedfejlődés során (*rang konzisztencia*), másrészt vizsgáljuk azt is, hogy a szexuális érettség előtt és után lévő bodobácsok viselkedése mennyire különbözik (*csoportátlag konzisztenciája*). Harmadrészt pedig azt tanulmányozzuk, hogy a viselkedési jellegek egymáshoz viszonyított helyzete mennyire hasonló a két életszakaszban (*strukturális konzisztencia*). A kérdés megválaszolására a fentebb leírt személyiségtesztet alkalmazzuk.

I. 2. 3. A *Hemipteroseius adleri* atka megjelenése hazánkban

A *Hemipteroseius adleri* (Costa 1968) atka az Otopheidomenidae családba tartozik, mely családba lévő rovarokat parazitáló életmódot folytatnak (Lindquist és mtsai 2009). A *Hemipteroseius* genusból csak ez a faj ismert Európából (Lengyelországból és Litvániából) valamint Izraelből (Lewandowski és Szafranek (2005), Costa 1968) és a verőköltő bodobácsokon (*Pyrrhocoris apterus*) él. Feltételezhető volt, hogy ahol verőköltő bodobács él, mindenhol előfordul, azonban Magyarországi megjelenését mi írtuk le először. Disszertációm ötödik fejezete a *H.adleri* hazai előfordulását leíró cikkből áll.

I. 2. 4. A verőköltő bodobácsok (*Pyrrhocoris apterus*) személyiségjegyeinek és a *Hemipteroseius adleri* atkának kapcsolata

A bátor állatoknál a halálozás fő oka általában a ragadozás, melynek fontos szerepe van az olyan jellegek evolúciójában, mint például az aktivitás, vakmerőség, felfedezőkedv (Dingemanse 2007). A kockázatvállalás adaptív jelentősége annak relatív költség-haszon arányától függ: ha a ragadozás esélye kicsi, akkor a bátor egyedek fitnesselőnybe kerülnek, viszont ha a ragadozás nagy, akkor a félénk egyedeknek lesz magasabb a fitnessük (Sih és mtsai 2004). A parazitizmus a ragadozáshoz hasonló fitnessköltségeket jelenthet, mivel a paraziták jelentős mortalitási tényezők de halált nem okozó fitnessköltségek forrásai is lehetnek (Raffel és mtsai 2008, Rohr és mtsai 2009). E hatás miatt és mivel bizonyos személyiségjellegek befolyásolhatják a parazitáltságot vagy parazitákkal szembeni rezisztencia valószínűségét (Wilson és mtsai 1993, Hart 1997), feltételezhetjük, hogy a

paraziták befolyásolják a személyiség kialakulásának evolúcióját. Az egyik tendencia szerint a paraziták szelektív hatást gyakorolnak a személyiség és viselkedési jegyekre, melynek oka az, hogy az egyed viselkedés típusa befolyásolhatja a gazdaszervezetté válást. A második irányvonal szerint a paraziták maguk idézik elő egy adott gazda-viselkedéstípus egyedi különbségeit a helyi fertőzött populációkban, azaz a parazita-fertőzés következményének tekinthető a gazda állapota és így a személyisége is (Barber és Dingemanse 2010). Disszertációm e fejezetében célom megvizsgálni, hogyan hat a *Hemipteroseius adleri* ektoparazita atka a verőköltő bodobács viselkedésére. Ennek során természetes populációkból begyűjtött fertőzött és nem fertőzött egyedek személyiségét mértük, és a tesztek során a fentebb leírt két irányvonalat teszteltük statisztikailag, azaz vajon hogyan hat a fertőzöttség mértéke a bodobácsok viselkedésére, illetve vajon az egyed viselkedési típusa hogyan befolyásolja a gazdaszervezetté válást. További célom a vizsgálattal egy nemrég leírt jelenség igazolása, mely szerint a bodobácsok azért, hogy elkerüljék, a *H.adleri* atkát, megváltoztatják élőhelyüket, azaz egyes egyedek legalább 1 méter magasra másznak a fán. Kimutatták, hogy az avarból gyűjtött bodobácsok fertőzöttebbek voltak, mint a fáról gyűjtöttek (Zemek és Socha 2009). A gyűjtés során regisztráltuk, hogy mely habitatból gyűjtöttük a bodobácsot, és ennek segítségével tesztelni tudjuk, hogy vajon a különböző helyről gyűjtött egyedek különböznek-e a személyiségükben.

I. 3. Az értekezés új tudományos eredményei

I. 3. 1. Konzisztens egyedi különbségek a viselkedésben

Gyuris, E., Feró, O., Tartally, A., Barta, Z. Individual behaviour in firebugs (*Pyrrhocoris apterus*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2011, 278 (1705) 628-633.

Sikerült megmutatnunk, hogy mind a szárnyas és szárnyatlan bodobácsoknál jól mérhetőek személyiségbeli különbségek, azaz különböző egyedek különböző szituációkban hasonlóan viselkedtek. Eredményeink jól alátámasztják a Wolf és mtsai (2007) által kidolgozott modellt, mely szerint a különböző szaporodási érték „elvárásokkal” rendelkező egyedek várhatóan különböznek a személyiségükben. Szárnyas és szárnyatlan verőköltő bodobácsok személyiségét mérve azt kaptuk, hogy a szárnyas nőstények bátrabban és felfedezőbben

viselkednek, mint a szárnyatlanok. Ez a különbség támogatja a fent említett hipotézist, ugyanis korábban kimutatták, hogy a két morfológiai forma különböző életmenet stratégiával rendelkezik. Mivel a nőtények többet fektetnek a szaporodásba a nagy és értékes petecsomó révén, mint a hímek, ezért feltételezzük, hogy rájuk jobban hatnak az életmenetbeli különbségek, és ezért nem találtunk különbségeket a szárnyas és szárnyatlan hímek viselkedésében.

I. 3. 2. Személyiségjegyek stabilitása és változásai az egyedfejlődés során

Gyuris, E., Feró, O., Barta, Z. *Personality traits across ontogeny in firebugs (Pyrrhocoris apterus)*, *Animal behaviour*, 2012, **84**, 103-109.

Kutatásunk során azt találtuk, hogy a verőköltő bodobács konzisztens viselkedést mutat azon fontos élet-szakasz átmeneten keresztül, mely során eléri a szexuális érettséget, valamint a viselkedési változók egymáshoz viszonyított helyzete, azaz a korrelációs struktúrája sem változik ezen átmenet során, melyhez hasonló eredményt talált Rödel és Meyer (2011) laboratóriumi patkányoknál. Eredményeink alapján elmondható továbbá, hogy a viselkedés leginkább felnőttkorban konzisztens, ami azért érdekes, mert humán tanulmányok is azt igazolják, hogy a korral egyre kevésbé változik a személyiség (Roberts és mtsai 2001). A viselkedési jellegek abszolút értékeinek változásait vizsgálva azt kaptuk, hogy a lárvák és a felnőtt egyedek alapvetően másképp viselkednek. A lárvák hamarabb kezdik el felderíteni az új környezetüket, azaz bátrabban viselkednek, mint a felnőtt bodobácsok, több ismeretlen tárgyat látogatnak, alaposabban felfedezve a környezetüket, illetve aktívabbak is voltak. Ezek a különbségek magyarázhatóak azzal is, hogy a különböző életszakaszokban az egyedek különböző életmenet kilátásokkal rendelkeznek (Wolf és mtsai 2007, McNamara és mtsai 2009). Feltételezzük, hogy a lárváknak az elsődleges céljuk a táplálkozás, míg a felnőtt egyedeknek a szaporodás (Roff 2002), ezért a lárvák magasabb predációs veszélyt is elviselnek. Más-más életszakaszokban ezért a különböző viselkedések vagy ugyanannak a viselkedésnek a különböző szintjei lesznek előnyösek (Wolf és mtsai 2007), mely hipotézist eredményeink is alátámasztanak.

I. 3. 3. A *Hemipteroseius adleri* atka megjelenése hazánkban

Kontschán, J., Gyuris, E. - *Hemipteroseius adleri* Costa, 1968 collected on red firebug: the first record of the family Otopheidomenidae Treat, 1955 (Acari: Mesostigmata) in Hungary. *Opusc. Zool. Budapest*, 2010, **41** (2), 241-243.

Disszertációm ötödik fejezetében (III. cikk) egy a hazai faunára új atkafaj leírását mutatom be.

I. 3. 4. A verőköltő bodobácsok (*Pyrrhocoris apterus*) személyiségjegyeinek és a *Hemipteroseius adleri* atkának kapcsolata

Gyuris, E., Hankó, J. F., Feró, O., Barta Z. Ectoparasitic mites (*Hemipteroseius adleri*) and firebugs' (*Pyrrhocoris apterus*) personality traits (kézirat)

Célunk a vizsgálattal az volt, hogy megnézzük van-e kapcsolat a verőköltő bodobácsok személyisége és a rajtuk található ektoparazita atka (*H.adleri*) okozta fertőzés között. A természetes élőhelyükről begyűjtött *H. adleri*vel fertőzött és nem fertőzött bodobácsok viselkedésének összehasonlítása során azt kaptuk, hogy mind a fertőzött és nem fertőzött egyedeknél is mérhetőek személyiségbeli különbségek (bátorság, felfedező képesség, aktivitás), illetve a viselkedési változók egymáshoz viszonyított helyzete is hasonló. A verőköltő bodobácsoknál megfigyelhető egy a parazita fertőzés elkerülésére szolgáló élőhely váltó viselkedés (Zemek és Socha 2009) azaz a bodobácsok azért, hogy elkerüljék az atkákat magasabbra másznak a fára. E jelenség alapján vizsgáltuk a különböző habitatról gyűjtött bodobácsok személyiségét és fertőzöttségét. Habár a vizsgált populációinkban nem találtunk szignifikáns különbséget a különböző helyekről gyűjtött bodobácsokon lévő atkák prevalencia értékei között, azonban eredményeink alapján elmondható, hogy a három habitat közül a fatörzs alján a legkisebb a fertőzés súlyossága. Mivel természetben megfigyelt populációt vizsgáltunk, és kísérletes vizsgálat nem történt, ezért nem tudjuk biztosan, hogy vajon a mutatott viselkedés a fertőzés következménye, vagy azért lettek atkások az egyedek, mert egy adott módon viselkedtek (Barber és Dingemanse 2010). Kutatásunk során ezért statisztikailag megnéztük mindkét irányt, és azt találtuk, hogy a viselkedésre egy enyhe hatása van a fertőzés mértékének, ami szerint az alapvetően hímekhez képes félénkebben viselkedő nőstények

bátrabbak lesznek. Megvizsgáltuk továbbá azt is, hogy vajon a mért viselkedési változók hogyan hatnak az atkaszámra, és azt találtuk, hogy a bátrabb nőstények nagyobb eséllyel fertőződtek meg, mint a félénkek. Ezen eredmények pontosabb alátámasztására azonban további labor vizsgálatok folynak, mely során fertőzést modellezünk, és így tudjuk majd vizsgálni a fertőzés előtti és utáni viselkedést. Morfológiai méréseket is végeztük a begyűjtött bodobácsokkal, többek között szimmetriát is mértünk, és eredményeink azt mutatják, hogy a kevésbé szimmetrikusabb egyedeken több atka fordul elő. Ezek alapján valószínűsíthetjük, hogy egyfajta minőség szignál lehet a szimmetria utalva az egyed fejlődési rendellenségeire.

I. 4. Összefoglalás és jövőbeni tervek

A viselkedésben megjelenő konzisztens egyedi variabilitás meglepte egy igen komplex, összetett jelenség, melyet állati személyiségnek, viselkedési szindrómának, illetve vérmérsékletnek definiál a szakirodalom (Bell 2007, Réale és mtsai 2007); és melynek okai és következményei a viselkedésbiológia egy fiatal, dinamikusan fejlődő tudományterületének aktuális kérdései közé tartozik. Munkám során egyik fő célom volt beállítani egy rendszert, mellyel egyszerűen, világosan tudjuk mérni ezeket a viselkedésben megjelenő stabil egyedi különbségeket (*I. cikk*).

Jelenleg az ízeltlábúak alkotják Földünk élőlényfajainak több mint kétharmadát, ezért tanulmányozásuk során a viselkedésekben megjelenő különbségek egy széles skáláját ismerhetjük meg. A fentebb említett kérdések megválaszolására irányuló vizsgálatok nagy részét mégis gerinceseken végzik, annak ellenére, hogy több okból is érdemes modell állatnak ízeltlábút választani. Viszonylag kis testméretűek, nagy mennyiségben tarthatóak laborban; általában rövid életciklusúak, így akár egy egyed teljes életútját is végigkövethetjük és etikai engedélyek nélkül is végezhetünk velük kísérleteket. Ezen előnyöket kihasználva választottuk modell állatnak a verőköltő bodobácsot (*Pyrrhocoris apterus*), mely állat további előnye, hogy rendkívül közönséges, jól határozható, tömegesen előforduló rovar. Jelen disszertációmban bemutatott módszer alkalmas a leggyakrabban mért személyiség jelek közül a bátorság, felfedezőképeség és aktivitás mérésére. A vizsgálatok elvégzése és a tesztek kiépítése egyszerű és a bemutatott statisztikai eljárások is jól alkalmazhatóak akár más állatfajok esetében is.

A viselkedésben megjelenő stabil egyedi variancia kialakulásának magyarázatára az utóbbi néhány évben számos elméleti hipotézis született (Wolf és Weissing 2010), azonban ezek igazolására empirikus vizsgálatok szükségesek. Dolgozatom harmadik fejezetében (*I. cikk*) egy ilyen hiányt pótlók, és egy elméleti modellt (Wolf 2007) tesztelek, mely feltételezi, hogy ezek a különbségek annak köszönhetőek, hogy az egyedek az aktuális és későbbi szaporodási értékük optimalizálása miatt különböző életmenet stratégiát használnak. A verőköltő bodobács két megjelenési formája alkalmasnak tűnt e kérdés megválaszolására, és eredményeink alapján az a következtetés vonható le, hogy az eltérő életmenet stratégiák megléte (esetünkben ez stabil állapot különbségeket is jelent, azaz szárnyas és szárnyatlan egyedekkel dolgozunk) eltérő személyiséget is jelent (Gyuris és mtsai 2011). Ezen különbségek viszont csak a nőstény egyedeknél jelentek meg, melyet feltételezünk, hogy azért lehet, mert a nemek eltérő energiát fektetnek az aktuális szaporodási értékükbe. Ezen eredmények további kérdéseket vetnek fel, mint például mennyire segíti elő egy populáció stabilizálását (Chapple és mtsai 2012) a különböző morfológiai formák aránya, mennyire stabil vagy épp nem-egyensúlyi dinamikát (Van Doorn és Weissing 2006) követ e formák együtt létezése egy populáción belül.

Dolgozatom negyedik fejezetében (*II. cikk*) egy fontos életszakasz átmeneten keresztüli személyiség változást vizsgálók (Gyuris és mtsai 2012). A verőköltő bodobács utolsó vedlése során eléri a szexuális érettséget és kifejlett rovarrá fejlődik. Eredményeink szerint ezen átmeneten keresztül is konzisztens marad a személyiség, azonban az utolsó vedlés előtt lévő lárvák másképp viselkednek, mint a felnőtt egyedek. Feltételezzük, hogy mindez annak köszönhető, hogy adott életszakaszok alatt eltérő életmenet kilátásokkal rendelkeznek az egyedek (McNamara és mtsai 2009). Ebben a vizsgálatban a Stamps és Groothuis (2010) által az állati személyiség mérésére bevezetett indexeket alkalmaztuk, mely során egyedi és csoportos szinten is mértük a személyiség változását. Ezzel a tanulmánnyal rávilágítottunk arra, hogy fontos és hasznos ezen indexek használata, hiszem más-más szempontból mérve a személyiséget különböző kérdésekre kaphatunk választ. Disszertációm e fejezetének egy további fontos eredménye szerint a személyiség leginkább felnőtt korban marad konzisztens, mely eredmény jól egybeesik humán tanulmányoknál találtakkal (Roberts és mtsai 2001). Olyan további kérdések megválaszolásához adhat alapot a tanulmányunk, mint például mely fontosabb életszakasz átmenetek során változik a személyiség és milyen tengelyek mentén.

Disszertációm ötödik fejezete (*III. cikk*) egy a hazai faunára új atkafaj (*Hemipteroseius adleri*) leírását tartalmazó leíró cikkből áll (Kontschán és Gyuris 2010), mely ektoparazita

atka a verőköltő bodobácsok szárnya alatt található. A viselkedésben megjelenő egyedi különbségekért felelős ökológiai faktorok közül a parazitizmus is egy potenciálisan fontos tényező lehet, viszont e hatások irányáról és következményeiről kevés információnk van (Barber és Dingemanse 2010). Dolgozatom utolsó részében célozom megvizsgálni e parazita atka és a verőköltő bodobács személyiségjegyeink kapcsolatát. A kutatás során összehasonlítottuk a természetből begyűjtött fertőzött és nem fertőzött egyedek személyiségjegyeit, valamint statisztikailag megnéztük azt is, hogy a fertőzés mértékének milyen hatása van a viselkedésre, és fordítva a viselkedésnek milyen hatás van a fertőzésre, egy általános képet kapva így a rendszerről. Erre a vizsgálatra építve, jelenleg további kutatások folynak annak kiderítésére, hogy vajon az egyed immunrendszerének válasz reakciója milyen kapcsolatban van a fertőzés mértékével; lehet-e kísérleti úton modellezni azt.

A fentebb említett stabil viselkedésbeli változatosságok kialakulásának okai és következményei nem egyértelműek, számos kérdés megválaszolásra vár még. A verőköltő bodobács nem euszociális rovar, viszont a szakirodalom a szociális viselkedés egy kezdeti formájába, a preszociális viselkedésű állatokhoz sorolja (Socha 1993). Megfigyelhetjük, hogy főleg ősszel és tavasz elején csoportokba tömörülnek, viszont nem tudjuk, hogy vajon mindez egy passzív aggregálódás vagy az egyedek társas hajlama miatt alakul ki. Jelenleg futó vizsgálatunkban a társas viselkedés mérésére kialakított teszttel mérjük, hogy kimutatható-e egyedi variancia az egyedek szociális viselkedésében, illetve mindez milyen összefüggésben van az állati személyiséggel.

I. 5. Köszönetnyilvánítás

Elsősorban témavezetőmnak Prof. Barta Zoltánnak szeretnék köszönetet nyilvánítani, aki azontúl, hogy biztosította a lehetőséget a kutatásokhoz, rengeteg szakmai segítséget és támogatást nyújtott. Külön köszönöm Dr. Bán Miklós, Bertók Kornél, Cihat Tímea, Feró Orsolya, Dr. Földvári Mihály, Hankó Júlia Fruzsina, Dr. Kontschán Jenő, Löki Viktor, Molnár László, Dr. Tartally András, Dr. Tökölyi Jácint és a Debreceni Egyetem Viselkedésökológiai Kutatócsoport valamennyi tagjának segítségét melyeket az itt bemutatott vizsgálatokhoz nyújtottak. Külön hálával tartozom Jánosik Nórának a kéziratok és a dolgozat angol nyelvi lektorálásáért. Továbbá köszönöm szüleimnek, hogy mindenben maximálisan támogattak, valamint M. Nagy Domonkos segítségét. A kutatások az alábbi pályázatok

támogatásával jöhettek létre: OTKA K75696, TÁMOP 4.2.1./B-09/1/KONV-2010-0007, TÁMOP 4.2.2./B-10/1-2010-0024, MTA-DE Lendület pályázat.

II. Individual variation of behaviour in firebugs (*Pyrrhocoris apterus*): causes and consequences

II. 1. Introduction

Studying animal behaviour has gone through a remarkable change in the last decade. The phenomenon of individual differences in behaviour - previously considered as consequences of random effects during an individual's ontogeny – have become a central research question of behavioural ecology and evolutionary biology (Réale *et al.* 2010). Differences in behaviour that are consistent across time and situation and often correlate with each other can be referred to as behavioural syndrome, temperament, behavioural type or animal personality (Sih *et al.* 2004, Réale *et al.* 2007, Sih and Bell 2008). According to Herczeg and Garamszegi (2012) these definitions that have been used as synonyms of each other can now be classified as follows:

Temperament: A hypothetical trait of an individual that is expressed in different biological contexts as different behaviours (e.g. as a level of risk-taking behaviour in a predation risk context).

Animal personality: Individual differences in behaviour which are consistent across context and time. The most frequently measured personality traits: boldness, exploration, activity, sociability and aggression (Réale *et al.* 2007).

Behavioural type: Individual configuration of the personality traits.

Behavioural syndrome: Correlation between rank-order differences between individuals' personality traits which can be studied with reference to a group of individuals (e.g. population) (Bell 2007).

It has been known for a long time that humans have personality (Eysenck 1953). Recently behavioural ecologists have also recognized that the phenomenon of these consistent differences in seemingly identical individuals of the same animal species can be related to human personality.

A study of Riechert and Hedrick (1990) was published in the early years of personality research and furnished an answer to the question of how environmental factors affect the evolution of correlated behaviour patterns.

A North American grass spider (*Agelenopsis aperta*) occurs in both dry grassland and also in moist riparian habitats. Predation risk and prey availability is low in a grassland habitat, whereas competition for suitable places of webs is high. In contrast, spiders in riparian habitats have to face more predators, but food availability is also high hence competition is low. Riechert and Hedrick (1990) found that riparian spiders are shier and spend more time hiding from predators, because the benefit of this is higher than the cost of failing to catch a prey, since food is abundant. Contrarily, grassland spiders have been found to be more aggressive to maintain their territory. These two personality traits (braveness and aggressiveness) - observed in the wild - have been tested further under laboratory conditions and it was found that spiders' behaviour can be considered as an adaptation to local environment, that is natural selection favours shier and less aggressive individuals in a riparian habitat, while braver and more aggressive ones in a grassland habitat (Riechert and Hall 2000).

Another remarkable phenomenon for understanding the evolution of individual differences is the behavioural spillover, which describes cases when positive selection acting on one trait in a given context results in a maladaptive behaviour in another context because of the correlation of traits (Sih *et al.* 2004). Johnson and Sih (2005) found in a North American fishing spider (*Dolomedes triton*) that females sometimes eat the courting males before mating. This "precopulatory cannibalism" is a result of the phenomenon that natural selection favours juvenile females who behave more aggressively because of the shortage of food. They observed that aggressiveness remain stable in adulthood and correlate with fecundity but at the same time some females pay a lot for high aggressiveness, that is, they will not mate.

Behavioural and physiological traits are often non-independent of each other and they change together hence a co-called behavioural-physiological syndrome can evolve (Mather and Logue 2013). Kortet *et al.* (2007) investigated the correlation of individual differences in behaviour and the underpinning physiological background. Male crickets (*Gryllus integer*) were collected from three populations which differed in the level of predation and parasitism and they investigated crickets' latencies to become active (freezing time) and emerge from a shelter (hiding time) correlated with their immune response. Crickets from habitat of high level of predation and parasitism showed stronger immune response than the ones from

habitat of low level predation and parasitism. At the same time, encapsulation response (immune response) to infection correlated positively with the latency time of becoming active and emergence time from a shelter in the population of high level predation. This study is a good example of that predation and parasitism can increase cricket's investment into resistance against parasitism despite the potential cost of anti-predator behaviour.

A major question of animal personality research is what the evolutionary causes of consistent individual differences are. What factors give rise to the evolution of personality? How these factors can shape the structure of behaviour and the stability of development of personality? On a proximate level correlations of personality traits are caused by genetic (Mackay 2004), hormonal (Ketterson and Nolan 1999) and cognitive (Rolls 2000) mechanisms. At the same time, in some cases individual differences in – e.g. morphological (Ehlinger and Wilson 1988), physiological (Koolhaas *et al.* 1999), and cognitive (Howard *et al.* 1992) – state can explain behavioural variation between individuals (McNamara and Houston 1996). Some of the state differences e.g. differences in size, sex or dominance are well-observable, while others, like stress response, experience, are less). In spite of this seemingly simple explanation, several studies describe individual differences in animals that do not differ in those states that could be relevant in the observed behavioural traits (Dingemanse *et al.* 2002, Bell 2007). So why a brave individual should be more aggressive than its shy conspecifics and why a brave individual should remain brave during ontogeny? This limited flexibility experienced in many cases is surprising because behaviour has been known as the most flexible trait for a long time.

Wolf *et al.* (2013) collected the mechanisms that can promote the evolution of animal personality. These mechanisms gather around two main questions: (1) which factors promote the coexistence of adaptive behavioural variabilities within a population; (2) due to which factors do adaptive correlations develop between behavioural traits across time and context?

(1) Causes of adaptive behavioural variation:

- (a) State differences
- (b) Frequency-dependent selection
- (c) Spatio-temporal variation
- (d) Non-equilibrium dynamics

(a) *State differences* are well-observable in many times. For example, if we choose two individuals from a population there is a good chance to find morphological or physiological differences between them. But why should individuals – who, for example, did not differ across ontogeny – differ later in their states? These differences can be due to fact that inevitable random factors affect individuals' state in a different way, e.g. an individual may grow up in a rich or in a poor environment, or one individual may become infected, while the other one may not.

(b) *Frequency dependent selection*. For example, in the case of “producer-scrounger” situation, the benefits of an individual depend on the frequency of the phenotypes in a population; that is the more producers there are, the less beneficial it will be to be a producer and vice versa – so, in this case, selection favours the rarer phenotype (strong negative frequency-dependent selection) (Barta and Giraldeau 1998). The benefit of rarity results in that two phenotypes coexist with a given frequency shaping individual differences in a given population. Density-dependent resource competition also promotes the stable coexistence of those individuals within a population who use their source in different way (Wolf et al 2007).

(c) *Spatio-temporal variation*. Environmental conditions usually change in space and time, which variability could translate to variation in selection pressure. The coping of a population with variability of space and time depends on the situation (Moran 1992, Leimar 2005) and on how individuals can adapt to their local environment. In those cases when different environments favour different states, the variability of space can characterize the coexistence of behavioural types. Similarly, we can interpret the coexistence of phenotypes with the variability of the environment in time. The study of Dingemanse *et al.* (2004) is a good example for that the fluctuation of the environment in time favours the coexistence of brave and shy individuals, that is environment one time favours the brave individuals while at other time the shier ones.

(d) *Non-equilibrium dynamics*. The above mentioned examples support the idea that natural selection favours equilibria when given strategies coexist at stable frequencies. However, in several cases various factors can develop non-equilibrium mechanisms; for example resource competition (e. g. Huisman and Weissing 1999), frequency-dependent selection (e. g. Weissing 1991) or sexual selection (e. g. Van Doorn and Weissing 2006). An illustrative example for that is the coexistence of the colonizer type detectable in a plenty of, e.g., insect

species – that often possess better dispersal ability - and the settler type (Duckworth and Badyaev 2007). Some of those individuals colonize while others settle (who are better competitors); colonizers can usually occupy new spaces, but this feature is less beneficial in a crowded environment (e. g. Duckworth and Kruuk 2009), which means that the proportion of these two strategies alter dynamically especially if it is coupled with unpredictable and drastic environmental changes.

Causes of (2) adaptive behavioural correlations across contexts and time can be (Wolf *et al.* 2013):

- (a) State affecting behaviour in multiple contexts
- (b) Inherently stable states
- (c) Social conventions

(a) *State affecting behaviour in multiple contexts.* If an individual's state remains stable across time and contexts, then its adaptive state dependent behaviour will be consistent across time. There are states, like sex or different casts in eusocial insects, whose irreversible features result in consistent differences in behaviour. These so called “attendant” states (morphological, physiological or neurobiological features) often develop along quite complex and time-consuming processes; therefore in many cases changing them are either impossible or very costly. For example, behaviours associated with differences in sexes manifest themselves very similarly in different contexts (e.g. parental care or courtship behaviour) developing suites of correlated behavioural traits.

(b) *Inherently unstable states.* In contrast, labile states are not so strict, which means that they are very variable and could change easily in time. For instance, hormone content, energy reserve, blood pressure, which states can easily alter as an impact of different factors (e.g. behaviour). In some cases, however, positive feedback between behaviour and state can help the development of time consistency. For example, an individual will behave in a more optimal way in a given context if it has more previous experience (Rosenzweig and Bennett 1996). A good example is the sure predator recognition that is if an animal could learn to identify the danger, it will reduce the cost of identification, which can increase the frequency of visiting the risky habitat (Griffin 2004). If the information collected from a given situation has an effect on the rate of cost and benefit of behaviour expressed in another context, they can explain the stable differences of correlated behaviours.

(c) The effect of *social conventions* can stabilize the correlation across time and contexts, that is individuals adjust their behaviour based on their previous interactions with others (Nowak and Sigmund 1998, Leimar and Hammerstein 2001). It can be well depicted by the winner-loser effect that has already been described in several animal species (Chase *et al.* 1994). According to this effect, individuals who have won a previous contest have a higher chance winning the subsequent ones, while those who have lost will probably lose again. A possible explanation is that the individual uses its previous success as a “random past-assymetry” in a given situation (Parker 1974, Maynard Smith and Parker 1976, Van Doorn *et al.* 2003a, b).

Behavioural syndrome can be defined as correlation between rank-order differences between individuals (Bell 2007). Herczeg and Garamszegi (2012) approach behavioural syndromes from a new perspective, namely determine this phenomenon at an individual level and in a continuous scale instead of interpreting at a population level. They hypothesised that if syndromes at a population level could be considered as a consequence of natural selection, then stable suites of correlated behavioural traits should be heritable and should result in fitness benefits at an individual level. They suggested a variable that describes the individual deviation from the hypothetical perfect correlation predicted by the syndrome. This is useful because it can provide an opportunity to study the evolutionary mechanisms responsible for correlations between behaviours (e.g. between braveness and aggression). Contrarily, Dingemanse *et al.* (2012) considered behavioural syndromes not only phenotypic correlations within individuals but also correlations between individuals (which are due to between-individual effects such as e.g. additive genetic or permanent environment conditions). Between individual variation measures how individuals differ from each other in their “average phenotype”, while within individual variation measures how repeated responses differ from each other within the same individual. If we carry out boldness and aggressiveness tests on animals and repeat these procedures, then we can measure within and between individual variance. According to Dingemanse *et al.* (2012) we should study how individuals differ from observed between individual correlation instead of studying how individuals differ from a perfect correlation (Herczeg and Garamszegi 2012). Deviation deriving from correlation between individuals is more meaningful biologically (Dingemanse *et al.* 2012) because the relative level of behavioural consistency partly constitutes the subject of sexual selection as a fitness indicator (Dall *et al.* 2004, Schuett *et al.* 2010). According to

Garamszegi and Herczeg (2012) it is essentially important to separate the correlation between individuals and within individuals and empirical studies should consider both metrics.

In the light of all this, I believe, it is just as established to study correlations of differences between as within individuals, what can have a considerable effect on the research of animal personality, however, it is yet to be revealed by future experimental studies scientifically which proves more useful.

What are the main evolutionary and ecological consequences of differences in personality traits and what are their main implications (Wolf and Weissing 2012)?

(1) *Life history and demography*: Behavioural differences might have an important effect on different life-history traits and demographical variation, which variability has an impact on fitness and population growth rate (e.g. individuals use their resources and environment in different ways).

(2) *Population density and productivity*: differences can enhance the carrying capacity and productivity of a population (e.g. via competition avoidance, Huges *et al.* 2008).

(3) *Dispersal, colonization and invasion*: it can be important at the establishment of a new habitat that individuals have different behavioural types, which is to increase the stability and persistence of the population (Chapple *et al.* 2012).

(4) *Social evolution*: differences can change the direction and outcome of social evolution (e.g. interaction between social responsiveness and consistency; partner choice; handicap principle, McNamara and Leimar 2010).

(5) *“Transmission dynamics”*: behavioural differences can be observed in the susceptibility of infections, virulence and can have a significant effect on the direction and speed of spreading information (Barber and Dingemanse 2010).

(6) *Speciation*: behavioural differences can contribute to the divergence of incipient species by generating environment to competitive speciation (Duckworth 2009).

(7) *Speed of evolution and adaptive potential*: differences can speed up evolution allowing a rapid adaptation to environmental changes (Bartlett and Schluter 2008).

II. 2. Aims

It can be seen that the research of animal personality is a quite young and dynamically developing area, in the course of which many hypothetical theories (Wolf and Weissing 2010) were published to explain what maintains individual variability, but testing and interpreting them are one of our major challenge nowadays. Based on the above mentioned one of the aims of my dissertation is to work out a model system that allows us to measure individual differences in behaviour properly under laboratory conditions on a suitable species.

Methods

Firebug (*Pyrrhocoris apterus*) is one of the most common true bug in Europe and can be found nearly everywhere but mainly around linden trees the seeds of which provide its food. As it can be well identified, can be collected easily - due to its mass occurrence, in addition, it is a well breeding species under laboratory conditions and has a quite detailed literature, it seemed to be an ideal model species. They have two known morphological forms, i.e. winged and un-winged ones, which differ in their physiological and behavioural traits (Socha 1993) and thanks to these features it is an appropriate model species to answer the questions raised in the first paper (*Paper I.*).

We used the following methods for **measuring animal personality** (Gyuris *et al.* 2011, 2012): individuals were tested in an arena 55 cm in diameter where we placed four plugs as novel objects. We tested all individuals in two tests; the first one was the “braveness test” where we measured how quickly the bugs came from their refuge, while in the second test, i.e. the “open field test” we measured - based on the their trajectories – how thoroughly the bugs explore their environment and how active they are. While validating of this method, we carried out these tests four times in order to demonstrate that these traits are repeatable. Out of the most frequently tested personality traits in literatures we can measure braveness, activity and exploration well.

A further aim of my dissertation is to investigate - with the help of this method - whether any consistent individual differences can be measured in firebugs and whether life-history differences can explain stable differences in behaviour in a given population (*Paper I.*). On

the other hand to explore what extent of personality traits remains stable and along what axes personality changes across ontogeny (*Paper II.*). Thirdly, I examine whether a parasite infection (*Paper III.*) has any effect on differences in personality traits (manuscript).

II. 2. 1. Consistent individual differences in behaviour

A study of Wolf *et al.* (2007) provides an adaptive explanation for the question why different personality types coexist in a stable way within a population. The hypothetical model is based on life-history theory, and it states that differences in future reproductive expectations should result in differences in risk taking behaviour. Those who have higher future expectations, i.e. who have much to lose, should behave in a more risk-averse way compared to those who have lower future expectations. Since each behavioural trait is correlated, therefore risk-taking behaviour can associate with aggression and activity, and these result in the evolution of animal personalities. In this Chapter of my dissertation my aim is to examine whether the above mentioned theory can be supported empirically, that is whether individuals who have different life-history strategies and different future expectations have different personalities as well. Firebug is an excellent model species to test this question because it has two different morphological forms that possess different life-history strategies. We have known that its winged form can disperse better despite its flightlessness, while its un-winged form starts to reproduce sooner (Socha and Zemek 2003, Socha and Zemek 2004). We assume that since winged firebugs have lower residual reproductive value (since first they disperse, which is riskier, and only after that they start to reproduce) than un-winged ones, therefore they should be brave and more explorative.

II. 2. 2. Stability and changes of personality traits across ontogeny

Circumstances that an individual experiences in its early life stage can have an important impact on its succeeding life periods (Lumma and Brock 2002). For instance, Rödel and Meyer (2011) found in laboratory rats (*Rattus norvegicus*) that early development can change the ontogeny of personality, namely who were born heavier those were braver and more explorative later. An individual goes through determinate life-stages (e.g. childhood, pubescence, adulthood) along its life. Individuals have to cope with different challenges in

different life-stages (e.g. juveniles' primary "aim" is growth, while in adulthood it is reproduction) and selection forces can act on them differently (McNamara *et al.* 2009) in this way in given stages different trait can be beneficial. Based on these we suppose that individuals will respond to the same situation in different ways in different life-stages. One can expect that along the important life-stage transitions during which individuals go through from one stage to another (e.g. becoming an adult, or reaching sexual maturity), their personalities will also change. Hedrick and Kortet (2012) showed that juvenile field crickets (*Gryllus integer*) were selected for intensive feeding to grow larger in spite of high predation risk, because they can later gain significant fecundity benefit as adult. At the same time, sexually mature individuals should be risk-averse because they have already collected the resources that can be invested into reproduction (Niemelä *et al.* 2012). These examples illustrate well that based on the theory of life-histories one can expect that individuals in their early stages are selected for maximizing their grow rate, survival and dispersal, while in adulthood to maximize their reproductive rate (McNamara 1996, Roff 2002). In the second paper constituting *Paper I* of my dissertation I set out to furnish an answer to the question that how personality changes in association with life-history traits across a major life-stage transition. In accordance with a study of Stamps and Groothuis (2010), we examined the changes across ontogeny on two levels in firebugs (*Pyrrhocoris apterus*). By measuring *individual consistency* we tested how similarly an individual behaves in the same situation at different times. At group level, we measured first how stable behavioural differences remain across ontogeny (*differential consistency*), second how firebugs' behaviour differ before and after sexual maturity (*mean-level consistency*). Third, we examined how correlations of behavioural traits differ between these two life-stages (*structural consistency*). To answer to this question we used the above mentioned personality test.

II. 2. 3. Occurrence of *Hemipteroseius adleri* ectoparasitic mites in Hungary

Hemipteroseius adleri (Costa 1968) belongs to the family of Otopheidomenidae most members of which are parasites of insects (Lindquist *et al.* 2009). Belonging to *Hemipteroseius* genus only this species is known from Europe (Poland and Lithuania, Lewandowski and Szafranek 2005) and from Israel (Costa 1968), which lives on firebugs (*Pyrrhocoris apterus*). Presumably, they live everywhere where firebugs do but it was us that

described its occurrence in Hungary for the first time. Chapter five of my dissertation consists of a descriptive paper (*Paper III.*) about the occurrence of *H.adleri* in Hungary.

II. 2. 4. Ectoparasitic mites (*Hemipteroseius adleri*) and firebugs' (*Pyrrhocoris apterus*) personality traits

One of the main causes of mortality of brave individuals is predation, which can exert an important effect on the evolution of personality traits such as activity, braveness and exploration (Dingemanse 2007). The adaptive significance of risk-taking depends on their relative rate of cost and benefit: if predation is low, brave individuals have higher fitness benefits, while if predation is high, then shy individuals have higher fitness benefits (Sih *et al.* 2004). Parasitism may cause fitness costs very similar to that of predation, because parasites are significant mortality factors but can also be a source of non-lethal fitness costs (Raffel *et al.* 2008, Rohr *et al.* 2009). Because of this effect and as some personality traits affect the probability of being infected or the resistance against parasitism (Wilson *et al.* 1993, Hart 1997), one can assume that parasites can have an effect on the evolution of personality. One of the ideas suggests that parasites act as a selective agent on personality and behavioural traits, the causes of which are that an individual's behavioural type can influence the chance of being parasitized. The other direction suggests that parasites themselves induce the individual differences in host behaviour in local populations, that is host behaviour can be considered as a consequence of infections (Barber and Dingemanse 2010). In this chapter of my dissertation my aim is to examine how the ectoparasitic mite *Hemipteroseius adleri* act on firebugs' behaviour. In this study we measured the infected and non-infected firebugs' personality traits and tested statistically the above mentioned two ideas, namely how the extent of infection affects behavioural traits and on the other hand how behavioural types influence the chance of becoming a host. Further aim of this study is to test a recently described phenomenon which suggests that firebugs change their habitats, i.e. climb up to trees, in order to avoid *H.adleri* mites. Zemek and Socha (2009) showed that firebugs collected from the ground were more infected than firebugs collected from trees. We registered the habitat types (from which they were collected) and with the help of this we could test whether individuals collected from different habitats differ in their personality traits.

II. 3. New scientific results of the dissertation

II. 3. 1. Consistent individual differences in behaviour

Gyuris, E., Feró, O., Tartally, A., Barta, Z. *Individual behaviour in firebugs (Pyrrhocoris apterus)*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2011, 278 (1705) 628-633.

We showed that personality differences can be measured well in winged and un-winged firebugs, i.e. different individuals behaved similarly in different situations. Our result supports the theoretical model published by Wolf *et al.* (2007) that is individuals with different reproductive expectation differ in their personality traits. Measuring personality of winged and un-winged firebugs we found that winged females are braver and more explorative than un-winged conspecifics. These differences support the above mentioned hypothesis, as it has previously been demonstrated that the two morphological forms have different life-history strategies. Since females usually invest more into reproduction through the big and valuable eggs than males we can suggest that differences of life-history traits will affect them more, and this is why we did not detect differences in the behaviour of winged and un-winged males.

II. 3. 2. Stability and changes of personality traits across ontogeny

Gyuris, E., Feró, O., Barta, Z. *Personality traits across ontogeny in firebugs (Pyrrhocoris apterus)*, *Animal behaviour*, 2012, 84, 103-109.

In this study, we have found that firebugs show consistent behaviour across a major life-stage transition, namely when they reach sexual maturity, besides, the correlation structures of behavioural traits also remain across this transition, which accords well with the findings of Rödel and Meyer (2011) in laboratory rats. We have shown that behaviour is most consistent in adulthood, which is promising because human studies also found the same, that personality will change less with advance of age (Roberts *et al.* 2001). Investigating the alteration of absolute values of behavioural traits we found that larvae behave in a different way than

adults. Larvae started to explore their new environment earlier that is they behaved in a braver way than adult firebugs, visited more novel objects, explored their environment more thoroughly and they were more active. These differences can be explained with that individuals in different life-stages have different life-history expectations (Wolf *et al.* 2007, McNamara *et al.* 2009). We assume that larvae's first "aim" is to feed while for an adult reproduction is more relevant (Roff 2002), this is the reason why larvae can tolerate higher predation risk. Therefore, in different life-stages different behaviours or different levels of the same behaviour will be beneficial (Wolf *et al.* 2007), which hypothesis was supported by our results.

II. 3. 3. Occurrence of ectoparasitic mites (*Hemipteroseius adleri*) in Hungary

Kontschán, J., Gyuris, E. - Hemipteroseius adleri Costa, 1968 collected on red firebug: the first record of the family Otopheidomenidae Treat, 1955 (Acari: Mesostigmata) in Hungary. Opusc. Zool. Budapest, 2010, 41 (2), 241-243.

I exhibit a description of a new mite species in Hungary in Chapter 5.

II. 3. 4. Ectoparasitic mites (*Hemipteroseius adleri*) and firebugs' (*Pyrrhocoris apterus*) personality traits

*Gyuris, E., Hankó, J. F., Feró, O., Barta Z. Ectoparasitic mites (*Hemipteroseius adleri*) and firebugs' (*Pyrrhocoris apterus*) personality traits (manuscript)*

Our aim was to investigate whether there are any relations between firebugs' behaviour and their infection caused by their ectoparasitic mites (*H. adleri*). Comparing personality traits of firebugs infected by *H. adleri* with non-infected ones we found that individual differences can be measured (braveness, exploration, activity), and that correlation structures are similar in the two groups. An interesting phenomenon observed in firebugs is the habitat-switching behaviour as an anti-parasite strategy, which means that they climbed up to trees to avoid

mites (Zemek and Socha 2009). Based on this phenomenon we examined the infection and behaviour of firebugs collected from different habitats. Although we did not find any significant differences between the prevalence of mites in firebugs collected from three different habitats, nevertheless our result showed that out of the three habitats the extent of infection is the lowest at the bottom of tree trunks. Since we observed a wild population and we did not carry out experimental study, therefore we do not know exactly whether the observed behavioural difference is the consequence of an infection or individuals will be infected as a consequence of their given behaviour in a given way (Barber and Dingemanse 2010). We tested statistically the two directions and we found that the extent of infections has a slight effect on behaviour that is females who behave in a shier way compared to males will become braver. We also examined how the measured behavioural variables affect the number of mites, and we found that braver females have higher chance to be infected than shier ones. Verifying these results further research is ongoing now in the course of which we model an infection in order to examine behaviour before and after an infection. Morphological measurements were also carried out on firebugs; we measured symmetry indices and found that the less symmetrical individuals are, the more mites they have. Based on these, we assume that symmetry can be a quality signal referring to developmental deviations of the individual.

II. 4. Conclusion and future prospects

Existence of consistent individual variation is a quite complex and structured phenomenon, which can be defined as animal personality, behavioural syndrome and temperament (Bell 2007, Réale *et al.* 2007), and the causes and consequences of which belong to the most current interest of the new, dynamically developing area of behavioural ecology.

One of my aims was to set up a system which provides us an opportunity to measure stable individual differences in behaviour (*Paper I.*). Arthropoda constitute more than two thirds of the animal species of the Earth, therefore we can see a wide spectrum of individual differences in behaviour in the course of their study. Observations aiming to answer the above mentioned questions have been mainly carried out on vertebrates in spite of the fact that it is worth several reasons to choose arthropods as model species. They have small body size, so one can keep them in a laboratory in high density and they have short life-cycles so we can follow individuals' life history, and can carry out experiments without the necessity of ethical

permissions. We exploited these advantages and chose firebugs (*Pyrrhocoris apterus*) as a model species, a further advantage of which is that they are very common and well-identifiable insect species. The method introduced in my dissertation is suitable for measuring the most frequently examined personality traits, i.e. braveness, exploration and activity. The construction and completion of the test is simple and the introduced statistical methods can be applied to other animal species. Several theoretical hypotheses were published to explain the existence of stable individual variance (Wolf and Weissing 2010), but only a few empirical studies are there to verify them. In *Paper I*. I covered one of these gaps, and tested a hypothetical model (Wolf 2007) which suggests that these differences are caused by the individuals' optimization between their actual and future reproductive values why they use different strategies. The two morphological forms of firebugs seemed to be suitable to furnish an answer to this question, and our results show that the existence of different life-history strategies (in our case it means stable state differences, that is we used winged and un-winged forms) refer to different personality traits (Gyuris *et al.* 2011). Nevertheless, these differences could only be found in females and we suppose that it is a consequence of the fact that different sexes invest to a different extent into their actual reproductive value. These results raise further questions, for instance, that to what extent does the ratio of different forms promote the stability of a population (Chapple *et al.* 2012), and how stable or non-equilibrium dynamics are followed by the coexistence of these forms within a population (Van Doorn and Weissing 2006). In *Paper II*. I examined personality change across an important life-stage transition (Gyuris *et al.* 2012). Firebugs reach sexual maturity after their final moulting to adult. Our results show that personality remains consistent across this transition but larvae differ from adults in their behaviour. We suppose that this can be explained by that individuals in certain life-stages have different life expectancy (McNamara *et al.* 2009). In this study we used indices for measuring animal personality introduced by Stamps and Groothuis (2010), and we measured the alteration of personality at group and individual levels. In this paper we proposed that using these indices is essentially important and useful because measuring personality from different aspects would answer different questions. Another important result of this Chapter is consonant with human findings, that is personality mostly remains consistent in adulthood (Roberts *et al.* 2001). Our study might provide a basis for further research of fields like during which important transitions of life-stages personality changes and along what axes.

Paper III. consists of a description of a new mite species in Hungary (Kontschán and Gyuris 2010). Parasitism might be a crucial factor that is responsible for individual variation

in behaviour, but the direction and consequences of these effects are less-known (Barber and Dingemanse 2010). In the last part of my dissertation, I examined the relation of this parasite mite and firebugs' personality traits. In the course of the research, we compared personality traits in infected and non-infected individuals and we tested statistically whether the extent of infection affects behaviour and, vice versa, whether behaviour has any effects on infection to give a general picture about the system. Building on this study, a current research is going on to investigate how individuals' immune responses correlate with the extent of infections and if we can model this system in laboratory conditions.

The causes and consequences of the development of stable behavioural variability are still not entirely clear; there are several questions still to be answered. Firebug is not a eusocial insect but according to the literature (Socha 1993) it is described as a presocial species – which is an initial form of social behaviour. One can observe firebugs aggregating mainly in autumn and early spring, but we still do not know whether it develops as a passive aggregating or because of the social susceptibility of individuals. In our current research we are measuring whether there are any consistent differences in social behaviour and whether it correlates with animal personality.

II. 5. Acknowledgements

I am most grateful to my supervisor Zoltán Barta who besides ensured the opportunity to my researches, gave a plenty of scientific help and support. I greatly appreciate the help of Miklós Bán, Kornél Bertók, Tímea Cihat, Orsolya Feró, Mihály Földvári, Júlia Hankó, Jenő Kotschán, Viktor Löki, László Molnár, András Tartally, Jácint Tökölyi and the members of the Behavioural Ecology Research Group (University of Debrecen) to contribute to the studies of my dissertation. I am highly indebted to Nóra Jánosik for commenting on my studies and correcting the English. I am very grateful to my parents for all their support and to Domonkos M. Nagy for his help. These works have been supported by Hungarian Scientific Research Funds (OTKA K75696, TÁMOP 4.2.1./B-09/1/KONV-2010-0007, TÁMOP 4.2.2./B-10/1-2010-0024) and „MTA-DE Lendület” project.

Irodalomjegyzék / References

- Barber, I., Dingemanse, N. J. 2010 Parasitism and the evolutionary ecology of animal personality. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **365**, 4077-4088.
- Barett, R. D. H., Schluter D. 2008 Adaptation from standing genetic variation *Trends in Ecology & Evolution* **23**, 38-44.
- Barta, Z., Giraldeau, L. A. 1998 The effect of dominance hierarchy on the use of alternative foraging tactics: A phenotype-limited producing-scrounging game. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **42**, 217-223.
- Bell, A. M. 2007 Future directions in behavioural syndrome research. *Proceedings of the Royal Society B* **274**, 755-761.
- Chapple, D. G., Simmonds, S. M., Wong, B. B. M. 2012 Can behavioral and personality traits influence the success of unintentional species introductions? *Trends in Ecology & Evolution* **27**, 57-64.
- Chase, I. D., Bartolomeo, C., Dugatkin, L. A. 1994 Aggressive interactions and intercontest interval: how long do winners keep winning? *Animal Behaviour* **48**, 393-400.
- Costa, M. 1968 Notes on the genus *Hemipteroseius* Evans (Acari: Mesostigmata) with the description of a new species from Israel. *Journal of Natural History* **2**, 1-15.
- Dall, S. R. X., Houston, A. I., McNamara, J. M. 2004 The behavioural ecology of personality: consistent individual differences from an adaptive perspective. *Ecology Letters* **7**, 734-739.
- Dingemanse, N. J., Both, C., Drent, P. J., Tinbergen, J. M. 2004 Fitness consequences of avian personalities in a fluctuating environment. *Proceedings of the Royal Society B* **271**, 847-852.
- Dingemanse, N. J., Both, C., Drent, P. J., Van Oers, K., Van Noordwijk, A. J. 2002 Repeatability and heritability of exploratory behaviour in great tits from the wild. *Animal Behaviour* **64**, 929-938.
- Dingemanse, N. J., Dochtermann, N. A., Nakagawa, S. 2012 Defining behavioural syndromes and the role of „syndrome deviation” in understanding their evolution. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **66(11)**, 1543-1548.
- Dingemanse, N. J., Wright, J., Kazem, A. J., Thomas, D. K., Hickling, R., Dawnay, N. 2007 Behavioural syndromes differ predictably between 12 populations of three-spined stickleback. *Journal of Animal Ecology* **76**, 1128-1138.

- Duckworth, R. A. 2009 The role of behaviour in evolution: a search for mechanism. *Evolutionary Ecology* **23**, 513-531.
- Duckworth, R. A., Badyaev, A. V. 2007 Coupling of dispersal and aggression facilitates the rapid range expansion of a passerine bird. *Proceeding of the National Academy of Science USA* **104**, 15017-15022.
- Duckworth, R. A., Kruuk, L. E. B. 2009 Evolution of genetic integration between dispersal and colonization ability in a bird. *Evolution* **63**, 968-977.
- Ehlinger, T. J., Wilson, D. S. 1988 Complex foraging polymorphism in bluegill sunfish. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **85**, 1878-1882.
- Eysenck, H. J. 1953 The structure of human personality. London Methuen & Co. LTD. New York John Wiley & Son Inc.
- Garamszegi, L. Zs., Herczeg, G. 2012 Behavioural syndromes, syndrome deviation and the within- and between-individual components of phenotypic correlations: when reality does not meet statistics. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **66**, 1651-1658.
- Griffin, A. S. 2004 Social learning about predators: a review and prospectus. *Learning and Behavior* **32**, 131-140.
- Gyuris, E., Feró, O., Barta, Z. 2012 Personality traits across ontogeny in firebugs (*Pyrrhocoris apterus*), *Animal behaviour* **84**, 103-109.
- Gyuris, E., Feró, O., Tartally, A., Barta, Z. 2011 Individual behaviour in firebugs (*Pyrrhocoris apterus*). *Proceedings of the Royal Society B* **278** (1705), 628-633.
- Hart, B. L. 1997 Behavioral defence. In: *Host-Parasite Evolution: General Principles and Avian Models* (eds Clayton, D. H. & Moore, J.), Oxford University Press, Oxford, 57-77.
- Hedrick, A. V., Kortet, R. 2012 Sex differences in the repeatability of boldness over metamorphosis. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **66**, 407-412.
- Herczeg, G., Garamszegi, L. Z. 2012 Individual deviation from behavioural correlations: A simple approach to study the evolution of behavioural syndromes. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **66**, 161-169.
- Howard, R., Fenwick, P., Brown, D., Norton, R. 1992 Relationship between CNV asymmetries and individual differences in cognitive performance, personality, and gender. *International Journal of Psychophysiology* **13**, 191-197.
- Hughes, A. R., Inouye, B. D., Johnson, M. T. J., Underwood, N., Vellend, M. 2008 Ecological consequences of genetic diversity. *Ecology Letters* **11**, 609-623.

- Huisman, J., Weissing, F. J. 1999 Biodiversity of plankton by species oscillations and chaos. *Nature* **402**, 407-410.
- Johnson, J. C., Sih, A. 2005. Precopulatory sexual cannibalism in fishing spiders (*Dolomedes triton*): a role for behavioral syndromes. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **58**, 390-396.
- Ketterson, E. D., Nolan, V. 1999 Adaptation, exaptation, and constraint: a hormonal perspective. *American Naturalist* **154**, S4-S25.
- Kontschán, J., Gyuris, E. 2010 *Hemipteroseius adleri* Costa, 1968 collected on red firebug: the first record of the family Otopheidomenidae Treat, 1955 (Acari: Mesostigmata) in Hungary. *Opuscula Zoologica Budapest* **41**(2), 241-243.
- Koolhaas, J. M., Korte, S. M., De Boer, S. F., Van Der Vegt, B. J., Van Reenen, C. G., Hopster, H., De Jong, I. C., Ruis, M. A. W., Blokhuis, H. J. 1999 Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* **23**, 925-935.
- Kortet, R., Rantala, M. J., Hedrick, A. 2007 Boldness in antipredator behaviour and immune defence in field crickets. *Evolutionary Ecology Research* **9**, 185-197.
- Leimar, O. 2005 The evolution of phenotypic polymorphism: randomized strategies versus evolutionary branching. *American Naturalist* **165**, 669-681.
- Leimar, O., Hammerstein, P. 2001 Evolution of cooperation through indirect reciprocity. *Proceedings of the Royal Society B* **268**, 745-753.
- Lewandowski, M., Szafranek, P. 2005 Ectoparasitic mite *Hemipteroseius adleri* (Acari: Otopheidomenidae) on the red firebug *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera: Pyrrhocoridae). *Experimental and Applied Acarology* **35**, 251-257.
- Lindquist E. E., Krantz, G.W., Walter, D. E. 2009 *Order Mesostigmata*. In: Krantz G. W. & Walter, D.E. (eds). A manual of acarology. Third edition. USA, Texas University Press, 124-232.
- Lummaa, V., Clutton-Brock, T. 2002 Early development, survival and reproduction in humans. *Trends in Ecology & Evolution* **17**, 141-147.
- Mackay, T. F. C. 2004 The genetic architecture of quantitative traits: lessons from *Drosophila*. *Current Options in Genetics and Development* **14**, 253-257.
- Mather, J. A., Logue, D. M. 2013 The Bold and Spineless: Invertebrate Personalities (Chapter 1) in *Animal Personalities* edited by Claudio Carere and Dario Maestripieri, The University of Chicago Press, Chicago and London

- Maynard Smith, J., Parker, G. A. 1976 The logic of asymmetric contests. *Animal Behaviour* **24**, 159-175.
- McNamara, J. M. 1996 Risk-prone behaviour under rules which have evolved in a changing environment. *American Zoologist* **36**, 484-495.
- McNamara, J. M., Houston, A. I., Barta, Z., Scheuerlein, A., Fromhage, L. 2009 Deterioration, death and the evolution of reproductive restraint in late life. *Proceedings of the Royal Society B* **276**, 4061-4066.
- McNamara, J. M., Leimar, O. 2010 Variation and the response to variation as a basis for successful cooperation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **365**, 2627-2633.
- Moran, N. A. 1992 The evolutionary maintenance of alternative phenotypes. *American Naturalist* **139**, 971-989.
- Niemelä, P. T., Vainikka, A., Hedrick, A. V., Kortet, R. 2012 Integrating behaviour with life history: boldness of the field cricket, *Gryllus integer*, during ontogeny. *Functional Ecology* **26**, 460-456.
- Novak, M. A., Sigmund, K. 1998 Evolution of indirect reciprocity by image scoring. *Nature* **393**, 573-577.
- Parker, G. A. 1974 Assessment strategy and the evolution of fighting behaviour. *Journal of Theoretical Biology* **47**, 223-243.
- Raffel, T. R., Martin, L. B., Rohr, J. R. 2008 Parasites as predators: unifying natural enemy ecology. *Trends in Ecology & Evolution* **23**, 610-618.
- Réale, D., Dingemanse, N. J., Kazem, A. J. N., Wright, J. 2010 Evolutionary and ecological approaches to the study of personality. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **365**, 3937-3946.
- Réale, D., Reader, S. M., Sol, D., McDougall, P. T., Dingemanse, N. J. 2007 Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews* **82**, 291-318.
- Riechert, S. E., Hall, R. F. 2000 Local population success in heterogeneous habitats: reciprocal transplant experiments completed on a desert spider. *Journal of Evolutionary Biology* **13**, 541-550.
- Riechert, S. E., Hedrick, A. V. 1990 Levels of predation and genetically based antipredator behaviour in the spider *Agelenopsis aperta*. *Animal Behaviour* **40**, 679-687.
- Roberts, B. W., Caspi, A., Moffitt, T. E. 2001 The kids are alright: growth and stability in personality development from adolescence to adulthood. *Journal of Personality and Social Psychology* **81**, 670-683.

- Roff, D. A. 2002 Evolution of Life Histories. Cambridge, Massachusetts: Sinauer
- Rohr, J. R., Swan, A., Raffel, T. R., Hudson, P. J. 2009 Parasites, info-disruption, and the ecology of fear. *Oecologia* **159**, 447-454.
- Rolls, E. T. 2000 Précis of the brain and emotion. *Behavioural and Brain Sciences* **23**, 177-233.
- Rosenzweig, M. R., Bennett, E. L. 1996 Psychobiology of plasticity: effects of training and experience on brain and behavior. *Behavioural Brain Research* **78**, 57-65.
- Rödel, H. G., Meyer, S. 2011 Early development influences ontogeny of personality types in young laboratory rats. *Developmental Psychobiology* **53**, 601-613.
- Schuett, W., Tregenza, T., Dall, S. R. X. 2010 Sexual selection and animal personality. *Biological Reviews* **85**, 217-246.
- Sih, A., Bell, A. M. 2008 Insights for behavioural ecology from behavioural syndromes. *Advances in the Study of Behavior* **38**, 227-281.
- Sih, A., Bell, A. M., Chadwick Johnson, J., Ziemba, R. E. 2004 Behavioral syndromes: an integrative overview. *Quarterly Review of Biology* **79**, 241-277.
- Socha, R. 1993 *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera)-an experimental model species: a review. *European Journal Entomology* **90**, 241-286.
- Socha, R., Zemek R. 2003 Wing morph-related differences in the walking pattern and dispersal in a flightless bug, *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera). *Oikos* **100**, 35-42.
- Socha, R., Zemek R. 2004 Mating behaviour and wing morph-related differences in the sexual activity of a flightless bug, *Pyrrhocoris apterus* (L.) (Heteroptera). *Ethology Ecology & Evolution* **16**, 217-229.
- Stamps, J., Groothuis, T. G. G. 2010 The development of animal personality: relevance, concepts and perspectives. *Biological Reviews* **85**, 301-325.
- Van Doorn, G. S., Hengeveld, G. M., Weissing, F. J. 2003a The evolution of social dominance, I: two player models. *Behaviour* **140**, 1305-1332.
- Van Doorn, G. S., Hengeveld, G. M., Weissing, F. J. 2003b The evolution of social dominance, II: multiplayer models. *Behaviour* **140**, 1333-1358.
- Van Doorn, G. S., Weissing, F. J. 2006 Sexual conflict and the evolution of female preferences for indicators of male quality. *American Naturalist* **168**, 743-757.
- Weissing, F. J. 1991 Evolutionary stability and dynamic stability in a class of evolutionary normal form games. In: *Evolution and Game Dynamics* Vol 1 of *Game Equilibrium Models* (Selten, R., ed.) 29-97. Berlin: Springer-Verlag

- Wilson, D. S. 1998 Adaptive individual differences within single populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* **353**, 199-205.
- Wilson, D. S., Coleman, K., Clark, A. B., Biederman, L. 1993 Shy-bold continuum in pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*): an ecological study of a psychological trait. *Journal of Comparative Psychology* **107**, 250-260.
- Wolf, M., G. Sander van Doorn, Leimar, O., Weissing F. J. 2007 Life-history trade-offs favour the evolution of animal personalities. *Nature* **447**, 581-584.
- Wolf, M., G. Sander van Doorn, Leimar, O., Weissing F.J. 2013 The Evolution of Animal Personalities (Chapter 9) in *Animal Personalities* edited by Claudio Carere and Dario Maestripieri, The University of Chicago Press, Chicago and London
- Wolf, M., Weissing, F. J. 2010 An explanatory framework for adaptive personality differences. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **365**, 3959-3968.
- Wolf, M., Weissing, F. J. 2012 Animal personalities: consequences for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution* **8**, 452-461.
- Zemek, R., Socha, R. 2009 Habitat selection in the bug *Pyrrhocoris apterus*: Does it minimize the risk of being parasitized by the ectoparasitic mite *Hemipteroseius adleri*? *Trends in Acarology* 367-369.

Az értekezés alapjául szolgáló referált közlemények /

Publications of the thesis

- I. cikk:** Gyuris, E., Feró, O., Barta, Z. *Personality traits across ontogeny in firebugs (Pyrrhocoris apterus)*, *Animal behaviour*, 2012, 84, p 103-109. **IF: 3.493***
- II. cikk:** Gyuris, E., Feró, O., Tartally, A., Barta, Z. *Individual behaviour in firebugs (Pyrrhocoris apterus)*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2011, 278 (1705), p 628-633. **IF: 5.415***
- III. cikk:** Kontschán, J., Gyuris, E. - *Hemipteroseius adleri* Costa, 1968 collected on red firebug: the first record of the family Otopheidomenidae Treat, 1955 (Acari: Mesostigmata) in Hungary. *Opusc.Zool.Budapest*, 2010, 41(2), p 241-243

ISI Web of Knowledge-ről letöltve 2013.márciusban