

Szemben a ragadozóval – a zöld gyík (*Lacerta viridis*) búvóhelyközpontú menekülési stratégiája*

IHÁSZ NIKOLETT^{1,2}, BAYER KATALIN¹, KOPENA RENÁTA^{1,2}, MOLNÁR ORSOLYA¹,
HERCZEG GÁBOR¹ és TÖRÖK JÁNOS¹

¹ Eötvös Loránd Tudományegyetem, Állattudományi és Ökológiai Tanszék, Viselkedésökológiai Csoport,
H–1117 Budapest, Pázmány Péter sétány 1/C

² Szent István Egyetem Állatorvos-tudományi Kar, Ökológia Tanszék, H–1087 Budapest, Rottenbiller u. 50.
E-mail: ihaszniki@yahoo.com

Összefoglalás. Más állatcsoportokhoz hasonlóan a gyíkok túlélését a természetben alapvetően befolyásolja, hogy milyen sikerrel kerülnek el ragadozóikat. A menekülés minden állat esetében az egyik fő viselkedési forma, amelynek sikere alapulhat a zsákmányállat és a ragadozó közti abszolút sebességkülönbségen, illetve egy megfelelő búvóhely elérésén. A búvóhelyhasználatot befolyásolja a terület ismerete. Egy ismeretlen búvóhely használatának több lehetséges költsége ismert: (i) nem nyújt megfelelő védelmet; (ii) már tartózkodik benne egy ragadozó vagy egy agresszív fajtárs. Ezért egyes helyzetekben egy ismert és megfelelő búvóhely elérése akár nagyobb pillanatnyi predációs kockázat árán is nyereséges lehet. Ennek a hipotézisnek a predikcióit teszteltük a talajlakó, territorialis zöld gyík (*Lacerta viridis*) egy észak-alföldi populációjában, 2005 nyarán. Az aktívan kereső emlős ragadozót ember modellezte. A terepen megfigyelt zöld gyíkokat (i) a megfelelő búvóhelytől elvágván, vagy (ii) a búvóhely felé szabad utat engedve közelítettük meg és készítettük menekülésre. A kétféle módon kiváltott menekülési reakciók összehasonlításából kiderült, hogy a kifejlett zöld gyíkok a ragadozó helyzetétől függetlenül a megfelelő búvóhely elérésére törekedtek. Ez a viselkedési stratégia a nőstény egyedeknél volt kifejezettebb. Eredményeink alapján a territorialis gyíkfajoknál előfordulhat, hogy az ismert búvóhely használatának előnye nagyobb, mint a ragadozó felé való menekülés veszélye.

Kulcsszavak: viselkedés, predáció, territorialitás, költség–nyereség.

Bevezetés

Túlélés és menekülési stratégiák

Egy állat rátermettségét két fenotípusos rátermettségi komponens, a szaporodás és a túlélés, erősen befolyásolja. Az utóbbira ható tényezők közül a legrégebb óta kutatott a predáció (HEATWOLE 1968, BAUWENS & THOEN 1981, YDENBERG & DILL 1986). A predáció az evolúció egyik szelekciós ereje, így az állatok túlélését alapvetően megszabja, hogy milyen eséllyel kerülnek el ragadozóikat, illetve milyen eséllyel élik túl azok támadásait

* Előadták a szerzők a Magyar Biológiai Társaság Állattani Szakosztályának 946. ülésén, 2006. február 1-én.

(YDENBERG & DILL 1986, LIMA & DILL 1990). Azonban nem minden zsákmányállat–ragadozó konfrontáció, illetve az adott helyzet nem minden pillanata egyformán veszélyes (LIMA & DILL 1990).

A hullók jelentős része ragadozó életmódot folytat, de ők is sok ragadozó faj számára jelentenek zsákmányt. Épp a ragadozók sokfélesége miatt alakult ki számos és változatos védekező és elkerülő viselkedés ennél a csoportnál (POUGH et al. 2004).

Az állatok egy zsákmányállat–ragadozó találkozási helyzetben négyféleképpen képesek elkerülni a zsákmánnyá válást (YDENBERG & DILL 1986, KREBS & DAVIES 1991, BULOVA 1994, ZUG et al. 2001, PIANKA & VITT 2003). (i) Elkerülik, hogy felfedezzék őket, melynek mechanizmusa a környezetbe való beolvadás morfológiailag és/vagy színezetileg („crypsis”). (ii) Elkerülik, hogy ehetőnek azonosítsák őket, pl. aposzematikus színezettel, vagy Bates-, illetve Müller-féle mimikrirel. (iii) Elkerülik, hogy elkapják őket, pl. elfutással vagy ijesztgetéssel, valamint gyíkoknál az autotomiával, azaz a fark ledobásával. (iv) Ha mégis elfogták őket, elkerülik, hogy megegyék, melyre a gyíkoknál leginkább alkalmas eszközök egyrészt a már említett autotomia, valamint a bőrlevedlés, a rossz ízt okozó kemikáliák és a tüskék.

A gyíkok menekülési viselkedése

A gyíkok leggyakrabban alkalmazott ragadozóelkerülési stratégiáit három típusba lehet sorolni (SCHWARZKOPF & SHINE 1992): (i) Az elfutók, amelyek a lehető legmesszebbre menekülnek támadójuktól. (ii) A beolvadást alkalmazók, amelyek bíznak a rejtőszínezetben és a mozdulatlanságban. (iii) Az ismert menekülési útvonalat választók, amelyek rövid távon menekülnek egy előre kiválasztott biztonságos helyre. Általában ez utóbbi kettőt kombinálják egymással a gyíkok: először a beolvadást alkalmazzák, majd ha a ragadozó mégis felfedezte őket, akkor biztonságos búvóhelyre menekülnek (ZUG et al. 2001, PIANKA & VITT 2003, POUGH et al. 2004).

Mivel a menekülés költséges és elvonja az egyed energiáit más fontos tevékenységektől, az állatok nem menekülnek szükségképpen azonnal, mihelyt a ragadozót észreveszik (YDENBERG & DILL 1986, KRAMER & BONENFANT 1997). Egy menekülési esemény akkor következik be, ha a helyben maradás költségei meghaladják a menekülés költségeit. Ha túl korán menekül el az állat, időt és energiát pazarol el, míg ha túl későn, az életébe kerülhet (KRAMER & BONENFANT 1997).

A gyíkok legáltalánosabb védekezési módszere támadás esetén a biztonságos búvóhelyre való menekülés (COOPER 1997a, POUGH et al. 2004, AMO et al. 2005). Azonban a búvóhelyhasználatnak is vannak költségei, amelyek befolyásolják a búvóhelyhasználati szokásokat, ezen túlmenően pedig a zsákmányállat–ragadozó viszonyt (SIH 1987, LIMA & DILL 1990, MARTÍN 2001): ilyen a testhőmérséklet változása vagy az idővesztés. Mivel a búvóhelyhasználatnak több költsége is van, az állatnak optimalizálnia kell a döntését az adott búvóhely biztonságossága, a bent töltött idő, valamint az előbújás időpontja szempontjából (MARTÍN & LÓPEZ 2001, MARTÍN et al. 2003).

A ragadozókkal szembeni viselkedést jelentősen befolyásolja a búvóhely elérhetősége. A búvóhelyhez való kötődés szempontjából a búvóhelyhasználóknak három típusa különböztethető meg a gyíkok esetében (COOPER, 1997a). (i) Az állat minden idejét védett helyen tölti, itt szerzi táplálékát is („anachoresis” életmód). Ezt az életmódot kevés gyíkfaj gyakorolja. (ii) Mások kimozdulnak a búvóhelyről, pl. táplálékot keresni, de olyan közel

maradnak hozzá, hogy bármilyen veszély esetén azonnal visszamenekülhessenek. (iii) A rendszeresen búvóhelyet használó gyíkok legnagyobb hányada azon csoportba tartozik, amelyek messzire eltávolodnak a búvóhelytől napi aktivitásuk közben, veszély esetén pedig több búvóhelyből is választva menekülnek védett helyre.

Jelentősen befolyásolja a menekülési viselkedést a zsákmányállat és a ragadozó egymáshoz viszonyított helyzete (COOPER 1999). Ha a zsákmány direkt megközelítését veszük figyelembe (azaz a legnagyobb fenyegetettségű helyzetet), akkor három szélsőséges megközelítési mintázat lehetséges. (i) A ragadozó és a búvóhely között van a zsákmányállat, tehát szabad az út a búvóhelyre. (ii) A búvóhely a ragadozó és a zsákmányállat között van, így az út még mindig szabad, de az állatnak a ragadozó felé kell mozognia, ami jelentős veszélyt hordoz magában. Ilyen esetben a zsákmányállat a ragadozótól sokkal távolabbi helyzetből kezd a búvóhely felé menekülni, mint az előző esetben (KRAMER & BONENFANT 1997). (iii) A ragadozó elzárja a zsákmányállat búvóhelyre vezető útját, mert éppen az állat és a búvóhely között tartózkodik. Ebben az esetben a zsákmányállat a búvóhellyel – és ezáltal a ragadozóval – ellentétes irányban menekül a megfigyelések szerint (COOPER 1999).

A vizsgálat kérdései

A fenti áttekintésből is látszik, hogy a gyíkok rendkívül kedvelt modelljei a menekülési kísérleteknek (MARTÍN 2001). COOPER (1999) kísérlete során megfigyelte, hogy az *Eumeces laticeps* gyíkfaj egyedei a potenciális ragadozóval ellentétes irányba menekülnek, akár gátolt az út a legközelebbi búvóhelyre, akár nem. Így ezek az állatok a pillanatnyi predációs kockázat csökkentésére törekednek. AMO et al. (2005) kutatásukban azt találták, hogy a fali gyíkok (*Podarcis muralis*) a nagyobb pillanatnyi predációs kockázatot választják az ismeretlen búvóhely használatának lehetséges költsége helyett, és nyílt terepen menekülnek, kitéve magukat a predációs veszélynek, elkerülve viszont az ismeretlen búvóhely rejtette veszélyeket. Mindkét stratégiának megvan a maga költsége: az ismeretlen búvóhely használatának költségei közé tartozik egy lesben álló ragadozó (pl. kígyó) jelenléte vagy egy nagyobb fajtárrsal való szembekerülés (AMO et al. 2005). A ragadozóval való szembefordulás költsége pedig a megnövekedett predációs kockázat, legrosszabb esetben a pusztulás (COOPER 1999).

Felmerül a kérdés, hogy mit tesznek a territoriális gyíkok, ha egy ragadozó elzárja az útvonalat az ismert búvóhely felé? Ilyen esetben választaniuk kell az ismeretlen búvóhely és a ragadozóval való szembefordulás költségei között. A zöld gyík (*Lacerta viridis* LAURENTI, 1768) ideális alany e kérdés kutatásához. A faj széles elterjedési területű, territoriális, búvóhelyhasználó, és a terepen mérete miatt könnyen megfigyelhető.

Hipotézisünk szerint a zöld gyík esetében a kevésbé biztonságos búvóhely használatának költsége nagyobb lehet, mint a ragadozóval való szembefordulásé. Az első predikciónk szerint a gyík elsősorban az ismert és biztonságos búvóhelyre próbál eljutni, a ragadozó helyzetétől függetlenül. Második predikciónk szerint a gyík közelebb engedi magához a ragadozót, ha az elzárja az utat a biztonságos búvóhelyre. Oka, hogy e búvóhely felé való menekülésnek nagy a pillanatnyi kockázata. E predikciókat teszteltük a zöld gyík egy Duna–Tisza-közi populációjában, terepi kísérletek útján.

Módszerek

A vizsgált faj és a kutatási terület

A zöld gyík hazánk elterjedt, nagytestű gyíkfaja, mely aktívan kereső ragadozó életmódú (RYKENA et al. 1996, DIESENER & REICHHOLF 1997). Territoriális állat (RYKENA et al. 1996), az általa használt terület nagysága az egyedsűrűségtől függően elérheti a 30 m²-t is (DIESENER & REICHHOLF 1997). A hím védelmezi territóriumát, melyet két-három nősténnyel is megoszthat (személyes megfigyelés). Ragadozója lehet madár (vércse, szarka, varjú), emlős (róka, macska, sütnyest) vagy kígyó (rézsikló). A kutatási területünk a Duna–Tisza-közén található, Tápiószentmárton község határában lévő homokos talajú, cserjésedő irtásterület.

Elővizsgálat

Az előzetes felmérés során, 2005 tavaszán, feltérképeztük a területen található lehetséges búvóhelyeket. A gyíkokat menekülésre (búvóhelyhasználatra) készítette a búvóhelyeket azok használata alapján kétfelé osztottuk: (i) végleges búvóhely, ahonnan az állatot már nem lehet ismételt megközelítéssel kiugrasztani; (ii) ideiglenes búvóhely, amelyet az állat az ismételt megközelítésünkre elhagyott. A végső típusú búvóhely nagyméretű, összetett, bent több menekülési lehetőséget ad egy ragadozó elől; ezek terepen jól azonosíthatóak: ilyen egy kifordult fa gyökérrendszere, korhadt fatuskó, gallyrakás, fatörzs. A territórium általában egy ilyen végső típusú búvóhely körül terül el. Az átmeneti búvóhely ezzel szemben kisméretű, korlátozott védelmű, takarást nem vagy csak alig nyújt. Ilyen egy fűcsomó, kisebb ágrakás, avar.

Mintavételi módszerek

A vizsgálat 2005 nyarán, júniustól augusztusig zajlott; a megfigyeléseket 10.00 és 16.00 óra között végeztük. A vizsgálati napok időjárására jellemző volt a tiszta, száraz, szélcsendes, meleg, napos idő. Az esetleges emlős ragadozót ember (IN) modellezte, mindig ugyanazt a ruhát viselve. Ez általánosan elfogadott módszer az etológiai terepkísérletekben, mivel a gyíkok az embert is természetes ragadozóként azonosítják (BRAÑA 1993, BULOVA 1994, MARTÍN & LÓPEZ 1995, KRAMER & BONENFANT 1997, COOPER 1997a,b,c, 1998, LABRA & LEONARD 1999, MARTÍN & LÓPEZ 1999a,b, MARTÍN et al. 2003, AMO et al. 2003, 2005).

IN állandó, közepes tempóban (kb. 1 m/sec) haladt a vizsgálati területen, amíg észre nem vett egy kifejlett zöld gyíkot. Megkereste a hozzá legközelebb eső feltételezett végső búvóhelyet, majd eldöntötte, hogy szabadon hagyja-e az utat oda vagy sem. Ha szabad utat engedett, akkor a gyík a feltételezett végső búvóhely és közte volt (nem blokkolt kezelés). Ha gátolta a gyík útját a feltételezett végső búvóhelyre, akkor úgy helyezkedett, hogy a gyík és a búvóhely közé kerüljön (blokkolt kezelés). Miután nagyon lassan (kb. 0,3 m/sec) a megfelelő pozícióba helyezkedett, minimum két méterre a gyíktól, az előzőnél kicsit gyorsabb tempóban (kb. 0,6 m/sec) megközelítette, és menekülésre készítette azt. Ha a vizsgált gyík végső búvóhelyre menekült, a kísérlet befejeződött. Ha átmeneti búvóhelyet választott, IN újra megközelítette (ezúttal már mindig blokkolt kezelést alkalmazva). A második megközelítés után már minden vizsgált egyed végső búvóhelyre menekült (lásd Eredmények). Amennyiben a gyík végső bú-

vóhelyre menekült, annak státuszát (végső vs. átmeneti) IN ismételt megközelítéssel ellenőrizte. Megjegyzendő, hogy a búvóhelyeknek az elővizsgálat eredményeire alapozott kategorizálása minden esetben helyesnek bizonyult.

A menekülési vizsgálat végén feljegyeztük az állat ivarát, és lemértük a menekülési viselkedést jellemző változókat, melyek a következők voltak (BULOVA 1994, PAULISSEN 1995, MARTÍN & LÓPEZ 1995, COOPER 1997a,b, 1999, KRAMER & BONENFANT 1997, LABRA & LEONARD 1999). (i) Megközelítési távolság: az a távolság a zsákmányállat és a ragadozó között, ami az előbbiből a menekülést kiváltja. A megközelítési távolságot egy 50 méter véghosszúságú mérőszalaggal mértük, 10 cm pontossággal. (ii) Búvóhelytávolság: a zsákmányállat és a búvóhelye közötti távolság. Ezt a távolságot is mérőszalaggal, 10 cm pontossággal mértük. (iii) Menekülési szög: két egyenes (egyrészt a zsákmányállat–ragadozó vonalának egyenese; valamint a zsákmányállat és a zsákmányállatnak a menekülést követő első megállása közti szakasz meghosszabbításából kapott egyenes) által bezárt szög, melyet 10° pontossággal mértünk, szögmérővel. A 0° a ragadozótól távolodó irányt jelöli, míg a 180° pedig a ragadozóhoz való közelítést.

A megfigyelések a vizsgálati terület különböző részein történtek (más-más feltételezett végső búvóhelynél), így egy egyed ismételt megfigyelésének esélye kicsi volt, ezért az adatokat függetlennek tekintettük (BULOVA 1994, MARTÍN & LÓPEZ 1995, COOPER 1997 b, AMO et al. 2005). A vizsgálatban 46 kifejlett egyed, 15 hím és 31 nőstény menekülési viselkedéséről gyűjtöttünk adatokat.

Statistikai módszerek

A három vizsgált változónk a menekülés célja, azaz a választott búvóhely típusa (végső vagy átmeneti búvóhely), a megközelítési távolság és a menekülési szög voltak. A menekülés célja változó esetében a második megközelítésnél minden egyed ugyanazt a viselkedést mutatta (lásd Eredmények), ezért statisztikai analízisre nem volt szükség.

A kezelések hatását ivaronként illetve az ivar hatását kezelésként χ^2 próbákkal hasonlítottuk össze. Mivel ezek az analízisek nem tekinthetők függetlennek, az eredmények magyarázatakor szekvenciális Bonferroni-korrekción (RICE 1989) használtunk.

A megközelítési távolság és a menekülési szög eloszlásainak kezeléskénti vizsgálatánál az összes csoport adateloszlása normális volt (Kolmogorov–Smirnov-tesztek: minden $p > 0,05$). Mivel a két változó nem volt független ($R^2 = 0,16$; $b = -0,39$; $p = 0,007$), ezért az analízisekben az egyes változók vizsgálatakor a másik változót bevittük a modellbe együtt-ható-változóként. A kovariancia-analízisekben (ANCOVA; Általános Lineáris Modell) az ivar és a kezelés voltak a faktorok, a búvóhelytávolság és az aktuálisan vizsgált függő változó mellett másik változó pedig a együtt-ható-változó. A kiindulási modellekben a faktorok és a búvóhelytávolság összes interakciója szerepelt, míg a vizsgált függő változóval korreláló változó nem szerepelt az interakciókban. Modellszelekciót végeztünk: a magasabb interakciók felől az alacsonyabbak felé haladva addig töröltük a nem szignifikáns interakciókat és változókat a szignifikanciaszintjük csökkenő sorrendjét követve, amíg el nem jutottunk a végső modellig. A végső modellbe pedig az egyes kiszelektált változókat, illetve az interakciókat egyesével visszahelyeztük (PETERS 2000, TÖRÖK et al. 2004). A függő változóval korreláló másik változót együtt-ható-változóként minden lépésnél a modellben hagytuk. Mivel ez utóbbi együtt-ható-változó egyik modell egyetlen lépésében sem volt

szignifikáns, nélküle is újrafuttattuk a modelleket (modellszelekcióval). Mivel a kétféleképpen felépített modellek eredményei minőségi eredményeiket tekintve azonosak voltak, jelen dolgozatunkban csak az utóbbi modelleknek az eredményeit közöljük.

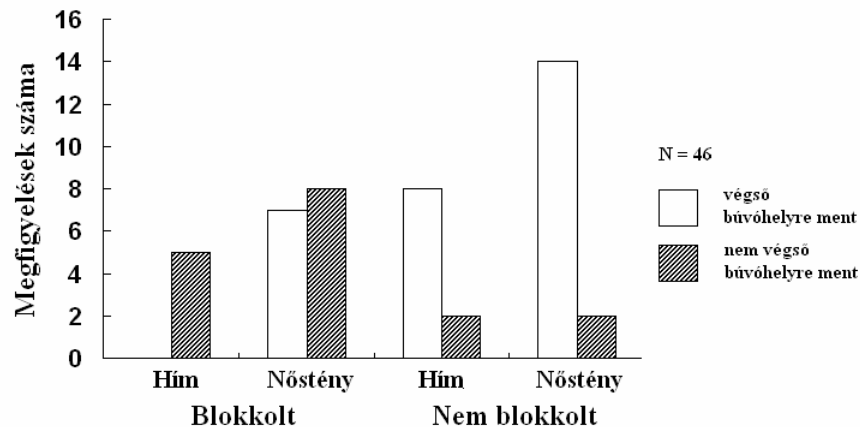
Az ismételt megközelítés esetében a megközelítési távolságot és a menekülési szöveget Student t-tesztel vizsgáltuk, az ivarak közti esetleges különbséget, illetve a búvóhelytávolságtól való függést pedig kovariancia-analízissel (ANCOVA).

Az analíziseket a „STATISTICA for Windows” programcsomag 7.0 verziójával végeztük el (STATSOFT INC. 1994).

Eredmények

A menekülés „célja”, azaz a búvóhely típusa

A hímek esetében szignifikáns különbség volt az első megközelítésre adott menekülési reakciók céljai között a különböző kezeléseknél ($\chi^2 = 8,57$; $df = 1$; $p = 0,003$; 1. ábra). Amennyiben szabad volt az út a végső búvóhelyre, majdnem minden vizsgált hím (két kivétellel) oda menekült. Ha a végső búvóhelyhez vezető út el volt zárva, a vizsgált hímek átmeneti búvóhelyre menekültek. A nőstények esetében is szignifikáns volt a különbség a két kezelés között ($\chi^2 = 5,91$; $df = 1$; $p = 0,015$; 1. ábra). A hímekhez hasonlóan, ha szabad volt a végső búvóhelyre vezető út, minden nőstény oda menekült, két kivétellel. Ha azonban gátolva volt ez az útvonal, a nőstények fele menekült csak átmeneti búvóhelyre, míg a többi egyed a végső búvóhelyet választotta a ragadozó ellenében is.

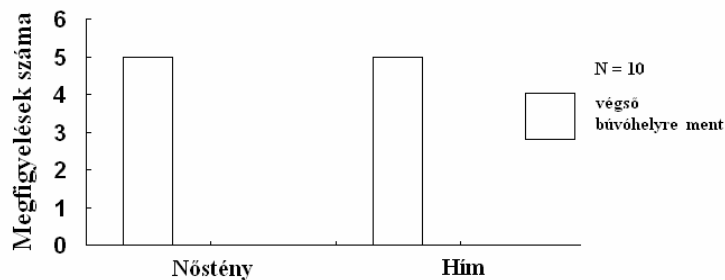


1. ábra. Az első megközelítés által kiváltott menekülési reakciók során választott búvóhelyek típusai, a különböző ivarú kifejlett zöld gyíkoknál a kétféle kezelés hatására.

Figure 1. Number of lizards used known or unknown refuges (by the first approach) in relation to the treatments (blocked or not blocked).

A két kezelés esetében külön-külön (blokkolt és nem blokkolt csoportban) is elvégeztük a χ^2 -próbát, hogy az ivarok közti különbséget megfigyeljük. Abban az esetben, ha a végső búvóhelyre vezető út el volt zárva, a két ivar viselkedési válasza eltérőnek tűnt, bár a mintázat statisztikailag nem volt szignifikáns ($\chi^2 = 3,59$; $df = 1$; $p = 0,058$; 1. ábra): minden hím átmeneti búvóhelyre, a nőstények fele viszont a végső búvóhelyre menekült. Amennyiben az utat a végső búvóhelyre szabadon hagytuk, a gyíkok ivaruktól függetlenül a végső búvóhelyre menekültek ($\chi^2 = 0,27$; $df = 1$; $p = 0,606$; 1. ábra).

Az első megközelítésnél öt hím és nyolc nőstény egyed választotta az átmeneti típusú búvóhelyet. Az ismételt megközelítésnél, ahol mindig blokkolt kezelést alkalmaztunk (ez öt hím és öt nőstény gyíknál sikerült, három nőstény még a blokkolás kialakítása előtt elmenekült), mindegyik állat a végső típusú búvóhelyre menekült (2. ábra).



2. ábra. Az ismételt megközelítés által kiváltott menekülési reakciók során a végső búvóhelyet választó, a különböző ivarú kifejlett zöld gyíkok száma. Mindegyik egyed esetében blokkolt kezelést alkalmaztunk.

Figure 2. Number of lizards used known refuges (by the repeated approach) when escaping route was blocked.

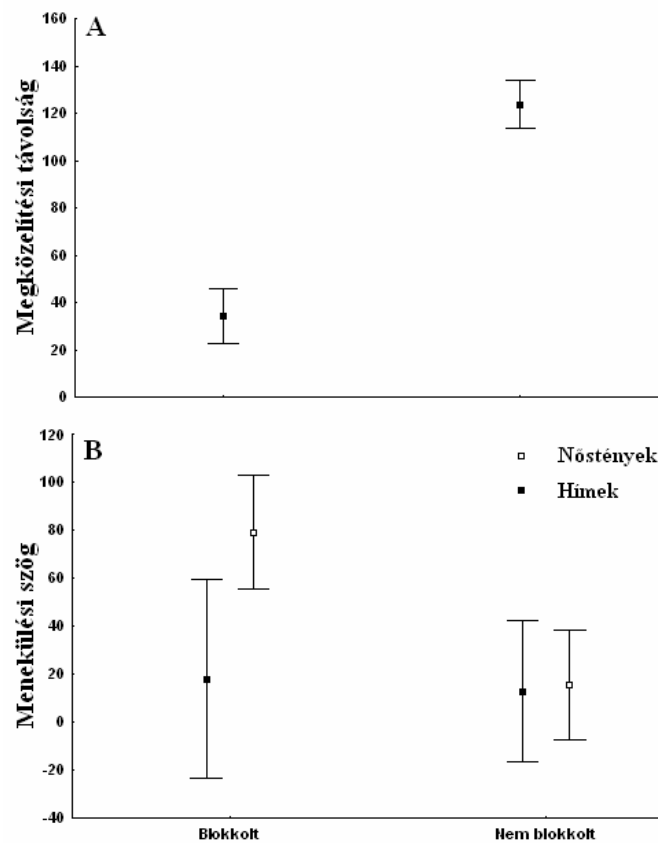
Menekülési viselkedés

A megközelítési távolságra egyedül a kezelés hatott ($F_{1,44} = 133,64$; $p < 0,001$; 3a. ábra). Azok az egyedek, amelyeknek el volt zárva a végső búvóhelyhez vezető útjuk, közelebb engedték magukhoz a potenciális ragadozót. Ez esetben a megközelítési távolság varianciája sokkal kisebb volt, mint azoknál az egyedeknél, amelyeknek nem gátolta semmi az útját a végső búvóhelyre (Levene-teszt: $F_{1,44} = 8,95$; $p = 0,004$; 3a. ábra).

A menekülési szögre a kezelés és az ivar hatott szignifikánsan, valamint ezek interakciója is szignifikáns volt marginálisan (3b. ábra; kezelés: $F_{1,44} = 11,83$; $p = 0,001$; ivar: $F_{1,42} = 4,52$; $p = 0,039$; kezelés*ivar: $F_{1,42} = 3,92$; $p = 0,057$). A nem blokkolt kezelésnél ivaruktól függetlenül kis szögben menekültek az állatok, blokkolt esetben viszont a nőstények menekülési szöge magasabb volt a hímekénél, mivel a nőstények gyakran már az első megközelítésnél is a ragadozóval szemben, a végső búvóhely felé menekültek. A variancia ennél a változónál is eltért a két különböző kezelésnek alávetett egyedek között (Levene-teszt: $F_{1,44}$

= 93,54; $p < 0,001$); itt azoknál az egyedeknél tapasztalt variancia volt a nagyobb, melyeknél a potenciális ragadozó elzárta az utat a végső búvóhelyre.

Az ismételt megközelítés során minden egyed, ivaruktól függetlenül, végső búvóhelyre menekült (2. ábra). Mivel az ismételt megközelítés mindig blokkolt helyzetben történt, a menekülési szögek átlaga így nagy lett (hímek: 170° , nőstények: 153°). Sem a megközelítési távolság, sem a menekülési szög esetén nem mutatkozott szignifikáns különbség az átlagok között (Student t-teszt, megközelítési távolság: $t_4 = 0,845$; $p = 0,445$; menekülési szög: $t_2 = 1,068$; $p = 0,397$). A kovarianciák elemzése során sem az ivarnak, sem a búvóhelytávolságnak nem találtak szignifikáns hatását a két változóra nézve (megközelítési távolság: ivar: $p = 0,523$; búvóhelytávolság: $p = 0,310$; menekülési szög: ivar: $p = 0,188$; búvóhelytávolság: $p = 0,855$).



3. ábra. A zöld gyík menekülési viselkedése az első megközelítéskor a különböző kezelések hatására. A: megközelítési távolság (átlag \pm SE). B: menekülési szög (átlag \pm SE; a telt négyzet a hímeket, az üres négyzet a nőstényeket jelöli).

Figure 3. The mean (\pm SE) flight initiation distance (A) and the flight angle (B) by the first approach in relation to the treatments (bold square – males, empty square – females).

Értékelés

A vizsgálataink eredményei támogatják a vizsgálat elején megfogalmazott hipotézis predikcióit. Kiemelendő, hogy a vizsgált zöld gyíkok akár az általunk modellezett ragadozóval szemben is a végső búvóhely felé törekednek. Úgy tűnik, amennyiben a ragadozó a gyík és búvóhelye között foglal helyet, a gyíkok később kezdenek menekülni, és nagyobb valószínűséggel menekülnek a ragadozó irányába, mint amikor a búvóhely felé vezető út szabad. Ez az eredmény az eddigi vizsgálatok fényében egy újszerű menekülési mechanizmusra, a menekülési viselkedés költség–nyereség viszonyainak átértékelésére és az elmélet további finomításának szükségességére mutat rá.

A megközelítési távolságra a kezelés hatott a legerősebben, azaz a ragadozó helyzete, és – eltérően néhány hasonló kutatásban kapott eredménytől (LIMA & DILL 1990, COOPER 1997a, KRAMER & BONENFANT 1997) – a búvóhelytávolság nem befolyásolta az értékét. Abban az esetben, ha a végső búvóhelyre vezető utat nem gátolja a ragadozó, a gyíkok már nagy távolságról menekülni kezdenek. Viszont ha a ragadozó a gyík és a végső búvóhely között tartózkodik, a megközelítési távolság lecsökken, akármelyik ivarról legyen is szó. Ennek az oka a menekülési stratégiaváltás, amit a búvóhelyre vezető út elzárása idéz elő. Mivel nem érhető el a végső búvóhely, a gyíkok a rejtőszínükben bízva tovább maradnak mozdulatlanok (BULOVA 1994). Ebben az esetben a gyíkok „kivárnak”: a menekülés megkezdése előtt megbizonyosodnak arról, hogy a ragadozó felfedezte-e őket. Ez a stratégiaváltás a kapott eredményeink alapján általánosnak tűnik, mert kicsi a változatosság az egyedek között, tehát mindegyik azonos stratégiát követ, ivartól függetlenül.

Ez különösen hatásos taktikának bizonyulhat pl. tojásos nőstények esetén, amelyek csökkent mozgási képességük miatt nehezebben menekülnek. (YDENBERG & DILL 1986). Megjegyzendő, hogy egyes kutatók szerint a fejlődő tojások okozta lassabb mozgás nem jelentős költség, mivel a legtöbb madár vagy kígyó, ha észrevette a gyíkot, akkor nagy valószínűséggel már el is kapja annak mozgási képességétől függetlenül (SCHWARZKOPF & SHINE 1992). A jó rejtőszínnel rendelkező állatokat kisebb eséllyel veszi észre a ragadozó, amely esetekben a ragadozó közelségének költségét kiegyensúlyozza a beolvadás alkalmazásának nyeresége (LIMA & DILL 1990).

A menekülés iránya (azaz a menekülési szög) esetén a kezelés két típusa és az ivar okozott eltéréseket. Abban az esetben, ha a potenciális ragadozó szabadon hagyja a végső búvóhelyre vezető utat, a gyíkok egyenesen oda menekülnek, mint az várható (COOPER 1999), ivaruktól függetlenül, a ragadozótól távolodva (a pontos szöget illetően nagyon kicsi változatossággal). Ha azonban a potenciális ragadozó elzárja a gyík elől a végső búvóhelyre vezető utat, a helyzet nem ilyen egyértelmű. A gyíkok kétféle döntést hozhatnak ebben a szituációban: (i) eltávolodnak a ragadozótól (de ezáltal a végső búvóhelytől is) egy ideiglenes búvóhely felé, átmenetileg csökkentve ezzel a pillanatnyi predációs kockázatot, de növelve az ismeretlen búvóhely használatának kockázatát; (ii) a ragadozó irányába menekülnek a végső búvóhelyre, csökkentve az ismeretlen vagy ismert, de nem megfelelő búvóhely használatából eredő költségeket, de vállalva a megnövekedett pillanatnyi predációs kockázatot. Bár az általános ismeretek szerint az első eset várható (COOPER 1999), a vizsgálatunkban mégis az utóbbi típusú menekülési viselkedést figyeltük meg. A hím zöld gyíkokra jellemző, hogy a ragadozóval való első találkozás esetén nem menekülnek a végső búvóhelyre azonnal. Viszont az átmeneti búvóhelyen való tartózkodás csak rövid idejű megoldás, mert

a ragadozó újbóli közelítésére már kivétel nélkül a második viselkedéstípust választják és a ragadozóval szembefordulva a végső búvóhelyre menekülnek, a ragadozó mögé. A nőstények viselkedése ugyanebben az alaphelyzetben már nem mondható egységesnek. Vannak, amelyek a ragadozóval való első szembetalálkozáskor a hímekhez hasonlóan nem végső búvóhelyet választanak, de vannak olyanok is, amelyek már ebben a helyzetben is a ragadozó irányában menekülnek, a mögötte található végső búvóhelyre. Azok a nőstények, amelyek az első megközelítésre átmeneti búvóhelyet választanak, a ragadozó újbóli közelítésére a hímekhez hasonlóan szembefordulnak a ragadozóval és a végső búvóhelyre menekülnek. Tehát a nőstények már az első alkalommal többféle döntést hoznak, így nagyobb változatosság várható az egyedek viselkedése között. Annak oka, hogy miért van ekkora ivari különbség az első megközelítésre adott menekülési reakcióban, még nem ismert. Lehetséges magyarázat rá, hogy a hímek nagyobb méretük és feltűnő színezetük miatt menekülés közben is nagyobb kockázatnak vannak kitéve, mint a nőstények, mert azok jobb rejtőszínezete és kisebb mérete lehetővé teszi számukra, hogy kevésbé észrevehetően jussanak el a végső búvóhelyre a ragadozó mellett.

Az irodalomban eddig sehol sem utaltak egyrészt arra, hogy egy gyíkfaj ennyire kötődjön a territóriumán található búvóhelyhez, másrészt arra, hogy fenyegetés esetén a gyík akár a ragadozóval szembefordulva, a ragadozót megközelítve is képes legyen menekülni. Bár KRAMER & BONENFANT kísérlete során (1997), melyet mormotákon végzett, az állatok a szimulált ragadozó felé menekültek, de a búvóhely minden esetben a ragadozó és a zsákmányállat között helyezkedett el. A zöld gyík viselkedése hasonló az AMO et al. (2005) által vizsgált fali gyíkokéhoz (*Podarcis muralis*), mely vizsgálatban (anélkül, hogy a kutatók elzárták volna a búvóhelyekhez vezető utat) a gyíkok különbséget tettek ismert és ismeretlen búvóhely között, az utóbbiakat elkerülve, vagy rövidebb ideig használva. Eredményünk ellentétes viszont a COOPER (1999) által vizsgált gyíkok (*Holbrookia propinqua*) viselkedésével, melyek soha nem menekültek a ragadozót modellező kutató felé, hanem inkább átmeneti búvóhelyet használtak. A zöld gyík általánostól eltérő menekülési viselkedésében kiegyensúlyozza a költségeket és az előnyöket a LIMA & DILL-féle (1990) általános költség–nyereség modellnek megfelelően. A beolvadás alkalmazásakor előnyre tesz szert, mert csökken az észrevehetősége, ez viszont kiegyenlítődik azzal, hogy közelebb engedi magához a potenciális ragadozót. A pillanatnyi predációs kockázatot jelentősen megnöveli a ragadozó felé való meneküléssel, de ezt a költséget a végső, ismert és biztonságos búvóhely előnyei egyenlítik ki. Ez a fajta menekülési viselkedés általános lehet a territoriális és agresszív fajoknál, melyeknek többféle stratégiát alkalmazó (aktívan kereső vagy „ülve váró”) ragadozófajai vannak.

Köszönetnyilvánítás. Kutásunkat a Közép-Duna-Völgyi Környezetvédelmi, Természetvédelmi és Vízügyi Felügyelőség engedélyével végeztük (14801/2005). Köszönjük KORSÓS ZOLTÁNNak és KABAI PÉTERnek a szakmai segítséget. A kutatások pénzügyi fedezetét az ELTE biztosította.

Irodalom

- AMO L., LÓPEZ P. & MARTÍN J. (2003): Risk level and thermal costs affect the choice of escape strategy and refuge use in the wall lizard, *Podarcis muralis*. *Copeia* 2003: 899–905.
- AMO L., LÓPEZ P. & MARTÍN J. (2005): Flexibility in antipredatory behavior allows wall lizards to cope with multiple types of predators. *Annales Zoologici Fennici* 42: 109–121.
- BAUWENS D. & THOEN C. (1981): Escape tactics and vulnerability to predation associated with reproduction in the lizard *Lacerta vivipara*. *Journal of Animal Ecology* 50: 733–743.
- BRANA F. (1993): Shifts in body temperature and escape behaviour of female *Podarcis muralis* during pregnancy. *Oikos* 66: 216–222.
- BULOVA S. (1994): Ecological correlates of population and individual variation in antipredator behavior of two species of desert lizards. *Copeia* 1994: 980–992.
- COOPER W.E. JR. (1997a): Escape by a refuging prey, the broad-headed skink (*Eumeces laticeps*). *Journal of Zoology* 75: 943–947.
- COOPER W.E. JR. (1997b): Factors affecting risk and cost of escape by the broad-headed skink (*Eumeces laticeps*): predator speed, directness of approach, and female presence. *Herpetologica* 53: 464–474.
- COOPER W.E. JR. (1997c): Threat factors affecting antipredatory behavior in the broad-headed skink (*Eumeces laticeps*): Repeated approach, change in predator path, and predator's field of view. *Copeia* 1997: 613–619.
- COOPER W.E. JR. (1999): Escape behavior by prey blocked from entering the nearest refuge. *Journal of Zoology* 77: 671–674.
- DIESENER G. & REICHHOLF J. (1997): *Kételtűek és hullők*. Magyar Könyvklub, Budapest.
- HEATWOLE H. (1968): Relationship of escape behavior and camouflage in anoline lizards. *Copeia* 1968: 109–113.
- KRAMER D.L. & BONENFANT M. (1997): Direction of predator approach and the decision to flee to a refuge. *Animal Behaviour* 54: 289–295.
- KREBS J.R. & DAVIES N.B. (1991): *Behavioral Ecology*. Third edition, Blackwell Science, Oxford.
- LABRA A. & LEONARD R. (1999): Intraspecific variation in antipredator responses in three species of lizards (*Liolaemus*): Possible effect of human presence. *Journal of Herpetology* 33: 441–448.
- LIMA S.L. & DILL L.M. (1990): Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Journal of Zoology* 68: 619–640.
- MARTÍN J. (2001): When hiding from predators is costly: optimization of refuge use in lizards. *Etologia* 9: 9–13.
- MARTÍN J. & LÓPEZ P. (1995): Influence of habitat structure on the escape tactics of the lizard *Psammotromus algirus*. *Journal of Zoology* 73: 129–132.
- MARTÍN J. & LÓPEZ P. (1999a): When to come out from a refuge: risk-sensitive and state-dependent decisions in an alpine lizard. *Behavioral Ecology* 10: 487–492.
- MARTÍN J. & LÓPEZ P. (1999b): An experimental test of the costs of antipredatory refuge use in the wall lizard, *Podarcis muralis*. *Oikos* 84: 499–505.
- MARTÍN J. & LÓPEZ P. (2001): Repeated predatory attacks and multiple decisions to come out from a refuge in an alpine lizard. *Behavioral Ecology* 12: 386–389.
- MARTÍN J., LÓPEZ P. & COOPER W.E. JR. (2003): When to come out from a refuge: Balancing predation risk and foraging opportunities in an alpine lizard. *Ethology* 109: 77–87.
- PAULISSEN M.A. (1995): Comparative escape behavior of parthenogenetic and gonochoristic *Cnemidophorus* in southern Texas. *Copeia* 1995: 223–226.
- PETERS A. (2000): Testosterone treatment is immunosuppressive in superb fairy-wrens, yet free-living males with high testosterone are more immunocompetent. *Proceedings of the Royal Society of London* 267B: 883–889.

- PIANKA E.R. & VITT L.J. (2003): Escaping predators. In: PIANKA E.R. & VITT L.J. (eds): *Lizards: Windows to the evolution of diversity*. University of California Press, Los Angeles, pp. 63–84.
- POUGH F.H., ANDREWS R.M., CADLE J.E., CRUMP M.L., SAVITZKY A.H. & WELLS K.D. (2004): Interactions with predators. In: POUGH, F.H., ANDREWS, R.M., CADLE, J.E. & CRUMP, M.L. (eds): *Herpetology*. Third edition, Pearson Education, Inc., Upple Saddle River, pp. 550–566.
- RICE W.R. (1989): Analyzing tables of statistical tests. *Evolution* 43: 223–225.
- RYKENA S., NETTMANN H.K. & GÜNTHER R. (1996): Smaragdeidechse – *Lacerta viridis* (Laurenti, 1768). In: GÜNTHER R. (ed.): *Die Amphibien und Reptilien Deutschlands*. Gustav Fischer Verlag, Jena, pp. 566–580.
- SCHWARZKOPF L. & SHINE R. (1992): Cost of reproduction in lizards: escape tactics and susceptibility to predation. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 31: 17–25.
- SIH A. (1987): Prey refuges and predator-prey stability. *Theoretical Population Biology* 31: 1–12.
- STATSOFT, Inc. (1995): *STATISTICA for Windows*. Program manual, Tulsa.
- TÖRÖK J., HEGYI G., TÓTH L. & KÖNCZEY R. (2004): Unpredictable food supply modifies costs of reproduction and hampers individual optimization. *Oecologia* 141:432–443.
- YDENBERG R.C. & DILL L.M. (1986): The economics of fleeing from predators. *Advances in the Study of Behavior* 16: 229–249.
- ZUG G.R., VITT L.J. & CALDWELL J.P. (2001): Defense and escape. In: ZUG G.R. (ed.): *Herpetology, an introductory biology of amphibians and reptiles*. Second edition, Academic Press, Orlando, pp. 275–294.

Refuge-based escape behaviour in the green lizard (*Lacerta viridis*)

NIKOLETT IHÁSZ, KATALIN BAYER, RENÁTA KOPENA, ORSOLYA MOLNÁR,
GÁBOR HERCZEG & JÁNOS TÖRÖK

Survival of animals in the wild is fundamentally affected by their success in predator avoidance. The success of escape behavior – one main form of predator avoidance – may depend on the absolute speed difference between the prey and its predator, or on reaching a suitable refuge. Refuge use is influenced by the familiarity with the area. Use of unknown refuges can be more costly than attempting to reach a known and suitable refuge despite a temporally increased predation risk. We tested the predictions of this hypothesis in a population of the territorial, ground-dwelling Green lizard (*Lacerta viridis*) in the northern part of the Great Hungarian Plain, in the summer of 2005. Predatory attacks of an active forager mammal were simulated by walking slowly toward individual lizards until they fled. The researcher approached and made the observed green lizards to flee in a way by either (i) blocking them from the suitable refuge or (ii) allowing a free route to that refuge. Comparing escape events provoked by the above mentioned methods revealed that these lizards try to reach the suitable refuge irrespective of the position of the predator. We suppose that the benefit of using a familiar and suitable refuge is greater than the risk resulting from fleeing towards the predator.

Keywords: behaviour, predation, trade-off, fleeing, territoriality.