

Zöld gyíkok színezete és morfológiája: jelzések és funkciók*

BAJER KATALIN¹, MOLNÁR ORSOLYA, HEGYI GERGELY, HERCZEG GÁBOR,
LACZI MIKLÓS és TÖRÖK JÁNOS

Eötvös Loránd Tudományegyetem Állattrendszertani és Ökológiai Tanszék, Viselkedésetkológiai Csoport
H-1117 Budapest, Pázmány Péter sétány 1/c. ¹E-mail: cascadis@gmail.com

Összefoglalás. Korábbi tanulmányokból ismeretes, hogy egyes hüllőfajok esetében az inter- és az intraszexuális kommunikációban szerepet játszhatnak az egyedek morfológiai jellemzői és a szaporodási időszakban kialakított feltűnő színezeti bélyegei. Vizsgálatunk alanya az e tekintetben még nem kutatott zöld gyík (*Lacerta viridis*) volt. Célunk volt annak kiderítése, hogy e bélyegek előrejelzik-e a nőstények párválasztási preferenciáját és a hím–hím versengés kimenetelét. 2005-ben az aktivitási időszakban összesen 57 állatot fogtunk be, és rögzítettük azok morfológiai és spektrális változóit. A nőstények vizuális ingerek alapján választhattak a potenciális szaporodási partnerek közül. A hímek közötti versengés tesztelesekor két–két hím harcolt egymással, az összes lehetséges kombinációban. Eredményeink szerint a nőstények a nagyobb testhosszú hímeket választották gyakrabban, ugyanakkor a színezet nem játszott szerepet a nőstényválaszban. Az analízisek föltárták, hogy a fejmagasság, a fejszélesség és a fejhossz, valamint a torokfolt relatív kék-UV intenzitása és a hasoldal relatív UV intenzitása pozitívan asszociálódott a versengés kimenetelével. Mindezek azt bizonyítják, hogy a zöld gyík hímek esetében a színezeti illetve a morfológiai tulajdonságok szignálként funkcionálhatnak a párválasztás illetve a hím–hím versengés során, s ezen bélyegek előre jelezhetik a nőstények párválasztási preferenciáját és a versengések eredményét.

Kulcsszavak: *Lacerta viridis*, szignalizáció, párválasztás, hím–hím verseny.

Bevezetés

Az állatvilágban sokféle szignált találunk, amellyel az egyedek információt szolgáltatnak szociális vagy reprodukív státuszukról (ANDERSSON 1994). Ilyenek a színjelzések is, melyeket számos hüllőfajnál vizsgáltak. Egyaránt ismeretesek kutatások a fajfelismerés, a hím–hím versengés és a nőstény preferencia szignalizációjának témaköréből (COOPER & GREENBERG 1992, OLSSON 1993, LOSEY et al. 1999, SEEHAUSEN et al. 1999, MARTÍN & FORSMAN 1999, HOFFMAN & BOULIN 2000, LEBAS & MARSHALL 2001, STUART-FOX & ORD 2004). Nagy részük azonban csak egy-egy kiragadott bélyeggel foglalkozott (MARTÍN & FORSMAN 1999, OLSSON 1993); összetettebb, több egyedi jellemzőt tartalmazó analíziseket nem végeztek. Emellett az emberi szem számára láthatatlan közeli ultraibolya (320–

* Előadták a szerzők a Magyar Biológiai Társaság Állattani Szakosztályának 957. előadóülésén, 2007. március 7-én.

400 nm) színezet a korábbi kutatásokban kevés figyelmet kapott, így annak esetleges szignálfunkciója alig ismert. Az UV színezettel kapcsolatos tanulmányokban e színkomponensnek elsősorban a nőstények párválasztásában betöltött szerepére koncentráltak (LEBAS & MARSHALL 2001), s csak a közelmúltban fordítottak figyelmet a hím–hím versengésben betöltött funkciójára (WHITING et al. 2006).

A hímek versengése igen fontos mechanizmusa a szexuális szelekciónak, mivel a versenyben sikeresebb hímek sokszor több nőstényt tudnak szerezni maguknak. A gyíkoknál a testméretnek illetve a színezetnek mint vizuális jelzésnek nagy befolyása van a versengés kimenetelére (OLSSON 1992b, SALVADOR & VEIGA 2001), ami pedig gyakran meghatározza a szaporodási sikert. Mások szerint a versengésbeli dominancia nem eredményez mindig nagyobb szaporodási sikert, mivel egyes egyedek alternatív szaporodási stratégiákat alkalmazhatnak (GROSS 1996, SINERVO & LIVELY 1996), vagy a nőstények választhatnak olyan jellegek alapján, amelyek függetlenek a hímek harci képességeitől (LÓPEZ et al. 2002). Mindenesetre azt mondhatjuk, hogy a hímek relatív harci képessége, és ezáltal a versengésben való eltérő sikerességük varianciát okoz a nőstényekhez való hozzáférésükben; ami lehetőséget teremt a szexuális szelekcióra (WHITING et al. 2006).

A hullók színezetének létrejöttéért két eltérő mechanizmus felel. A xantophorokban és a melanophorokban található pigmentek általi fényabszorpció (a karotinoidok vörös, piros, sárga színt hoznak létre, az eumelanin feketét és sötétbarnát), valamint az iridophorokban lévő guanin, hipoxantin vagy húgysav kristályszerű elrendeződése általi fényszórás, mely a kék és UV színért felelős (GREYER összefoglalója 2004). A zöld szín mindezek együttes hatásából ered. Az egyes pigmentek és a strukturális színek különböző folyamatok során jönnek létre, s így eltérő költséggel járhatnak; ezért az egyedi minőség különféle aspektusairól hordozhatnak információt (MCGRAW et al. 2002, SENAR et al. 2003). Bizonyított, hogy az UV érzékelése az állatvilágban igen elterjedt jelenség, és hogy a színek ultraibolya komponense számos funkciót tölthet be (TOVÉE 1995). Használatos privát vizuális csatornaként, amennyiben egy faj és ragadozójának spektrális szenzitivitása eltérő, miáltal mérséklődhet a szignalizáció predációs költsége (HÅSTAD et al. 2005, CUMMINGS et al. 2003). Az UV színezet a predátoroknak a vizuális háttérbe való beolvadását is segítheti (GREEN & LEBERG 2005). Egyes fajoknál az ultraibolya fény érzékelése jelentőséggel bír a táplálékkeresésnél is (SIITARI et al. 1999), az inter- és intraszexuális kommunikációban betöltött minőségjelző szerepe pedig számos taxon esetében szintén bizonyított (pl. ALONSO-ALVAREZ et al. 2004, WHITING et al. 2006).

A gyíkoknál gyakori az ivari dikromatizmus, és sok esetben megfigyelhető a szezonálisan, szaporodási időszakban kialakított nászszínezet. A zöld gyík (*Lacerta viridis* LAURENTI, 1768) hímek szintén fejlesztenek nászszínezetet, amely a torok tájékán található kék folt formájában mutatkozik meg. Egy színjelzés hatékonyságának feltétele, hogy az adott vizuális háttér és fényviszonyok között feltűnő legyen a jelzés fogadója számára (ENDLER 1992, FLEISHMAN & PERSONS 2001). Ismeretes, hogy a gyíkok között az UV érzékelése általánosan elterjedt, konzervatív tulajdonság (FLEISHMAN et al. 1993, LOEW et al. 2002), s föltételezhetően jellemzője a zöld gyíknak is.

Vizsgálatunk arra irányult, hogy kiderítsük, milyen jelentéssel bírnak a hím zöld gyíkok morfológiai bélyegei és a nászidőszakban felöltött színezetük (mely az emberi megfigyelő számára láthatatlan UV-reflektanciával is rendelkezhet) az egymással való versengés és a nőstények párválasztása során.

Módszerek

Morfológiai jellemzők

2005 májusától június közepéig 57 gyíkot fogtunk Tápiószentmárton mellett, és egy-egy 40×80cm alapterületű terráriumban helyeztük el őket. Aljzatul szűrőpapír szolgált, és egy-egy búvóhelyet is biztosítottunk az állatoknak. Táplálékként a természetes élőhelyükön felkelhető egyenesszárnyúakat és lisztkukacot adtunk. A kísérletek elvégzése előtt 0,1 mm-es pontossággal megmértük a testhosszt (orrcsúcs-kloáka távolság, *snouth-vent length* SVL), a farokhosszt (kloáka-farokvég távolság), a fejszélességet (szájszögletek közti távolság), a fejmagasságot (a parietális szemet hordozó fejpajzs és az alsó állkapocs alsó pereme közti távolság), a fejhosszt (az alsó állkapocs csúcsa és disztális vége közti távolság), valamint a testsúlyt 0,1 gramm pontossággal.

Színjellemzők

Spektrofotométerrel (Ocean Optics USB 2000) mértük a fejtető, a torok, a hát- és a hasoldal reflektanciáját, Mini-D2 deutérium-halogén lámpa (Ocean Optics Europe) fényforrással és száloptikával. Az RPH-1 típusú szondatartó biztosította a külső fény kizárását, és hogy a szonda a mérendő felülettel 90°-os szöget zárjon be, valamint attól állandó (3mm) távolságra legyen. WS-1 típusú fehér reflektancia standardot használtunk. A fekete referenciát a mérőfej fénymentes elfedésével állítottuk elő. A spektrofotométer 179–877 nm közti tartományban, 0,37 nm-es intervallumokban mérte a reflektanciát, melyet a program (OOIBase32) %-os értékben adott meg, a fehér referenciát véve 100% -nak a fekete referenciához képest. Az utóbbit elegendő volt naponta egyszer rögzíteni, mivel ennek értéke elhanyagolhatóan kis mértékben változott a mérések közt. A fehér referenciát azonban egyedenként újra kellett mérni a fényforrás időbeli hőmérséklet-változása miatt, ami befolyásolhatta volna az általa kibocsátott fény spektrális összetételét, esetleg rontva a mérés megbízhatóságát.

Az egyedek színezetét az alábbi spektrális változókkal jellemeztük:

Intenzitás (*brightness*): A kültakaróról visszaverődő átlagos fény mennyiséget adja meg ($R_{320-700}$; SZIGETI et al. 2007).

Relatív UV intenzitás (*UV chroma*): Megadja, hogy a teljes fényintenzitás hányadrészéért felelős az UV tartományban visszavert fény mennyiség ($R_{320-400} / R_{320-700}$; SZIGETI et al. 2007).

Relatív kék intenzitás (*kék chroma*): Megadja, hogy a teljes fényintenzitás mekkora hányadért felelős a kék tartományban visszavert fény mennyiség ($R_{320-490} / R_{320-700}$).

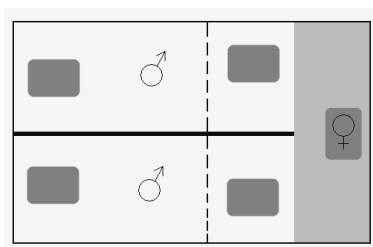
Relatív zöld és sárga intenzitás (*zöld és sárga chroma*): Megadja, hogy a teljes fényintenzitás mekkora hányadért felelős a zöld-sárga tartományban visszavert fény mennyiség ($R_{490-600} / R_{320-700}$).

Az egyedek torokfoltján mért átlagos reflektancia-görbe nem mutatott csúcsot a zöld-sárga tartományban, így ezeknek a külön történő analizálása nem indokolt; az UV és a kék tartomány azonban élesen elkülönült, így ezeket egyenként vontuk be az analízisekbe.

A számított színjellemzők ismételhetősége jelzi a mérés megbízhatóságát, így a mérési ismétléseket átlagoltuk (intenzitás: $R=0,90$, $F(1, 194)=819,17$, $p<0,001$; relatív UV-intenzitás: $R=0,73$, $F(1,93)$, $p<0,001$; relatív kék intenzitás: $R=0,84$, $F(1, 47)=117,06$, $p<0,001$; relatív zöld-sárga intenzitás: $R=0,54$, $F(1, 145)=59,19$, $p<0,001$).

Nőtények párválasztási preferenciája

E vizsgálathoz még nem pározott nőstényeket ($N=25$) használtunk. A 80×60 cm területű terráriumokat három részre osztottuk. A két kisebb térrészbe került egy-egy hím (amelyeket véletlenszerűen választottunk ki a rendelkezésre álló 12 egyed közül), egymástól átlátszatlan fallal elválasztva, a harmadik részbe a nőstény (LEBAS & MARSHALL 2001). Ez utóbbi térrészen található egy „neutrálisként” definiált terület (1. ábra), amelyen tartózkodva a nőstény egyszerre mindkét hímről látott, így ezt a szituációt nem tekintettük választásnak. A megfigyelések során 9:00–17:00 óra közt 15 percenként feljegyeztük, melyik oldalon tartózkodik a nőstény. Egyértelmű párválasztási preferenciának azt tekintettük, ha az egyik oldalon feljegyzett tartózkodások száma legalább elérte a másik oldalon, illetve a semleges területen feljegyzett tartózkodások együttes számát. Az állatok a megfigyelést végző személyt nem láthatták.



1. ábra. A párválasztási kísérlethez használt terrárium vázlatos rajza. A vastag folytonos vonal átlátszatlan falrészletet, a szaggatott vonal átlátszó üveglapot jelöl. A világosszürke terület rész a „semleges terület”. A sötétszürke téglalapok a gyíkok számára behelyezett búvóhelyek.

Figure 1. The schematic picture of the treatment of the mating preference experiment. The opaque wall is marked as continuous thick line, the transparent glass wall is marked as dashed lines. The light grey area is the neutral area, the dark grey areas are coverts.

Hím–hím versengés

A hím–hím versengés vizsgálatában 12 hím vett részt. Hogy elkerüljük a hamis eredményeket, amelyeket a rezidens állat előnye generálhat (COOPER et al. 1987, OLSSON 1992b), a gyíkok egy mindkettjük számára ismeretlen arénában harcoltak egymással. A 40×80 cm területű arénát átlátszatlan fallal választottunk ketté. Az így létrejött két térélyen helyeztük el a hímekeket, majd a 10 perces szoktatási idő elteltével a válaszfalat felhúztuk, és ettől kezdve rögzítettük a viselkedésüket. A megfigyelő személy paraván mögött helyezkedett el, így a gyíkok nem láthatták. Minden hím találkozott az összes többivel, és a kísérletek időrendje úgy lett kialakítva, hogy minden a versengő hímpárok tagjai előzetes harci tapasztalataikban (összecsapások száma) nem különböztek számottevően, és hogy az egyedeknek legyen egy

pihenőnapja két összecsapás között. A harcot akkor tekintettünk befejezettnek, amikor az egyik állat agresszív magatartást mutatott, illetve ha 20 percig nem mutatkozott agresszív magatartás egyik hím részéről sem. Feljegyeztük, hogy melyik egyed kezdeményezte a harcot, és hogy melyik lett a győztes. Az agresszív magatartás mértékét MARTÍN & FORSMAN (1999) munkája alapján kategorizáltuk és így állapítottuk meg a versengés kimenetét:

Visszavonulás: elfutás a másik hím elöl.

Neutrális viselkedés: a hímek egymáshoz közel helyezkednek el, de nincs agresszió.

Megközelítés: az egyik hím agresszió nélkül megközelíti a másikat, ennek ellenére gyakran a másik hím visszahúzódsához vezet.

Kihívó viselkedés: a hím leeresztett fejjel, felemelt testtel, ívelt háttal és felfújott torokkal közelíti meg a másikat. Ez a viselkedés gyakran üldözésbe vagy verekezésbe torkollik.

A fentiek mellett a zöld gyík viselkedésében még egy további esetet is elkülönítettünk:

Megadó viselkedés: a hím felemelt fejjel, leeresztett testtel áll, mellső lábaival integet. E viselkedés gyakran eredményezi, hogy az agresszív hím nem támadja meg ezt a hímeket.

Statisztikai módszerek

Mivel a testtájuk több színjellemzője is korrelált egymással (1. táblázat), valamint célszerű volt redukálni a változók számát, főkomponens analízist (*Principal Component Analysis*, PCA) végeztünk. A PCA során kapott főkomponensek (PC1, PC2) egymástól statisztikailag független változók. A morfológiai jellemzők mindegyike erősen korrelált egymással (összes $p < 0,02$), ezért azokon is PCA-t végeztünk. Mindkét esetben a 42 hímről származó jellemzőkből számoltuk a PC-eket.

A nőtények párválasztási preferenciájának a hímek szín- illetve morfológiai jellemzőivel való kapcsolatát általános lineáris modellekkel (*General Linear Models*, GLM) vizsgáltuk, visszafelé irányuló (*backward stepwise*) modellszelekciót használva. A függő változó a nőtény választási preferenciája, a független változók a PC-k voltak.

A hím–hím versengés és a hím jellemzők közti kapcsolat elemzése esetében a győztes és a vesztes hímek PC-jeinek eltérését kétmintás t-tesztel állapítottuk meg.

Az elemzésekhez a STATISTICA for Windows v. 7.0 (Statsoft, Tulsa, Oklahoma) programcsomagot használtuk.

Eredmények

A 2. táblázatból látható, hogy a színezeti PC1 a hasoldal UV chromájával, valamint a torok UV és kék chromájával szignifikánsan pozitív, a has zöld-sárga chromájával szignifikánsan negatív korrelációt mutatott. A PC2 a hasoldal intenzitásával szignifikánsan pozitív kapcsolatban állt. A morfológiai PC1 szignifikánsan függött össze a fejmagassággal (faktorsúly: 0,87), a fejszélességgel (0,80) és a fejhosszal (0,93), valamint az SVL-lel (0,69), a PC2 csupán az SVL-lel (0,69). A PC1 az összvariancia 69%-át, a PC2 pedig az összvariancia 19%-át magyarázta.

1. táblázat. A zöld gyík hímek színváltozói közti korrelációk (VUVC: hasoldal UV chromája, VZSC: hasoldal zöld-sárga chromája, TBRI: torok brightness, TUVVC: torok UV chromája, TKCHR: torok kék chromája).

Table 1. The correlations between colour measurements of male green lizards (VUVC: UV chroma of abdomen, VZSC: green-yellow chroma of abdomen, TBRI: brightness of throat, TUVVC: UV chroma of throat, TKCHR: blue chroma of throat).

		VUVC	VZSC	TBRI	TUVVC	TKCHR
VBRI	r	0,25	-0,29	0,17	-0,20	-0,16
	N	42	42	41	41	41
	p	0,11	0,061	0,29	0,20	0,33
VUVC	r		-0,87	-0,24	0,42	0,39
	N		42	41	41	41
	p		0,000	0,13	0,006	0,011
VZSC	r			0,22	-0,28	-0,5
	N			41	41	41
	p			0,17	0,074	0,001
TBRI	r				-0,02	-0,33
	N				42	42
	p				0,91	0,035
TUVVC	r					0,43
	N					42
	p					0,005

A GLM-ben kapott analízisek alapján a nőstények preferenciája csak a morfológiai PC2-vel függött össze szignifikánsan pozitívan ($F(1,23)=4,44$, $t=2,11$, $p=0,046$), vagyis a nőstények a nagyobb testhosszú hímeket részesítették előnyben. A többi változó nem mutatott szignifikáns kapcsolatot a hölgyválasszal (összes $p>0,05$).

A t-tesztek eredményei szerint szignifikáns kapcsolat állt fenn a küzdelmek kimenetele és a színezeti PC1 ($N=66$, $t=3,18$, $p=0,002$), valamint mindkét morfológiai PC között (PC1: $N=66$, $t=4,46$, $p<0,001$; PC2: $N=66$, $t=3,71$, $p<0,001$).

2. táblázat. A színjellemzőkből származtatott PC-k és a színjellemzők kapcsolata zöld gyík hímeknél (faktorsúlyok; VUVC: hasoldal UV chromája, VZSC: hasoldal zöld-sárga chromája, TBRI: torok intenzitás, TUVVC: torok UV chromája, TKCHR: torok kék chromája).

Table 2. Factor loadings of principal components of the colouration of male green lizards (VUVC: UV chroma of abdomen, VZSC: green-yellow chroma of abdomen, TBRI: brightness of throat, TUVVC: UV chroma of throat, TKCHR: blue chroma of throat).

	PC1	PC2
VBRI	0,07	0,90
VUVC	0,88	0,27
VZSC	-0,88	-0,33
TBRI	-0,39	0,35
TUVVC	0,58	-0,35
TKCHR	0,73	-0,35

Értékelés

A hullók szexuális szelekciójával foglalkozó kutatásokban sok fajjal kapcsolatban azt találták, hogy a nőstények párválasztásánál igen fontos szerepet játszik a potenciális szaporodó partnerek testmérete, és hogy a nagyobb, robusztusabb hímeknek több lehetőségük van a párzásra, mint kisebb társaiknak (pl. COOPER & VITT 1993, CENSKY 1997, SALVADOR & VEIGA 2001).

Eredményeink szerint a zöld gyík esetében a nőstények a számukra felkínált hímek közül azokat választották gyakrabban, amelyek nagyobb testhosszal rendelkeztek. A preferáltabb hímek nagyobb testmérete tehát preferált tulajdonság ennél a fajnál is, ahogy az aktívan választó nőstényekkel rendelkező hullófajoknál általában. Ezzel ellentétben a hímek színezete nem befolyásolta a nőstények preferenciájának alakulását. Elképzelhető, hogy ennek oka a kísérleti elrendezésben rejlik, mivel a hímek és a nőstények között üvegből készült válaszfal húzódtott. Az üveg azonban elnyeli a közeli UV-sugarakat, ami a hímek látványát illetően természetellenes helyzetet teremthetett, s ez egyben jelezheti az UV színsatorna használatának esetleges jelentőségét is. Ennek tisztázására újabb kísérletekre van szükség.

A nagyobb testhossz előnyben részesítésének oka lehet, hogy a nagyobb, jobb harci képességgel rendelkező hímeknek kevesebb energiát kell fektetniük a növekedésbe, és többet fordíthatnak a reprodukcióra (ANDREWS 1982), ez pedig nyilvánvalóan fontos a nőstény szaporodási sikerének szempontjából. Habár a színek szerepe nem mutatkozott meg a nőstények párválasztása során, a hímek versengésének kimenetelével összefüggést mutatott. Ezért ha egy hím – amely kékebb, és nagyobb az UV-reflektanciája – sikeresebb a területért folytatott versengésben, akkor nagyobb vagy jobb minőségű territóriumot tarthat fenn, és ezzel több potenciális szaporodó partnert szerezhet magának. Így a kékebb torkú hímek mégis sikeresebbek lehetnek.

A nagyobb testméret jelentőségét a hímek közti versengésben szintén kimutatták más fajoknál (OLSSON 1992, COOPER & VITT 1987, TOKARZ 1985), s ezen vizsgálatok eredményeivel a mi eredményeink is összhangban állnak. A robusztusabb testfelépítésű, vagyis nagyobb fejszélesség, fejhossz és fejmagasság értékekkel rendelkező hímek kerültek ki többször győztesen. Emellett egyes színezeti jellemzők fontosságát is sikerült feltárnunk. Az állatok torokfoltjának kék színintenzitása illetve a torkon és a hasoldalon mért UV-reflektancia szintén meghatározónak bizonyult. Azok az állatok, amelyek torokfoltja kékebb volt, és a torok valamint a hasoldal erősebben reflektált az UV tartományban, sikeresebbnek mutatkoztak a küzdelemben. Összességében elmondható, hogy azon példányok esetében, amelyek testméreteikben és színjellemzőikben hasonlóak voltak, hosszabb ideig tartott a párbaj, és gyakrabban vezetett fizikai összecsapáshoz, bár statisztikailag értékelhető adatunk nincs erre nézve. Mindezek arra utalnak, hogy a testméret, a torokkékség illetve az UV-reflektancia alapján predikciók tehetők a hím versengésbeli sikerességére vonatkozóan. Vagyis egy hím ezen jellemzők alapján előzetes információhoz juthat a vetélytárs minőségével kapcsolatban, így elkerülheti az energetikailag költséges fizikai összeütközést, és az esetleges sérüléseket, valamint a territoriális viselkedés alatt megnövekedő predációs kockázatot is csökkentheti. Az állatok színezetének vizsgálatakor kiderült, hogy a gyíkok hátoldala az UV-tartományban nem reflektál, az információt szolgáltató UV-reflektáló felület az állatok hasoldalán található, ami a fajtársak számára feltűnő, de nem akadályozza a

predátorok elől való rejtőzködést, amely fontos szempont, figyelembe véve, hogy azok közül számos faj képes az UV-érzékelésre. Így mérséklődik a versengésre és a predátorok elkerülésére fordítandó energia, amely viszont többletet jelent az utódokba allokálható energia mennyiségében, végső soron tehát az állat szaporodási sikere nő.

Köszönetnyilvánítás. Köszönjük KOPENA RENÁTÁnak a terepi munkában nyújtott segítségét. Kutatásunkat a Közép-Duna-Völgyi Környezetvédelmi, Természetvédelmi és Vízügyi Felügyelőség engedélyével végeztük (Engedélyszám:14801/2005).

Irodalomjegyzék

- ALONSO-ALVAREZ, C., DOUTRELANT, C., SORCI, G. (2004): Ultraviolet reflectance affects male-male interactions in the blue tit (*Parus caeruleus ultramarinus*). *Behavioral Ecology* 15: 805–809.
- ANDERSSON, M. (1994): *Sexual selection*. Princeton University Press, Princeton, 599 pp.
- ANDREWS, R. M. (1982): Patterns of growth in reptiles. In: GANS, C. & POUGH, F. H. (eds.): *Biology of the Reptilia*. Academic Press, London, pp. 273–320.
- CENSKY, E. J. (1997): Female mate choice in the non-territorial lizard *Ameiva plei* (Teiidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 40: 221–225.
- COOPER, W. E., MENDONCA, M. T. & VITT, L. J. (1987): Induction of orange head coloration and activation of courtship and aggression by testosterone in the male broad headed skink, *Eumeces laticeps*. *Journal of Herpetology* 21: 96–101.
- COOPER, W. E. Jr. & GREENBERG, N. (1992): Reptilian coloration and behavior. In: CREWS, D. & GANS C. (eds.): *Biology of the Reptilia: Physiology and Behavior E: Hormones, Brain and Behaviour*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 298–422.
- COOPER, W. E., Jr. & VITT, L. J. (1993): Female mate choice of large male broad-headed skinks. *Animal Behaviour* 45: 683–693.
- CUMMINGS, M. E., ROSENTHAL, G. G. & RYAN, M. J. (2003): A private ultraviolet channel in visual communication. *Proceeding of the Royal Society of London Series B*, 270, 897–904.
- ENDLER, J. A. (1992): Signals, signal conditions, and the direction of evolution. *American Naturalist* 139: S125–S153.
- FLEISHMAN, L. J., LOEW, E. R. & LEAL, M. (1993): Ultraviolet vision in lizards. *Nature* 365: 397.
- FLEISHMAN, L. J. & PERSONS, M. (2001): The influence of stimulus and background color on signal visibility in the lizard *Anolis cristatellus*. *Journal of Experimental Biology* 204: 1559–1575.
- GREEN, M. C. & LEBERG, P. L. (2005): Influence of plumage colour on prey response: does habitat alter heron crypsis to prey? *Animal Behaviour* 70: 1203–1208.
- GREYER, G. F., KOLLURU, G., R. & NERISSIAN, K. (2004) Individual colour patches as multi-component signals. *Biological Reviews* 79: 583–610.
- GROSS, M. R. (1996): Alternative reproductive strategies and tactics: diversity within sexes. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 92–97.
- HÅSTAD, O., VICTORSSON, J. & ÖDEEN, A. (2005): Differences in color vision make passerine less conspicuous in the eyes of their predators. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the USA* 102: 6391–6394.
- HOFFMANN, E. A. & BOULIN, M. S. (2000): A review of colour and pattern polymorphisms in anurans. *Biological Journal of the Linnean Society* 70: 633–665.
- JAWOR, J. M. & BREITWISCH, R. (2004): Multiple ornaments in male northern cardinals, *Cardinalis cardinalis*, as indicators of condition. *Ethology* 110: 113–126.

- LEBAS, N. & MARSHALL, J. (2001): No evidence of female mate choice for a condition-dependent trait in the agamid lizard, *Ctenophorus ornatus*. *Behaviour* 138: 965–980.
- LOEW, E. R., FLEISHMAN, L. J., FOSTER, R. G. & PROVENCIO, I. (2002): Visual pigments and oil droplets in diurnal lizard: a comparative study of Caribbean anoles. *Journal of Experimental Biology* 205: 927–938.
- LÓPEZ, P., MUÑOZ, A. & MARTÍN, J. (2002): Symmetry, male dominance and female preference in the Iberian rock lizard, *Lacerta monticola*. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 52: 342–347.
- LOSEY, G. S. J., CRONIN, T. W., GOLDSMITH, T. H., HYDE, D., MARSHALL, N. J. & MCFARLAND, W. N. (1999): The UV visual world of fishes: a review. *Journal of Fish Biology* 54: 921–943.
- MARTÍN, J., FORSMAN, A. (1999): Social costs and development of nuptial coloration in male *Psammmodromus algirus* lizards: an experiment. *Behavioral Ecology* 10: 396–400.
- MCGRAW, K. J., MACKILLOP, E. A. & HAUBER, M. E. (2002): Different colors reveal different information: how nutritional stress affects the expression of melanin- and structurally based ornamental plumage. *The Journal of Experimental Biology* 205: 3747–3755.
- OLSSON, M. (1992): Contest success in relation to size and residence in male sand lizards, *Lacerta agilis*. *Animal Behaviour* 44: 386–388.
- OLSSON, M. (1992a): Sexual selection and reproductive strategies in the sand lizard, *Lacerta agilis*. Ph. D. Thesis, University of Göteborg.
- OLSSON, M. (1993): Nuptial coloration in the sand lizard, *Lacerta agilis*: an intra-sexually selected cue to fighting ability. *Animal Behaviour* 48: 607–613.
- SALVADOR, A. & VEIGA, J. P. (2001): Male traits and pairing success in the lizard *Psammmodromus algirus*. *Herpetologica* 57: 77–86.
- SEEHAUSEN, O., MAYHEW, P. J. & VAN ALPHEN, J. J. M. (1999): Evolution of colour patterns in East African cichlid fish. *Journal of Evolutionary Biology* 12: 514–534.
- SENAR, J. C., FIGUEROLA, J. & DOMÉNECH, J. (2003) Plumage coloration and nutritional condition in the great tit, *Parus major*: the roles of carotenoids and melanins differ. *Naturwissenschaften* 90: 234–237.
- SIITARI, H., HONKAVAARA, J. & VIITALA, J. (1999): Ultraviolet reflection of berries attracts foraging birds. A laboratory study with redwings (*Turdus iliacus*) and bilberries (*Vaccinium myrtillus*). *Proceeding of the Royal Society of London Series B* 266: 2125–2129.
- SINERVO, B. & LIVELY, C. M. (1996): The rock-paper-scissors game and the evolution of alternative male strategies. *Nature* 380: 240–243.
- STUART-FOX, D. M. & ORD, T. J. (2004) Sexual selection, natural selection and the evolution of dimorphic coloration and ornamentation in agamid lizards. *Proceeding of the Royal Society of London Series B* 271: 2249–2255.
- SZIGETI B., TÖRÖK J., HEGYI G., ROSIVALL B., HARGITAI R., SZÖLLÖSI E. & MICHL G. (2007): Egg quality and parental ornamentation in the blue tit. *Journal of Avian Biology* 38: 105–112.
- TOKARZ, R. R. (1985): Body size as a factor determining dominance in staged agonistic encounters between male brown anoles (*Anolis sagrei*). *Animal Behaviour* 33: 746–753.
- TOVÉE, M. J. (1995): Ultra-violet photoreceptors in the animal kingdom: their distribution and function. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 455–460.
- WHITING, M. J., STUART-FOX, D. M., O'CONNOR, D., FIRTH, D., BENNETT, N. C. & BLOMBERG, S. P. (2006): Ultraviolet signals ultra-aggression in a lizard. *Animal Behaviour* 72: 353–363.

An experimental test of sexual selection on colour and morphology in green lizards

KATALIN BAJER¹, ORSOLYA MOLNÁR, GERGELY HEGYI, GÁBOR HERCZEG,
MIKLÓS LACZI & JÁNOS TÖRÖK

Department of Systematic Zoology and Ecology, Behavioural Ecology Group, Eötvös Loránd University,
Pázmány Péter sétány 1/C, H-1117 Budapest, Hungary, ¹E-mail: cascadis@gmail.com

ÁLLATTANI KÖZLEMÉNYEK (2009) 94(2): 167–176.

Abstract. Morphological traits and elaborate colouration may play important roles in inter- and intrasexual communication, but sexual signalling has been little studied in reptiles. We conducted experiments of female choice and male competition in green lizards (*Lacerta viridis*), a species from which no information on sexual selection is available. We performed 24 mate choice trials using a total of 57 males, and allowed 12 males to compete in all potential pairwise combinations. Correlated aspects of morphology and colour were condensed into principal components. Only the body shape of males predicted the outcome of female choice trials. Females preferred males with longer body and narrower head. However, both morphology and colour seemed important in male competition. Our study species was the green lizard (*Lacerta viridis*), which has not been studied in this aspect. Our aim was to examine the associations between these traits, the female mating preference, and the outcome of male-male contest. We captured 57 males in 2005, and we measured their morphological and spectral properties. The females chose between the possible mating partners exclusively by visual cues. In the contest trial, 12 males fought with each other in all potential combinations. However, the results revealed that the colouration did not associate with the female mate choice, but there was a strong association between the choice and some morphological characters of males: females preferred males with larger body length and smaller head width. According to these analyses the height, width and length of the head, UV and blue chroma of the throat, and UV chroma of the abdomen were associated positively with the fighting ability; if the two rival males were more similarly for each other in the case of the above mentioned traits, they were much more aggressive during contest. Our results suggest that the expression of multiple ornamental colouration and morphological traits of green lizard males may serve as inter- and intrasexual signals advertising individual quality honestly.

Keywords: *Lacerta viridis*, signalisation, mate choice, male-male competition.