

A MAGYAR
TUDOMÁNYOS AKADÉMIA
BIOLÓGIAI TUDOMÁNYOK OSZTÁLYÁNAK
KÖZLEMÉNYEI

SZERKESZTI
BALOGH JÁNOS

XXII. KÖTET

2. SZÁM



AKADÉMIAI KIADÓ, BUDAPEST
1979

BIOL. OSZT. KÖZL.

A PARADICSOMHAL (*MACROPODUS OPERCULARIS*) MENEKÜLÉSI MAGATARTÁSÁNAK ETOLÓGIAI VIZSGÁLATA*

KABAI PÉTER

Eötvös Loránd Tud. Egyetem, Magatartásgenetikai Osztály, Göd

A menekülési magatartást földolgozó etológiai irodalom viszonylag szegényes. Ennek elsősorban metodikai okai vannak (EDMUNDS 1974). Az etológiai vizsgálatok alapföltétele, hogy természetes vagy legalább az ezt jól megközelítő laboratóriumi megfigyelésekből induljunk ki. A menekülési magatartás így megfigyelhető jelenségei azonban túlságosan esetlegesek és zavaró körülményekkel terhelték, ami a következtetések erejét csökkenti. Ezért is alakulhatott ki egy furcsa kettőség: egyik oldalon áll az időigényes, nehéz körülmények között végzett terepmunka — anekdotikus eredményekkel, másik oldalon pedig a részjelenségek laboratóriumi vizsgálata — egzakt, de korlátozott érvényű következtetésekkel. A kétféle megközelítést összekötő láncszemek szinte teljesen hiányoznak.

Saját munkánkban egy Dél-Kelet Ázsiában őshonos faj, a paradicsomhal (*Macropodus opercularis*) menekülési magatartását vizsgáltuk élő ragadozóval szemben. Vizsgálataink előkísérlet jellegűek: célunk elsősorban az volt, hogy leírjuk és elemezzük a paradicsomhal menekülési magatartását, továbbá, hogy egy olyan „anekdota-kincset” gyűjtsünk össze, aminek alapján a természetes magatartást jobban célzó kísérleteket tudunk tervezni. A *M. opercularis* félelmi reakcióit többen vizsgálták laboratóriumunkban (VADÁSZ és mtsai 1978, KABAI és CSÁNYI 1979). A tesztekben megfigyelhető viselkedés értelmezését megkönnyíti a préda-predátor interakciók tanulmányozása. A kísérleteinkben használt hazai csukafaj nem természetes ellensége a paradicsomhalnak. Az a folyamat, ahogy a préda „kiismeri” a predátort (vagyis fölismeri a csukában a ragadozót, és növeli a menekülés hatékonyságát) sokat mondhat a természetes tanulási folyamatokról általában.

Módszerek

Megfigyeléseinket egy növényzettel gyéren betelepített, 100×50×50 cm-es akváriumban végeztük. Az akváriumot egy átlátszatlan műanyaglappal két egyenlő térfélre osztottuk. A választófalán két db 6×6 cm-es nyitható kapu

* II. Országos Etológiai Konferencián, Siklóson 1978 novemberében elhangzott előadás

volt. A megfigyelés-sorozat előtt két héttel egy 20 cm hosszú csukát** helyeztünk az egyik térfélre. A csukákat a megelőző két hónapban élő paradicsomhalal tápláltuk. Egy megfigyelés-sorozathoz 10 db laboratóriumunk tenyészetéből származó *M. opercularis*t tettünk a másik térfélre. Egy megfigyelés a kapuk nyitásával kezdődött, és 45 percig tartott.

Ez idő után a kapukat bezártuk, és a ragadozó térfelén maradt paradicsomhalakat visszatettük saját térfelükbe. Az egyes megfigyelések 2—3 naponként történtek, egy sorozat pedig addig tartott, amikor az utolsó paradicsomhal a csuka zsákmánya lett.

A megfigyelések alatt folyamatos képmagnó fölvételt készítettünk, amit többszörös visszajátszással elemeztünk. Részletesebb analízisét az exploratív magatartásnak és a menekülésnek végeztük el.

Eredmények

1. A naiv *Macropodus opercularis* földérintő magatartása

A naiv paradicsomhalak a kapuk nyitását követő néhány percen átlépnek a másik térfélbe, és explorálják a csukát.

Az explorációs magatartás elemei:

fej orientáció: enyhén görbült testtartás, a fej a predator irányába mutat;

test orientáció: egyenes test a csuka irányában;

közeledés: a csuka felé úszik. A naiv állatok extrém esetben meg is érintik a ragadozót. Az egyes közeledésekből számított, a csukától mért legkisebb távolságok átlaga 10 cm volt;

megtorpanás: közeledés közbeni hirtelen megállás;

fordulás: az állat nagy ív mentén távolodik a ragadozótól;

helyben fordulás: megtorpanás után az állat úgy fordul, hogy farka gyakorlatilag egy helyben marad;

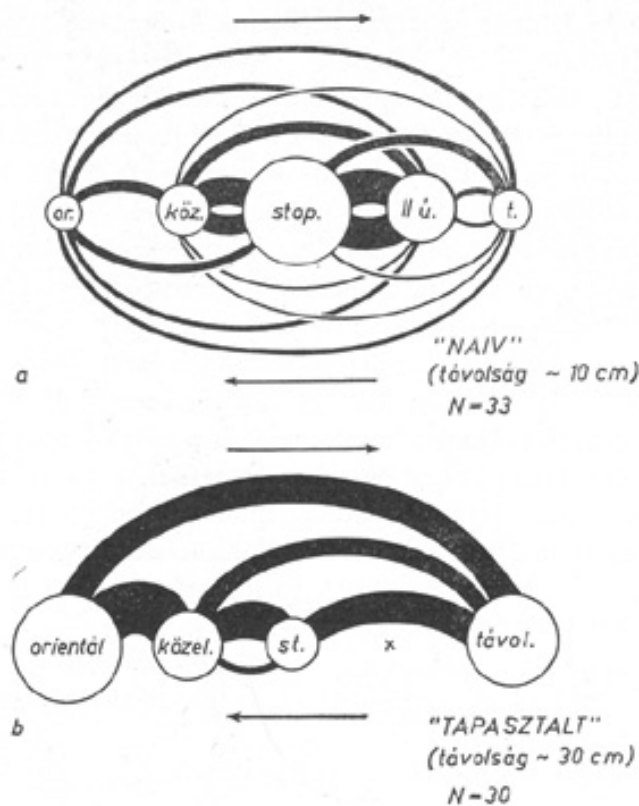
hátrálva fordulás: hasonlít az előzőhöz, de fordulás közben az állat melluszói segítségével hátrafelé hajtja magát;

emelkedés: közeledés után az állat a ragadozótól fölfelé tér ki;

párhuzamos uszás: az állat a csuka testtengelyével párhuzamosan halad. A naiv állatok ilyenkor gyakran feszítik hát- és farokuszójukat, és testük legnagyobb felületét mutatják a csuka felé. Ez a helyzet megegyezik az agresszív testtartással;

eluszás: eltávolodik a csukától;

** Köszönettel tartozunk Beresényi Miklósnak és dr. Horváth Lászlónak, akik a csukákat a TEHAG állományából rendelkezésünkre bocsátották.



EXPLORÁCIÓS MAGATARTÁS

I. ábra. A *M. opercularis* predátort felderítő magatartásából készült szekvenciadiagrammok. A naiv állatok magatartása (1-a ábra) rendezetlenebb, mint a tapasztaltaké (1b ábra). Rövidítések: or.: orientáció, köz.: közeledés, st.: megtorpanás, II u.: párhuzamos úszás, t.: távolodás

A naiv állatok földerítő magatartásáról készített szekvencia-diagram az 1a ábrán látható. A könnyebb áttekinthetőség kedvéért néhány fent definiált magatartáselemet nagyobb kategóriákba vontunk össze:

orientáció: fej- és testorientáció;

távolodás: minden olyan mozgás (fordulások, emelkedés és eluszás) mely növeli a préda-predátor távolságot.

Egy magatartás-szekvencia definíciószerűen orientációval kezdődik, és eluszással fejeződik be. Az ábrán a körök átmérője a magatartáselem gyakoriságával, az összekötő vonalak vastagsága pedig az átmenetek gyakoriságával arányos. A szekvencia-diagram tengelyétől fölfelé a balról jobbra, alul pedig a jobbról balra irányuló átmenetek láthatók.

A naiv állatok magatartás-szekvenciája rendezetlenséget mutat. Az elemek minden lehetséges módon kombinálódnak egymással. Kifejezett ciklusokat találunk a közeledés és megtorpanás, illetve a megtorpanás és párhuzamos úszás között. Jellemző, de számszerűleg nem értékelt tény, hogy a paradicsom-

halak legtöbbször csoportban explorálják a csukát, és mozgásukat többé-kevésbé koordinálják.

2. A tapasztalt *Macropodus opercularis* földerítő magatartása

Tapasztaltnak nevezünk egy állatot akkor, ha irányában a csuka végrehajtott egy támadást. Naiv állat a ragadozótól nem képes hatékonyan elmenekülni, azonban a közvetlen közelében tartózkodó „csoporttagok” explorációs magatartása a „tapasztalat” hatására drámaian megváltozik. Bár a támadás hatására az exploráció gyakorisága nem csökken, a préda—predátor távolság a háromszorosára nő (30 cm). Teljesen hiányzik az agresszív magatartásra emlékeztető „párhuzamos uszás”. A közeledés lassabb, és szinte kizárólag csak egyetlen rövid szakaszból áll. Néhány elem gyakorisága megváltozik pl. csökken a fordulások, emelkedések száma, a hátrálásoké és a hátrálva-fordulásoké nő, de ezek a különbségek statisztikailag nem értékelhetők a szekvenciák kis száma (33, ill. 30) miatt. A „tapasztalt” állatok explorációs magatartásából készített szekvencia-diagram (1b ábra) föltűnően különbözik a „naivakétól”, amennyiben jóval rendezettebb képet mutat. A szekvencia lineárisává vált, az elemek meghatározott irányban követik egymást, és a megtorpanás — közelítés irányú néhány átmenetet leszámítva eltűntek a ciklusok. A tapasztalt állat az exploráció kezdetéből (orientáció) kevesebb magatartáselemen keresztül jut a végébe (távolódás).

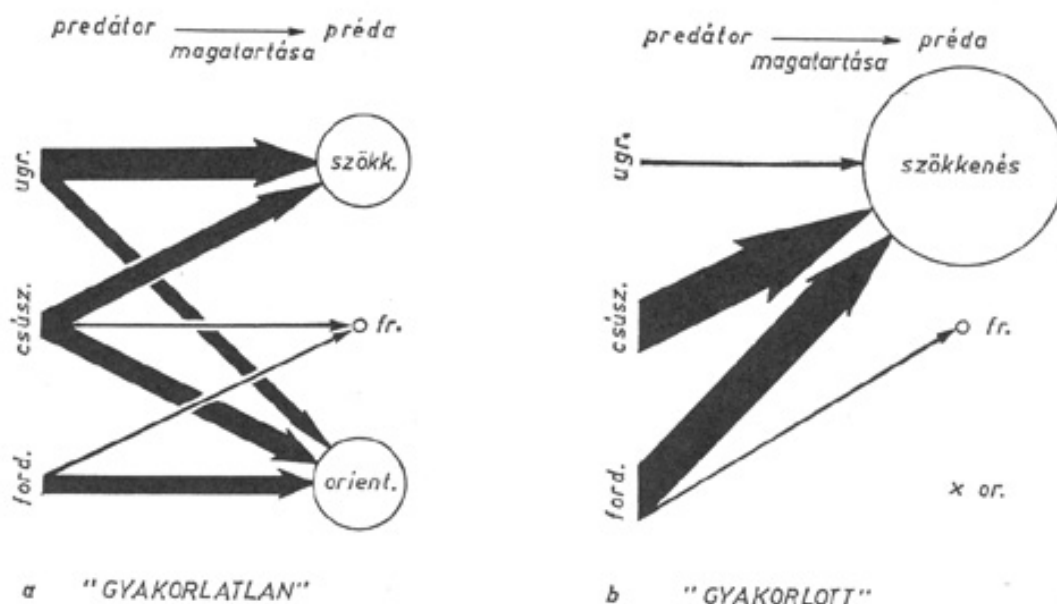
3. A „gyakorlatlan” *Macropodus opercularis* menekülési magatartása

A menekülési magatartás belső szerveződéséről keveset mondhatunk, mivel a korlátozott tér valószínűleg artefakt magatartásokat is produkál (pl. sorozatos szökkenések az üvegfal mentén). Ezért figyelmünket arra irányítottuk, hogy a paradicsomhalak milyen reakcióval válaszolnak a csuka bizonyos mozdulataira.

A csuka támadása lassú mozgással („fordulás” a préda irányába és lassú „csúszás” a zsákmány felé) kezdődik, és egy gyors közeledéssel („ugrás”) fejeződik be. A „célbavett” naiv *M. opercularis* a lassú mozgásra orientációval reagál, és a predátor rendszerint ebben a helyzetben fogja meg. A „cél-állat” közvetlenül közelében tartózkodó társak a zsákmány megfogása után egy hirtelen, gyors uszással („szökkenés”) válaszolnak. A szökkenés leggyakrabban a víz felszíne felé irányul, két megfigyelés-sorozatban mindössze három esetben történt a menekülés az aljzat felé. A szökkenés után az állatok ledermednek („freezing”) és néhány percen keresztül mozdulatlanul maradnak.

A sorozatos támadások hatására a menekülések hatékonysága nő. A predátor összes támadására adott reakciókat két részre osztottuk: az egyes megfigyelés-sorozatok alatt leírt összes menekülési reakció első felét („gyakorlatlan préda”) hasonlítottuk össze a második felével („gyakorlott préda”).

A predátor mozgása (ráfordulás, csúszás, ugrás) által kiváltott reakciókat (orientáció, ledermedés, szökkenés) a 2. ábrán tüntettük föl. Az akció-diagramban a predátor és préda magatartáselemeit összekötő vonalak vastagsága



MENEKÜLÉSI MAGATARTÁS

2. ábra. A préda-predátor interakciókból készült akció-diagramok. A gyakorlatlan állatok a predátor mozgására gyakran reagálnak orientációval (2a ábra). A gyakorlott állatok reakciója szinte kizárólag aktív menekülés (2b ábra). Rövidítések: predátor magatartása: ford.: ráfordulás, csúsz.: csúszás, ugr.: ugrás, préda magatartása: or.: orientáció, fr.: megdermedés, szökk.: szökkenés

az egymásra következő reakciók gyakoriságával arányos. Látható, hogy a „gyakorlatlan” állatok a predátor mozgására gyakran válaszolnak orientációval, és csak a csuka kifejezett közeledésére (csúszás, ugrás) menekülnek.

4. A „gyakorlott” *Macropodus opercularis* menekülési magatartása

A predátor sorozatos támadásainak kitett paradicsomhalak mozgási aktivitása lecsökken, és szinte folyamatosan a csuka irányába orientálódnak. A ragadozó orientációja a préda irányába (fordulás) heves menekülést (szökkenés) vált ki. Az ugrásra adott szökkenések száma azért csökkent le, mert a gyakorlott préda a csuka gyors közeledése előtt már aktívan menekül.

5. Egyéb megfigyelések

A megfigyelés-sorozatok folyamán számos olyan jelenséget észleltünk, melyek statisztikailag ugyan nem értékelhetők, további kísérletek tervezéséhez azonban segítséget nyújtanak.

5a. Átlépések a predátor térfelére

Kísérleti elrendezésünk emlékeztet az elkerüléssel kondicionálási szituációkra, a büntető stimulust (támadás) azonban nem mi, hanem a predátor kontrollálta. Valószínűleg ennek tudható be, hogy bár az átlépések száma a csuka térélfelére tendenciózusan csökkent (a kezdeti 1–2 perces latencia-idő után az

utolsó néhány „próbában” a paradicsomhalak a saját térfelükön maradtak), az egyes megfigyelések között az átlépések számában nagy különbségek vannak.

5b. Felszín alatt állás

A paradicsomhalak a megfigyelések során egyre több időt töltöttek közvetlenül a felszín alatt. Mivel az aktív menekülések is a felszín irányában történtek, feltételezhető, hogy a felszín alatt állás önmagában passzív menekülési magatartásnak fogható föl.

5c. Ledermedési („freezing”) reakciók

A csuka elsősorban mozgó prédára támad. Több esetben megfigyeltük, hogy a csuka a sikeresen elmenekült és ledermedő *M. opercularis* irányába fordulva maradt, ha azonban látóterében egy másik préda átuszik, felhagy az előző támadással. A szökkenést követő ledermedésnek ily módon adaptív értéke van.

A ledermedések száma a préda—predátorinterakciók során növekszik. A zárt tér ugyanis korlátozza az aktív menekülést, és ez rendszerint növeli a „freezing” reakciót (BLANCHARD és mtsai 1976).

Következtetés

A préda sikeres menekülésének alapfeltétele, hogy fölismerje a predátort. Természetes körülmények között ez a fölismerés nem mehet végbe egyszerű kondicionálással (BOLLES 1970), mert a predátor ritkán hibázza el a támadást „naiv” prédával szemben. Az etológiai irodalom több olyan predátort jelző fajspecifikus kulcsingert ismer, amit a zsákmányállat tanulás nélkül fölismer, és öröklött mozgásmintával válaszol rá (in: EDMUNDS 1974). Ilyen fajspecifikus kulcsinger felismerést elsősorban gerincteleneknél találtak, olyan fajoknál, ahol a stabil préda—predátor viszony hosszú evolúciós múltra tekinthet vissza. A magasabb rendű fajok változatos környezeti viszonyai azonban szükségessé teszik, hogy a préda — általánosabb jellemzők alapján — minden potenciális ragadozót fölismerjen. Ilyen „predátor-specifikus” kulcsinger lehet a ragadozó gyors közeledése, amit DILL (1974) szellemes modellkísérletekkel igazolt a zebra dánio (*Danio rerio*) halfajon. Saját megfigyeléseink valószínűsítik, hogy a paradicsomhal a predátor gyors közeledésére reagál öröklött menekülési reakcióval: egyetlen támadás hatására a paradicsomhalak „óvatosabban” explorálják a predátort.

Egy másik fontos kérdés, hogy hogyan változik meg a menekülési magatartás az interakciók során. A menekülés belső szerveződéséről — a már említett zavaró tényezők miatt — csak keveset mondhatunk. A ragadozó mozgására adott válaszreakciók elemzéséből (akciódiagramok, 2. ábra) azonban kitűnik, hogy a menekülés eredményességét feltétlenül növelheti egy tanulási folyamat: a préda a gyakorlás folyamán mintegy megtanulja a predátor támadási szek-

venciáját, más szóval egyre korábbi jelekből képes a predátor későbbi magatartását extrapolálni. Ez a tanulási forma jellegében az imprintingre emlékeztet: öröklött, nem fajspecifikus kulcsinger-öröklött mozgáskombináció kapcsolatra ráépült specifikus tanulási folyamat. A kísérleteinkben megfigyelt tanulási folyamat specifitása jellegének és mértékének föltárása további vizsgálatokat igényel.

IRODALOM

1. BLANCHARD, R. J., FUKUNGA, K. K., BLANCHARD, D. C.: Environmental control of defensive reactions to a cat. *Bulletin of the Psychonomic Society* **8**, 179—181 (1976).
2. BOLLES, R. C.: Species-specific defence reactions and avoidance learning. *Psychological Review* **71**, 32—48 (1970).
3. DILL, L. M.: The escape response of the Zebra Danio. *Animal Behaviour* **22**, 711—722 (1974).
4. EDMUNS, M.: Defence in animals. Harlow, Essex: Longman Group Ltd. (1974).
5. KABAI P.—CSÁNYI V.: Genetical analysis of tonic immobility in two subspecies of *Macropodus opercularis*. *Acta biologica*, **29**, 295—298 (1978).
6. VADÁSZ Cs., KISS B. és CSÁNYI V.: Defensive behaviour and its inheritance in the anabantoid fish. *Behavioural processes* **3**, 107—124 (1978).

