

MTA DOKTORI ÉRTEKEZÉS TÉZISEI

**KVANTITATÍV MORFOLÓGIAI MÓDSZEREK FEJLESZTÉSE ÉS
ALKALMAZÁSA HANGYA-TAXONÓMIAI VIZSGÁLATOKBAN**

Dr. Csősz Sándor

2017

Bevezetés és célkitűzések

A taxonómia modern kori kihívásai

A taxonómia, az élő dolgok megismerésének, leírásának és besorolásának tudománya alapvető fontosságú a biológiai tudományokban. Több mint két évszázadra visszanyúló története egyben a válságok és azokra sikeresen kidolgozott válaszok története is. Az első komoly kihívás már a XIX. században jelentkezett, felszínre hozva az addig gyűjtött hatalmas információ mennyisége és minősége, azaz rendezettsége körüli hiányosságokat. A mai zsargonban ezt a jelenséget az első bioinformatikai válságként említjük (Godfray 2002). Erre a problémára a megoldást egy olyan nevezéktani szabály rendszer bevezetése jelentette, amely megalapozta a modern taxonómiai munkák alapjait, s melynek elvei a mai napig meghatározóak a taxonómiában.

Napjainkban a taxonómia újabb kihívásokkal kell szembenéznie. Míg a régebbi korokban a biodiverzitás kutatásának – ez a hagyományosan, alapvetően fenotípusos adatokkal dolgozó tudományág – szinte kizárólagos diszciplínájaként szerepelt. A modern időkben azonban számos újonnan létrehozott megközelítés (molekuláris filogenetika, ökológia, enzim vizsgálatok, bioakusztika, kutikuláris hidrokarbonát vizsgálatok stb.) nyújt segítséget a biológiai sokféleség leírásában. Ha összehasonlítjuk a fent említett tudományágakat a taxonómia hagyományos gyakorlatával a legnagyobb különbségeket a kvantitatív adatgyűjtésben és kifinomult adatelemzésekben, illetve azok hiányában láthatjuk. Ezek a „fiatalabb” diszciplínák ugyanis döntően nagyméretű adatsorok robusztus analíziseiből vonnak le következtetéseket. A következőkben a taxonómia modern kori kihívásai közül a taxonómia jobb integrációja szempontjából alapvető fontosságú módszertani fejlesztésekre irányuló igényt vázolok fel, melyekre való megfelelés fajsúlyos szerepet kapott karrierem során. Vallom ugyanis, hogy ezen igényekre jó megoldást találva a taxonómia és egyéb szupraindividuális diszciplínák (evolúció biológia, ökológia stb.) közötti átjárhatósági akadályok nagymértékben elháríthatók, és ez által a taxonómiai eredmények jobb integrációja megvalósítható.

A taxonómiai eredmények és tudományos igényű közlésük két fő összetevőből áll. Az egyik alkotóelem maga a *taxonómia*, azaz a *taxon*, vagy taxonok határainak felismerése, amelynek alapján az egységeket körülhatároljuk és leírjuk. A másik komponens a *nevezéktan*, aminek segítségével felcímkezzük az általunk talált mintázat egyes elemeit, a taxonokat. Mindkét összetevő jobbítására, vagy akár gyökeres átalakítására léteznek törekvések, azonban, mivel a karrierem során én magam a taxonok felismerésének fejlesztésére foku-

száltam, a jelen munka a taxonómia a diverzitás felismerő részét veszi górcső alá. A dolgozat a nevezéktani problémákat, javaslatokat, valamint az ide vonatkozó vitákat nem tárgyalja részletesen.

A taxonómia alapvető célkitűzése a biodiverzitás megismerése, ami a fajok felfedezésében, leírásában és rendszerezésében nyilvánul meg. A teljes földi fajszámot illetően jelenleg csupán becslések állnak rendelkezésre, melyek ezt a számot egy rendkívül széles intervallumban 4 és 30 millió közé teszik (Godfray 2002, Zhang 2008, Padial és mtsai. 2010). A jelenlegi ütemben zajló taxonómiai munka mellett, évente leírt átlagosan 18,500 állatfajjal (Zhang 2008) kalkulálva, a legóvatosabb becslés által sugallt 4 milliós teljes fajszám tudományos igényű leírásához több mint száz évre lenne szükségünk. Ha azonban figyelembe vesszük, hogy egyes becslések ennek a fajszámnak többszörösét valószínűsítik, akkor megállapíthatjuk, hogy a taxonómia fő célkitűzésének teljesítése a jelenlegi technikák nyújtotta lehetőségek között távolról sem tűnik megvalósíthatónak. Ezért, ha eltökéltek vagyunk a biodiverzitás teljes körű leírását illetően, akkor ennek végrehajtásához új koncepciókra, új módszerek kidolgozására van szükség (Yeates és mtsai. 2011). A technológia folyamatos fejlődésével, mint például a gyorsabb DNS szekvenálási technikák, komputer tomográfia, térinformatikai rendszerek és az egyre szélesebb körben elérhető internet elterjedésével ez a célunk realisabbnak tűnik (Padial és mtsai. 2010). Ahhoz, azonban, hogy az alapvetően morfológiai módszerekkel operáló taxonómia lépést tudjon tartani az új technikák segítségével leírt taxonok nagy számával olyan egységesen elfogadott és viszonylag könnyen elsajátítható módszertanra van szükség, amely az eredmények interpretálásának megkönnyítésén túl képes jelentősen felgyorsítani a biodiverzitás kutatását.

Célkitűzések

A célkitűzéseim között az első helyen szerepel a taxonómia modern, XXI. századi információ alapú tudománnyá alakítása, valamint az ennek eléréséhez elengedhetetlen módszertani fejlesztésekkel való hozzájárulás. Vízión szerint a taxonómia – ez az élettudományok területén alapvető fontosságú tudományág – olyan virágzó tudománygá válhat, amely képes források nagyobb mértékű bevonására, és alkalmas lehet az új kutató generáció tagjait komoly tudományos perspektívát nyújtva megszólítani. Karrierem során a taxonómia kvantitatív irányzatának alkalmazása alapjaiban befolyásolta a célkitűzéseim kijelölését és végrehajtását. Egy olyan, modern módszertanon alapuló taxonómia jobbítása és művelésének terjesztése motivált, amely teret ad a taxonómiai eredmények széleskörű bemutatathatóságának és az ismeretek átadásának.

A fentebb felsorolt igények mentén haladva igyekszem a taxonómia modern kori kihívásaira olyan választ találni, ami egy lehetséges alternatívák egyikeként elvezethet egy modern, információ alapú taxonómia megalapozásához. Az értekezés a karrierem eddigi szakaszának célkitűzéseit és eredményeit mutatja be rangos, nemzetközi folyóiratokban megjelent publikációimon keresztül. A dolgozat felépítéséhez kiválasztott munkák segítségével az elért eredményeken túl igyekszem bemutatni azt a szemléletmódot is, amely az eddigi tudományos tevékenységemet átszövi. A doktori művet úgy építettem föl, hogy a fő csapásirányként megfogalmazott kvantitatív morfológiai elemekkel működő taxonómia alkalmazásával elért eredményeim, illetve az általam elvégzett módszertani fejlesztések háttere és folyamata jól nyomon követhető legyen. Az értekezés alapjául szolgáló tudományos munkák különböző megközelítésben, eltérő típusú (módszertani, taxonómiai, biogeográfiai) kérdésekre keresnek válaszokat, amelyek mindegyike meglehetősen eltérő megközelítést igényel. Az említett heterogenitás miatt ezért az egyes fejezetekben egyenként, külön mutatom be az aktuális alfejezetekhez tartozó tudományos hátteret, a módszertant és az eredményeket.

Az általam alkalmazott megközelítések

A fenotípusos adatok fontossága

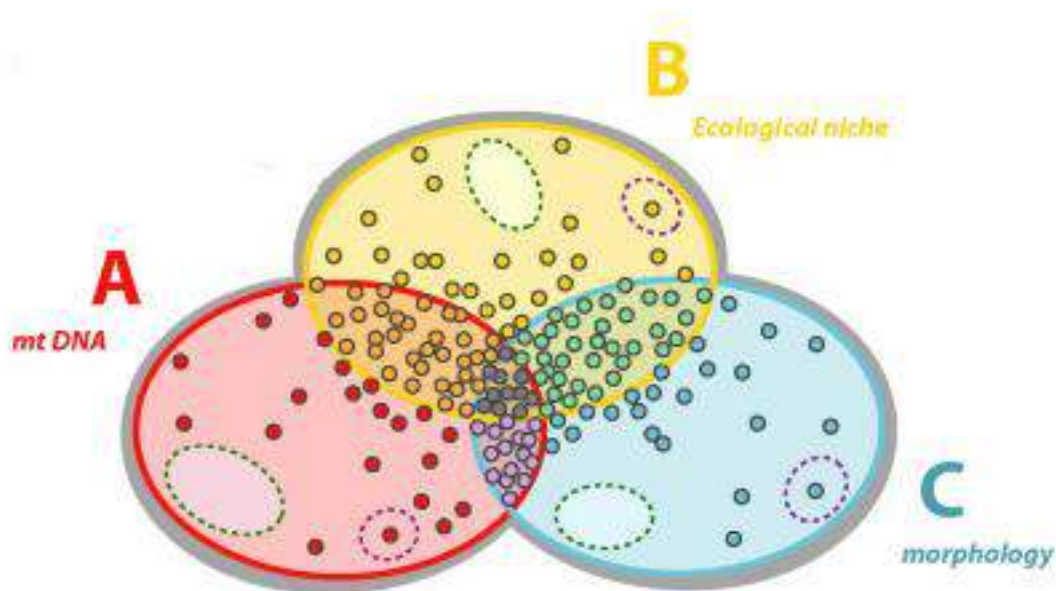
A mai napig a fenotípusos adatok szolgálnak a biodiverzitás kutatás alapvető forrásaként, de az ilyen adatok nem csak a taxonómia, vagy az anatómia művelőinek hozhatnak új felfedezéseket, hanem az élettudomány interdiszciplináris területeinek is hasznos információforrása lehet. A fenotípusos jellegek alkalmazásának a mai napig domináns szerepe jut a biológiában, többek között elsődleges adatként szolgálnak fajok elkülönítéséhez a taxonómiában, vagy a törzsfelfejlődési mintázatok jobb megértésében és nélkülözhetetlenek nagyszabású adatbázisok, például a *Tree of life projekt* (Burleigh és mtsai. 2013) létrehozásában is. A különféle szervezetek fenotípusainak vizsgálata komoly ösztönöző erővel bír olyan, interdiszciplináris tudományágak esetén, melyek az élőlények egyedfejlődését vagy a környezettel való kölcsönhatások jobb megértését tűzik ki célul.

Morfológiai vizsgálatok az integratív taxonómiában

A morfológiai adatok sokáig a taxonómiai következtetések kizárólagos forrásaként szerepeltek. Az alaktani eltérések megfigyelésén alapuló megközelítés alapvetően arra a tapasztalatra épül, hogy a morfológiai különbségek és a génáramlás megszakadása között szoros – de nem kizárólagos – kapcsolat áll fenn. Az esetek döntő többségében a biológiai fajok határai pusztán morfológiai vizsgálatokkal is jól megállapíthatóak, viszont ismeretes,

hogy a külső megjelenés fejlődéstani folyamatai környezeti hatások alatt is állnak, ezért célszerű lehet a morfológia mellett más megközelítések segítségével generált adatokat is bevonni a vizsgálatokba. Erre a problémára nyújt megoldást az ún. integratív taxonómia (*integrative taxonomy*), amely összetetten értékeli a különböző megközelítések, mint morfológia, molekuláris filogenetika, ökológia, kutikuláris hidrokarbonát vizsgálatok, bioakusztikai adatok (Cremer al. 2008, Schlick-Steiner és mtsai. 2010, Galimberti és mtsai 2012, Ward & Sumnicht 2012) eredményeit, és így alkot egy biodiverzitási mintázatokra vonatkozó egyesített hipotézist (Dayrat 2005, Will és mtsai. 2005). Az integratív taxonómia leggyakrabban alkalmazott adat-forrása, a morfológia mellett, a molekuláris filogenetika, azaz a DNS adatok (**1. ábra**).

A molekuláris módszerek eredményeinek a taxonómiai döntéshozásban elfoglalt szerepe és figyelembe vétele hamar dominánssá vált a hagyományos morfológiai megközelítések megállapításaival szemben, és ez a trend napjainkban is észrevehető. Történik mindez annak ellenére, hogy az integratív taxonómia módszertanát Will és mtsai. (2005) elsődlegesen a *DNS barcoding*-al szembeni kritikaként vezették be, és amelyben egy olyan taxonómiai folyamatot vizionáltak, amely a pusztán mitokondriális COI szekvenciáinak elemzéséből kapott eredményekkel szemben képes több, független forrásból származó bizonyítékok együttes elemzéséből következtetéseket levonni.



1. ábra. Az integratív taxonómia sematikus megjelenítése Padial et al (2010) nyomán. A sárga (ökológiai niche), piros (mitokondriális DNS) és kék (morfológiai karakterek) színnel az alkalmazott megközelítési módokat látjuk. A halmazokban lévő pontok egy-egy elkülönítésre váró, önálló leszármazási vonalat (például fajokat) jelölnek. A megközelítések által alkotott halmazok átfedéseibe kerülő fajok esetében a független megközelítések az osztályozást tekintve egybehangzó állítást fogalmazznak meg. A különböző módszerek

metszésében találhatóak azok a minták, melyek esetében az integratív megközelítés segítségével a legbiztosabb taxonómiai döntést hozhatjuk.

Will és mtsai. (2005) számára az alaktani jellegek vagy jelleg-kombinációk jelentetik az elsődleges adatforrást. Nézőpontjuk szerint az morfológiai karakterek összetettebb felépítése és feltételezhetően többgénés öröklődésmenete sokkal biztosabb alapot nyújt fajhatárok megállapítására, mint az – akkoriban elérhető – rövid mitokondriális DNS szakaszok elemzése (ld. még Yeates és mtsai. 2011).

Napjainkra azonban az alaktani vizsgálatok jelentős teret veszítettek, aminek egyik okaként a módszertani fejlesztések elmaradását említhetjük. Éppen ezért, modern módszertani alkalmazások kidolgozása alapvető fontosságú a taxonómia jövője szempontjából. Új eljárások bevezetésével azonban lehetőségünk nyílik a morfológiai adatok széleskörűbb integrálására, ezzel képesek lehetünk egy értékes, függetlenül értékelhető adatsorhoz jutni, ami nélkülözhetetlennek bizonyulhat olyan, gyakorlatban előforduló esetekben (pl. igen régi példányok vizsgálata, szubfosszilis, vagy fosszilis leletek értékelése), amikor molekuláris vizsgálatok nem, vagy nehezen alkalmazhatóak (Schlick-Steiner és mtsai. 2007). Végül említsük meg a legfontosabb, morfológiai taxonómia mellett szóló érvet. A taxon nevek alkalmazását determináló elsődleges típus példányok egyedisége miatti szabályozások sok esetben kizárólag nem invazív vizsgálatokat engednek meg, ami kizárja a molekuláris mintavételezés lehetőségét. Ilyen esetekben csakis a morfológiai adatok teremthetik meg a közvetlen kapcsolatot a gyakorlati fajhipotézisek, valamint az zoológiai nevezéktan között (Steiner és mtsai. 2009, Bagherian és mtsai. 2012).

Kvantitatív morfológiai megközelítések alkalmazása a taxonómiában

Én magam – csatlakozva ahhoz a taxonómusi közösséghez, amit *kvantitatív iskolaként* tartunk számon – a karrierem egy hosszabb szakaszát annak az elhatározásnak szenteltem, hogy gyakorlatban hasznosítható fejlesztéseket tegyek a morfológiai taxonómiai módszerekben, ezzel segítve a taxonómia megújítását.

Nézőpontom szerint egy morfológiai adatokkal dolgozó taxonómiai vizsgálat is lehet modern, ha modern megoldásokat alkalmazunk a megvalósítás során. A korai, a doktori fokozatom (PhD) megszerzése előtti időszakára jellemző munkáim (**Csősz** & Seifert 2003, **Csősz** & Markó 2004, Steiner és mtsai. 2006, **Csősz**, Schulz & Radchenko 2007 stb.) hagyományos morfometria alkalmazásait később felváltotta egy olyan feltáró jellegű morfometrikus elemzésekkel operáló módszertan (Seifert, Ritz & **Csősz** 2014, **Csősz** & Fisher

2016a, 2016b) kidolgozásának és alkalmazásának igénye, mely képes nagyméretű, sokdimenziós adatsorban is megtalálni a biológiai jelentéssel bíró mintázatot (**Csősz** és mtsai. 2014, **Csősz**, Mikó & Heinze 2015, **Csősz** & Fisher 2015, Seifert & **Csősz** 2015).

Alapvető célkitűzéseim közé tartozott a taxonómiai döntéshozás kvantitatív morfológiai adatokra helyezése. Egy olyan eljárás kidolgozása, ami amellet, hogy jelentősen növeli a felismert mintázat pontosságát és megbízhatóságát, a morfológiai taxonómia döntéshozatali mechanizmusát is nagyban meggyorsítja. Ez ideálisan egy olyan, algoritmus alapú módszer kidolgozását jelentette, ami képes automatizált morfológiai fajhipotézis alkotására, akár szakember előzetes hipotézisalkotása nélkül is.

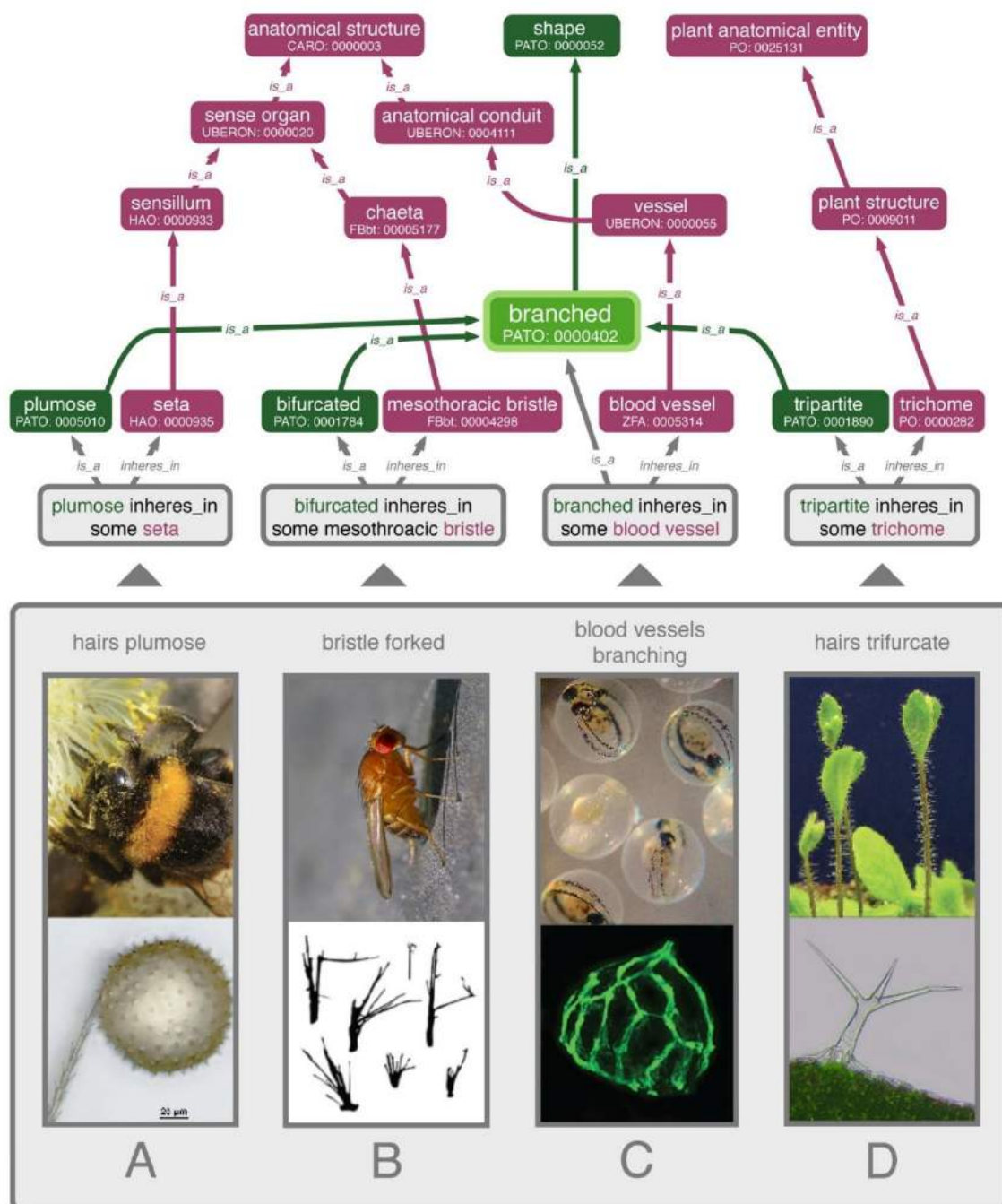
A feltáró jellegű elemzések (*Exploratory Data Analyses – EDA*) családja pontosan ilyen esetekre lett kidolgozva, azaz hogy ismerjék fel az olyan adatsorokban rejlő mintázatokat, melyeket gyengén elkülönülő objektumok alkotnak, valamint, hogy előzetes hipotézis megalkotása nélkül adjanak betekintést többváltozós adatstruktúrákba. Napjainkban sok olyan algoritmus elérhető, melyeket feltáró jellegű elemzések céljára fejlesztettek ki, és sokat közülük kifejezetten morfológiai adatokban rejlő komplex mintázatok felismerésére dolgoztak ki (Goloboff és mtsai. 2006, Baur & Leuenberger 2011, Klingenberg 2011 stb.). A legtöbb módszer azonban vagy nem ábrázolja vizuálisan az eredményeket, így nem nyernék betekintést a finomabb adatstruktúrákba (pl. Expectation-Maximization algoritmusok), vagy az ábrázolható dimenziószám túl kevés egy összetett kép értékeléséhez (PCA), vagy az allometrikus összefüggéseket nem képes megfelelően kezelni, így a méret variációból adódó természetes testarány eltolódás elfedi a létező különbségek egy részét.

Saját eredmények összefoglalása

A szemantikus fenotípus megközelítés alkalmazása hangyákon

A szemantikai tartalmak hangyákon történő kialakítása, az ontológiák fejlesztése (**2. ábra**) mellett a világon elsőként a saját munkáimhoz kötődik. A megközelítés gyakorlati felhasználásának alapjait rangos folyóiratokban közöltem [**Csősz**, Mikó & Heinze (2015) *PloS one*, 10(11), e0140000. és **Csősz** & Fisher (2016a) *PeerJ*, 4, e1796.]. Munkám során folyamatosan igyekszem finomítani és tisztázni a korábbi taxonómiai revíziók során használt fenotípus megközelítéseket, és megvizsgálom a meglévő adatokkal való újítások lehetőségeit. A leírásokban és kulcsokban használt morfológiai állítások hártácsszárnyú-specifikus terminológiája, valamint a fenotípuson alapuló diagnózisok ontológiák [Deans AR, Lewis SE, Huala E, Anzaldo SS, Ashburner M, Balhoff JP, Blackburn DC, Blake JA, Burleigh JG, Charet B,

Cooper LD, Courtot M, Csősz S, és mtsai. (2015) *PLoS Biology* 13(1): e1002033.] *Hymenoptera anatomia ontológia* (HAO) URI táblázatban kerülnek csoportosításra. A taxon kezelések (latin név, leírók, illetve a verbatim állítások) lekérdezhető leírásai megtalálhatóak az *mx* web alapú könyvtár (<http://purl.org/NET/mx-database>) *taxonomic treatment* filejében. A munkám során a fenotípusok kezelését az *owl* nyelv egy leegyszerűsített szintaxával, a *manchester syntax*-szal állítottam össze.

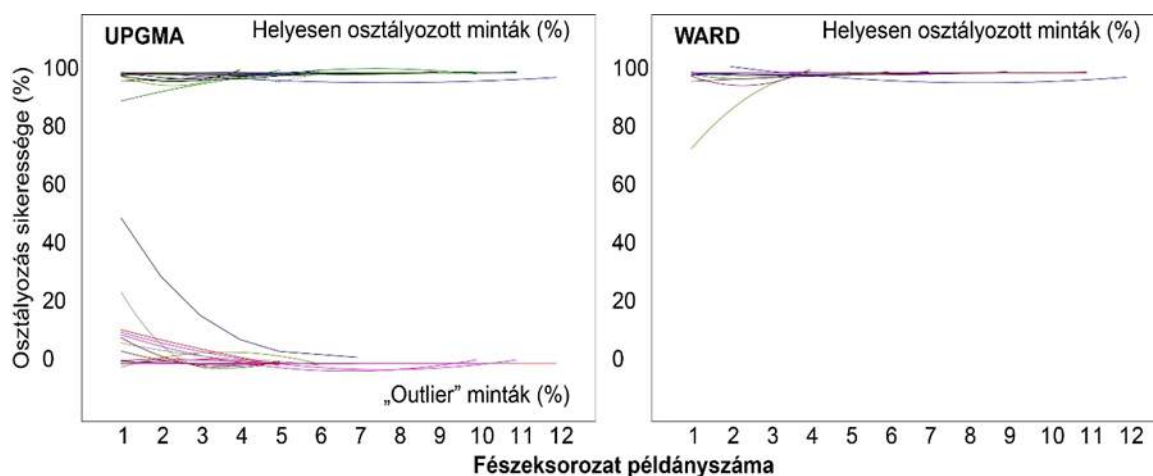


2. ábra. Hogyan ismerjük fel az elágazó fenotípusokat? (Alsó panel) Természetes nyelvi eszközökkel nehezen megfogalmazható, különböző módon elágazó fenotípusok. (A) A méhek tollas mikroszkopikus felépítésű

szőrszálai, melyek a pollengyűjtést teszik lehetővé, a legtöbb rovar-szőrszáltól könnyen elkülöníthető. (B) Egy mutáns *Drosophila melanogaster* elágazó sörtéi. (C) A zebra dánió (*Danio rerio*) lárvák véredény elágazódásai az angiogenezis kezdetén. (D) Növényi „trichomák” számos fajtája megtalálható. (Felső panel) Az említett fenotípusok ontológiai eszközökkel leírt meghatározásai. A szemantikus gráfban a szabad megfogalmazások pontos anatómiai elnevezések konzisztens használatával fenotípusos leírássá lettek konvertálva. A leírások két komponensből állnak: egy anatómiai terminusból (lila) és egy ún. minőségi terminusból (zöld). A cédulák alján látható a terminusok ontológiai azonosító száma (pl. HAO 0000935). Deans és mtsai. (2015) *PLoS Biol* 13(1): e1002033. doi:10.1371/journal.pbio.1002033 nyomán.

NC-klaszterezés és NC-PART morfológiai mintázat felismerő rendszerek

Első lépésben egy olyan, meglévő elemek kombinációiból alkotott eljárás kidolgozását céloztam meg, amely a felsorolt problémákat kezelni képes. Ennek a törekvésnek eredményeként egy új eljárást „Nest-Centroid clustering” (Fészek-Súlypont klaszterezés, melyet a továbbiakban a dolgozatban rövidítve NC klaszterezésként fogok említeni) néven vezettem be, saját elgondolás és kezdeményezés alapján (Seifert, Ritz & Csősz¹ 2014). A módszer alapos tesztelési folyamatainak eredményei (3. ábra) alapján kijelenthető, hogy elméletileg bármely euszociális szervezet populációira – így mint hártvásszárnyúak (hangyák, méhek, darazsak), természetes kolóniái, gubacsképző tetvek, stb. – alkalmazható.



3. ábra. A 48 vizsgált fajpár 4844 fészekmintájának NC klaszterezéssel kapott osztályozási sikerességének változása a fészekminták egyedszámának növekedésével. Mind az NC-UPGMA, mind pedig a NC-Ward módszer átlagosan 95%-nál nagyobb sikerrel osztályozza a fészekmintákat kis egyedszám esetén is. Az outlierok aránya NC-UPGMA elemzésénél szintén négynél több egyedet tartalmazó sorozatok esetén közelít a nullához. (Csősz, nem publikált)

Ezeket felül az NC-klaszterezés általánosságban minden olyan összetartó rendszernél működik, melyekben igazolhatóan azonos fajú elemek – például ugyanazon a növény levelei és virágai, a korall "fej" genetikailag azonos polipjai, levéltetű telepek által termelt egyetlen fundatrix – az elemzés számára kielégítő mennyiségben előfordulnak. A módszert

¹ Levelező szerzőként.

megjelenése óta rangos folyóiratokban publikált, integratív taxonómiai munkákban használják morfológiai adatok elemzésére (Derkarabetian & Hedin 2014, Gratiashvili és mtsai 2014, Wachter és mtsai. 2015, stb.), de morfológiai alkalmazásokon túl kutikuláris hidrokarbonát vizsgálatoknak is megbízható módszere lehet (Guillem és mtsai. 2014, 2016). Én magam a módszer segítségével 4 európai és afrikai genusz 73 valid faját kezeltem faji rangon, melyekből 50 bizonyult tudományra új taxonnak. Ezek közül becsléseim alapján 25-35 taxon tartozhat tipikusan a *kriptikus fajok* (Seifert 2009) kategóriájába, tehát amely taxonokat az NC-klaszterezés alkalmazása nélkül nagy valószínűséggel pusztán külső morfológiai vizsgálatok alapján nem tudtam volna felismerni. Az új módszer hatékonyságának növekedése két fő tényezővel jellemezhető: a taxonómiai döntéshozás meggyorsításának képességével (*a*), valamint a felismert mintázat pontosságával (*b*). Az új módszer alkalmazhatóságának értékelése szempontjából mindkét tulajdonság javítása alapvető fontosságú.

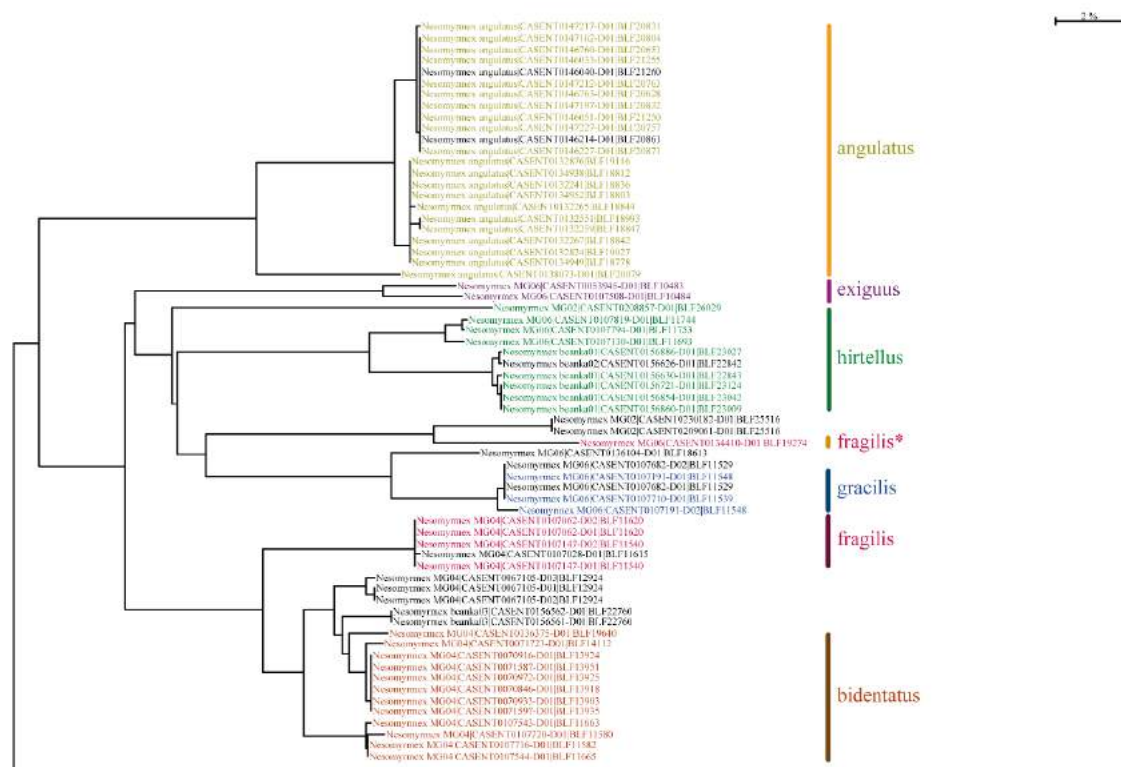
a) **A taxonómiai döntéshozás meggyorsításának képessége.** A bevezetett NC-PART-klaszterezés bizonyítottan képes jelentősen meggyorsítani a hangyafauna feltárását azokban az esetekben, ahol a fenotípusos jellegek jól számszerűsíthetők és megfelelő mennyiségű anyag áll rendelkezésre. Ez a módszer mind tapasztalt taxonómusok, mind kevésbé gyakorlott szakemberek számára is hathatós segítséget jelenthet. Az új eljárás használatának taxonómia meggyorsításában játszott szerepe a saját munkásságomban is hangsúlyos szerepet kap: az NC-klaszterezéssel kezelt fajok száma évenkénti bontásban jelentősen megnövekedett (**4. ábra**).

4. ábra. A karrierem során elvégzett taxonómiai revíziók során faji rangon kezelt taxonok száma éves lebontásban. Kék színnel a hagyományos módszertannal elvégzett revíziók taxonszáma, narancs színnel az NC-klaszterezéssel felismert összes fajszám látható.



b) **A felismert mintázat pontossága,** azaz a taxonómiai megoldóerő (*taxonomic resolving power*) és a megbízhatóság (*reliability*) együttes erősítése. A mintázat helyénvalóságát a legjobban független adatsorból történő keresztbe tesztelésekkel lehet igazolni. A rendelkezésre álló molekuláris (többnyire COI) adatsorok a morfológiai adatokkal dolgozó

NC-klaszterezéssel nagyon hasonló mintázatot adnak. Az összesen tizenhét fajt szám-
láló, Európai *Temnothorax* genusz *nylanderi* fajcsoportjának integratív vizsgálata a mo-
lekuláris COI és a morfológiai NC-klaszterezés 97%-os egyezését adtak eredményül,
amely átlagosnak mondható. Más csoportok, mint a nyolc fajt magában foglaló Mala-
gasy *Nesomyrmex angulatus* fajcsoport esetén (5. ábra) még ennél is kisebb eltérést
találunk a COI és a NC-PART-klaszterezés elemzések által kapott osztályozás között.



5. ábra. A *Nesomyrmex angulatus* fajcsoport Malagasy képviselőinek molekuláris (COI) törzsfája. Szín kó-
dokkal a morfológiai fajhipotézisek láthatók. A szekvenált, de morfológiailag nem vizsgált egyedek feketével
jelennek meg az ábrán. A párosított 52 egyedből 51 (>98%) molekuláris és a morfológiai eljárások alapján
történt osztályozása megegyezett. Az egyetlen eltérően osztályozott példány csillaggal jelölve.

Az elmúlt években számos ígéretes algoritmus került publikálásra, melyek sikerrel alkal-
mazhatók rovar taxonómiában, komplex morfológiai mintázatok felismerésére (Ezard és
mtsai. 2010, Baur & Leuenberger 2011, Derkarabetian & Hedin 2014). Ehhez az irányvo-
nalhoz csatlakozva fektettem le saját morfológiai mintázatfelismerésben jól alkalmazható
eljárásom elveit, és tesztlések után publikáltam azt (Siefert, Ritz & Csősz 2014). Több
ízben bebizonyosodott, hogy ezek az algoritmusok képesek megkönnyíteni a taxonómiai
munkát, a morfológiai diverzitás többváltozós stratégiák alapján történő feltárásán ke-
resztül a taxonómiai döntéshozás meggyőzéséhez hasznos eszközt adnak a kezünkbe.

A módszereknek – nyilvánvaló előnyei mellett – azonban van egy olyan hiányosságuk,
melynek kiküszöböléséhez a helyi diverzitási mintázatok sajátosságait jól ismerő szakem-
ber közreműködését igénylik: szükséges ugyanis a klaszterek ideális számának definiálása.

Az NC-klaszterezés, bár nagy segítséget jelenthet az adatsorban rejlő mintázatok felismerésében, a klaszterek ideális számának – azaz az adatsorban rejlő fajok számának – megállapítása teljes mértékben a felhasználóra hárul. A fajok számára való következtetés éppen ezért olyan szakember beavatkozását igényli, akinek komoly tapasztalata van a területen. A Palearktikus hangya taxonómiában rendelkezésre állnak komoly referencia munkák, melyek segítségével (széles körben elfogadott taxonok morfológiai variabilitását alapul véve) „kalibrálni” lehet a mintázatban rejlő fajsza­mot. Bár a trópusi régiók faunájának kalibrálását is megkísérelhetjük hasonló stratégia mentén, azonban ez kockázatos vállalkozás egy olyan fauna esetében, ahol a fajgazdagságnak csak kis szelete ismert, az is többnyire múlt századi munkák alapján.

Az NC-klaszterezést egy ún. rekurzív particionáló algoritmussal (PART, Nilsen & Lingjaerde 2013) egészítettem ki, amely statisztikai küszöbértékek alapján objektíven képes kijelölni a klasztereket, és a mintákat automatikusan particionálja a megfelelő klaszterekbe. Ezáltal mind az évtizedes *szakértelem iránti igény*, mind pedig a taxonómiai döntéshozás terén várható *szubjektív interpretáció* lehetősége egyaránt minimalizálható. A módszer használata előzetes hipotézisalkotást nem igényel. Ezzel kiküszöböltem az NC-klaszterezésnek azt a hiányosságát is, hogy bár látjuk a mintázatot, az adatsorban rejlő klaszterek számára nem kapunk becsléseket. Ezt a kombinációt szintén extenzív tesztelési folyamat után – a hozzá tartozó R-script-tel együtt – publikáltam (Csősz & Fisher 2016a és Csősz & Fisher 2016b).

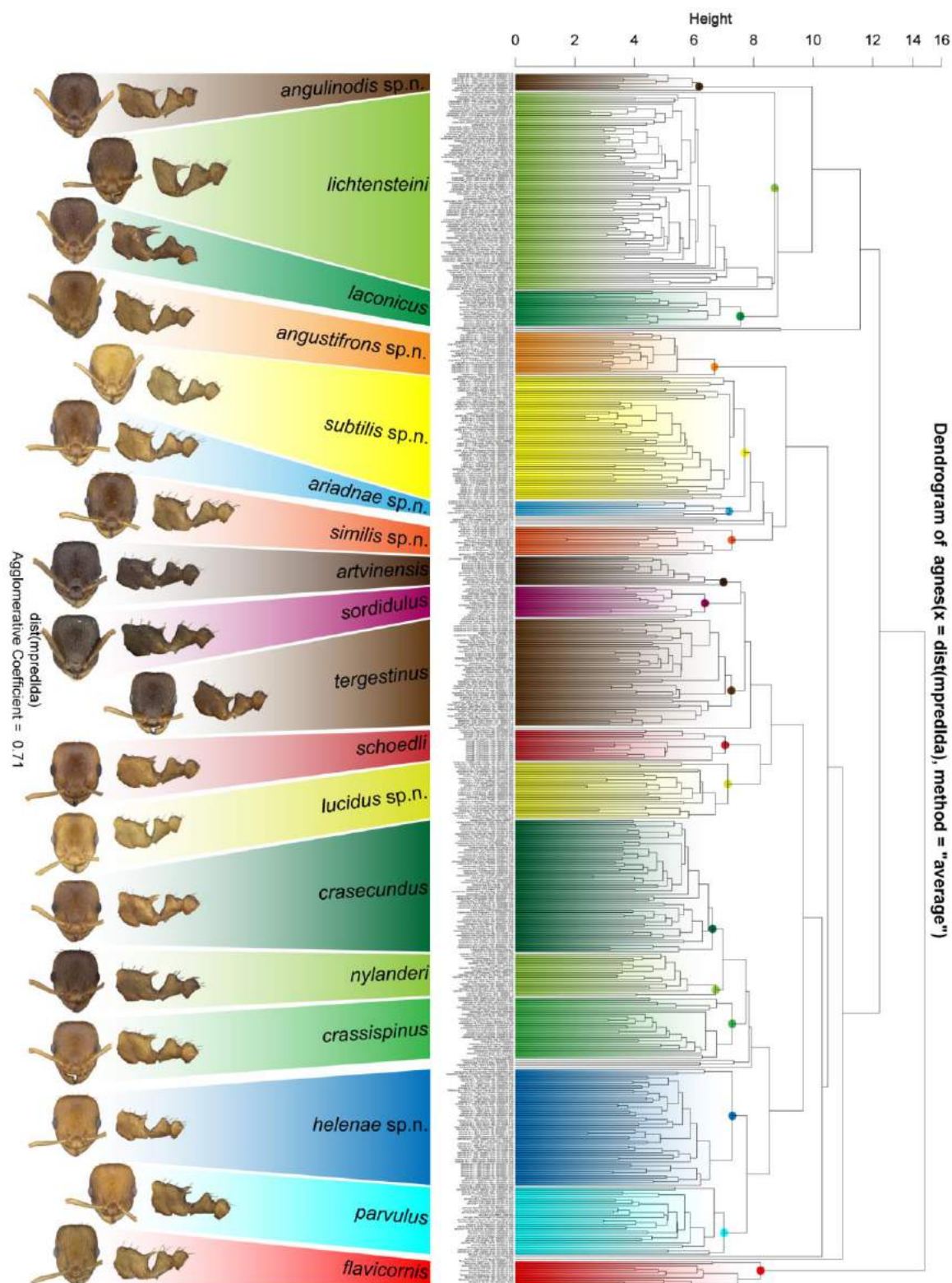
Az eljárás nagy segítséget jelent sok bizonytalansági tényezővel bíró – például ismeretlen, trópusi – csoportok esetén, valamint kevésbé tapasztalt kollégák számára. A módszer a madagaszkári hangya diverzitás kutatás következő éveinek fontos eszközévé vált.

Taxonómiai munkásságom

A módszertani fejlesztések mellett komoly hangsúlyt helyeztem magára a taxonómiai munkára is. A karrierem során összesen 121 Palearktikus (69 faj) és trópusi (52 faj) taxont kezeltem faji rangon, ebből 14 taxon státuszát változtattam meg és 59 tudományra új fajt írtam le (ebből 17 Palearktikus, 42 trópusi). Ezen felül közel 20 szinonímiát javasoltam munkáim során. A biodiverzitásra vonatkozó legfőbb célkitűzésem a szűkebb régióknak, a Nyugat Palearktisz hangya faunájának jobb megismerése (Csősz & Seifert 2003, Csősz & Markó 2004, Schlick-Steiner és mtsai. 2006, Csősz és mtsai. 2007, Csősz & Schulz 2010). Ezen belül is kitüntetett helyen szerepel a Kárpát-medence faunájának a Ponto-Kaszipi régióval való kapcsolatának kutatása (Csősz és mtsai. 2014a, 2014b, 2015). A karrierem későbbi szakaszában lehetőségem nyílt komolyan hozzájárulni a biodiverzitás egy trópusi szegmensének, a madagaszkári hangyafaunának a feltárásához (Csősz & Fisher 2015,

2016a, 2016b, 2016c, 2016d, Rakotonirina, **Csősz** & Fisher 2016, 2017, Rasoamanana, **Csősz** & Fisher 2017, Rasoamanana, **Csősz** & Fisher 2017).

- a) **A Nyugat Palearktikus hangyafauna** jobb megismerése mindig is a legalapvetőbb célkitűzésem közé tartozott. Ezen belül is kitüntetett helyen szerepel a Kárpát-medence faunájának a Ponto-Kaspi régióval való kapcsolatának kutatása (Schlick-Steiner és mtsai. 2006, **Csősz** és mtsai. 2007, **Csősz** & Schulz 2010, **Csősz** és mtsai. 2014a, 2014b, 2015). A Nyugat Palearktikus taxonok közül jellemzően – de nem kizárólag – Myrmicinae hangyák (*Leptothorax*, *Messor*, *Myrmica*, *Temnothorax* és *Tetramorium* genuszok) taxonómiai, feltárásával foglalkoztam, minek során összesen 69 faj taxonómiáját rendeztem, melyből 17 bizonyult tudományra újnak. Ezek közül *Temnothorax* genusz taxonómiai feldolgozását az újonnan bevezetett NC-klaszterezéssel végeztem A **6. ábra** a *Temnothorax nylanderi* fajcsoport NC-klaszterezéssel kapott morfológiai mintázatot mutatja. A *Temnothorax* genusz, ezen belül a *T. nylanderi* fajcsoport Ponto-Mediterrán elemeinek diverzitására irányuló integratív taxonómiai vizsgálat sorozat kombinált bizonyítékaiból összesen 18 faj jelenlétét sikerült kimutatni. Ezen fajokból kilenc, tehát több mint a teljes fajszám fele bizonyult tudományra új fajnak. A csoport általunk leírt fajgazdagsága alátámasztja a korábban feltételezett – de megfelelő módszerek hiányában ki nem mutatott – faji szintű sokféleséget. A fajcsoport elemeit faj-komplexekre osztottam, melyekben 1-5 faj található és melyekről morfológiai karakterek, vagy karakter kombinációk értékeléséből valószínűsíthetően monofiletikus egységet alkotnak.
- b) **A madagaszkári hangyafauna** feltárásához is lehetőségem nyílt komolyan hozzájárulni (**Csősz** & Fisher 2015, 2016a, 2016b, 2016c, 2016d, Rakotonirina, **Csősz** & Fisher 2016, 2017). A Malagasi fauna feltárására irányuló projektem során elért eredmények aláhúzzák a Madagaszkár és a környező szigetvilág nagyfokú fajgazdagságáról alkotott ismereteinket. Döntően a morfometrikus adatokban rejlő mintázatok felismerésére építő – saját magam által összeállított – eljárás komoly segítséget jelentett a Madagaszkári *Nesomyrmex* fauna jobb megismerésében: a korábban ismert 4 faj további 29 tudományra új fajjal gazdagodott, így 33-ra növelve a régióban ismert *Nesomyrmex* fajok számát. A nagy mennyiségű, modern protokollok alapján gyűjtött minta kellő mértékben reprezentálja a régió területeit. Az új, kvantitatív morfológiai megközelítéssel működő módszertan pedig a sok ún. *kriptikus* faj (**7. ábra**) gyors és pontos felismeréséhez nyújt hathatós segítséget. A régió *Nesomyrmex* faunáját külső morfológiai jellegek kombinációi alapján először négy (**Csősz** & Fisher 2015), majd később öt (**Csősz** & Fisher 2016d) csoportra bontottam. Az ezeket alkotó összesen a már említett 29 tudományra új fajból 14 bizonyult ún. *kriptikus* fajnak, azaz a fajhatárok felismeréséhez kizárólag többváltozós morfometrikus módszertan nyújt kellő segítséget (**7. ábra**).

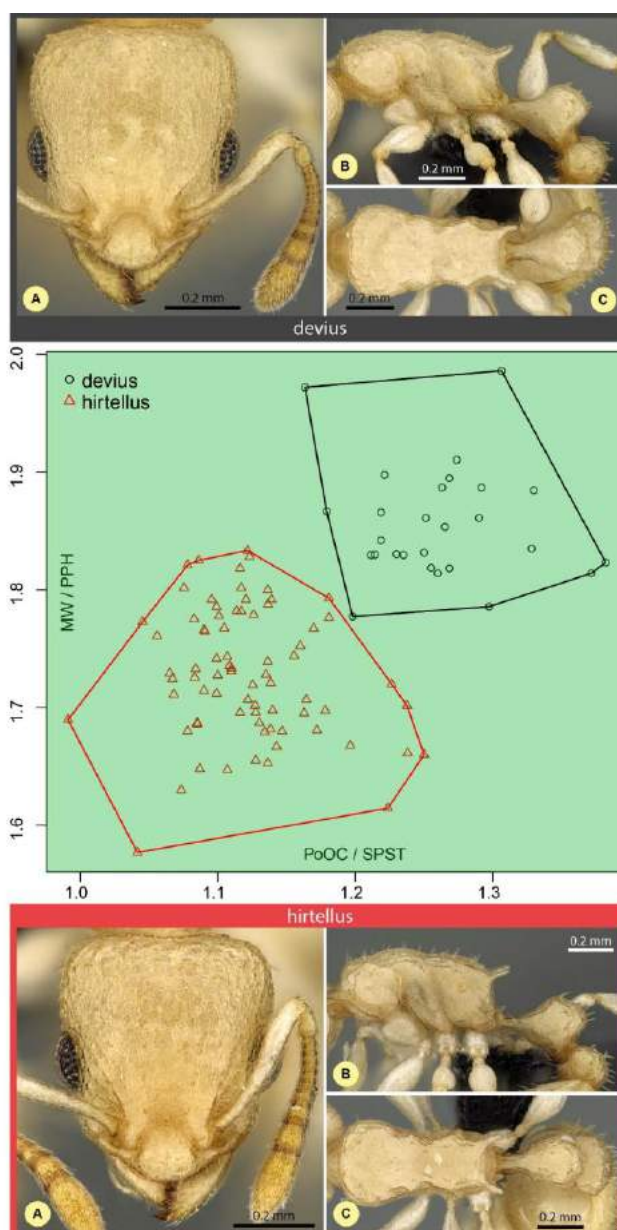


6. ábra. A *Temnothorax nylanderi* fajcsoport Ponto-Mediterrán fajainak UPGMA agglomerációs módszerrel kombinált NC klaszterezés dendrogramja. A cédulák információs sorrendje a következő: progresszív fajhipotézis – Ország_lelőhelyhez legközelebbi város_gyűjtés dátuma_minta kód (amennyiben rendelkezésre állt). Csősz, Mikó & Heinze (2015) PLoS ONE 10: e0140000. alapján.

A Malagasi *Nesomyrmex* genusz kriptikus fajainak aránya

A jelen ismereteink szerint a kriptikus hangyafajok száma világviszonylatban megközelíti az 50%-ot: a Palearktikus szinten is jól kutatott *Lasius* fajok 46%-a (összesen 97 faj), a Palearktikus *Formica* fajok 43%-a (67 faj) és a világon ismert 77 *Cardiocondyla* faj 52%-a bizonyult *kriptikus faj*nak (Seifert 2009). A Malagasi régióban kimutatott kriptikus *Nesomyrmex* fajok aránya (**1. táblázat**) nem tér el a világ legjobban kutatott régiójában, a Palearktisban vizsgált hangya genuszoknál tapasztalható aránytól. Mindez arra enged következtetni, hogy – ha elfogadjuk azt az állítást, miszerint a forró égövi és mérsékelt övi hangya társulások *kriptikus fajainak* aránya egymástól nem tér el lényeges mértékben² – a terület *Nesomyrmex* faunája a jelen ismereteink szerint közel teljesen fel lett tárva.

7. ábra. Kriptikus *Nesomyrmex* fajok. A képen két, egymástól nehezen elkülöníthető faj, a *N. devius* (felül) és *N. hirtellus* (alul) látható. A dolgozókon nem találunk hagyományos morfológiai karaktert a két faj elkülönítéséhez. Mégis, két morfometrikus aránypár kombinációjával (középső zöld tábla) a két faj könnyedén és teljes sikerrel szétválasztható.



² A jelenlegi ismereteink alapján nincs okunk azt gondolni, hogy a trópusi és mérsékelt övi hangyák radiációja eltérő számú kriptikus faj képződéséhez vezetne.

Fajcsoport	Fajszám	Tudományra új fajok száma	Kriptikusfajok	Referencia
<i>angulatus</i>	8	7	6	[1]
<i>brevicornis</i> *	9	9	0	[2]
<i>hafahafa</i>	4	4	0	[3]
<i>madecassus</i>	4	2	3	[4]
<i>sikorai</i>	8	7	5	[5]
Összesen	33	29	14	

1. táblázat. Malagasi Nesomyrmex faunában fellelhető kriptikus fajok száma. A kriptikus Malagasi Nesomyrmex fajok aránya 42%. A „Fajcsoport” oszlopban a publikációimban körülhatárolt aktuális fajcsoport megnevezése, a „Fajszám” oszlopban a teljes kezelt faj mennyiség (ide értve a már ismert és újonnan leírt fajok számát), a „Tudományra új fajok száma” oszlopban az aktuális munkákban leírt fajok száma, a „Kriptikus fajok” oszlopban az általam csak morfológiai módszerekkel elkülöníthető fajszámot mutatja. A „Referencia” oszlop a cikkek rövid referenciáját tartalmazza a DOI linkekkel. A referenciák sorszáma a következő munkákra utal: [1]: Csősz & Fisher (2016a); [2]: Csősz & Fisher (2016d); [3]: Csősz & Fisher (2015); [4]: Csősz & Fisher (2016c); [5]: Csősz & Fisher (2016b). A csillaggal jelzett brevicornis fajcsoport taxonómiai feldolgozásához, a kis mintaszám miatt, csak hagyományos módszertant használtam, ezért itt kriptikus fajok definíció szerint nem bukkantak fel.

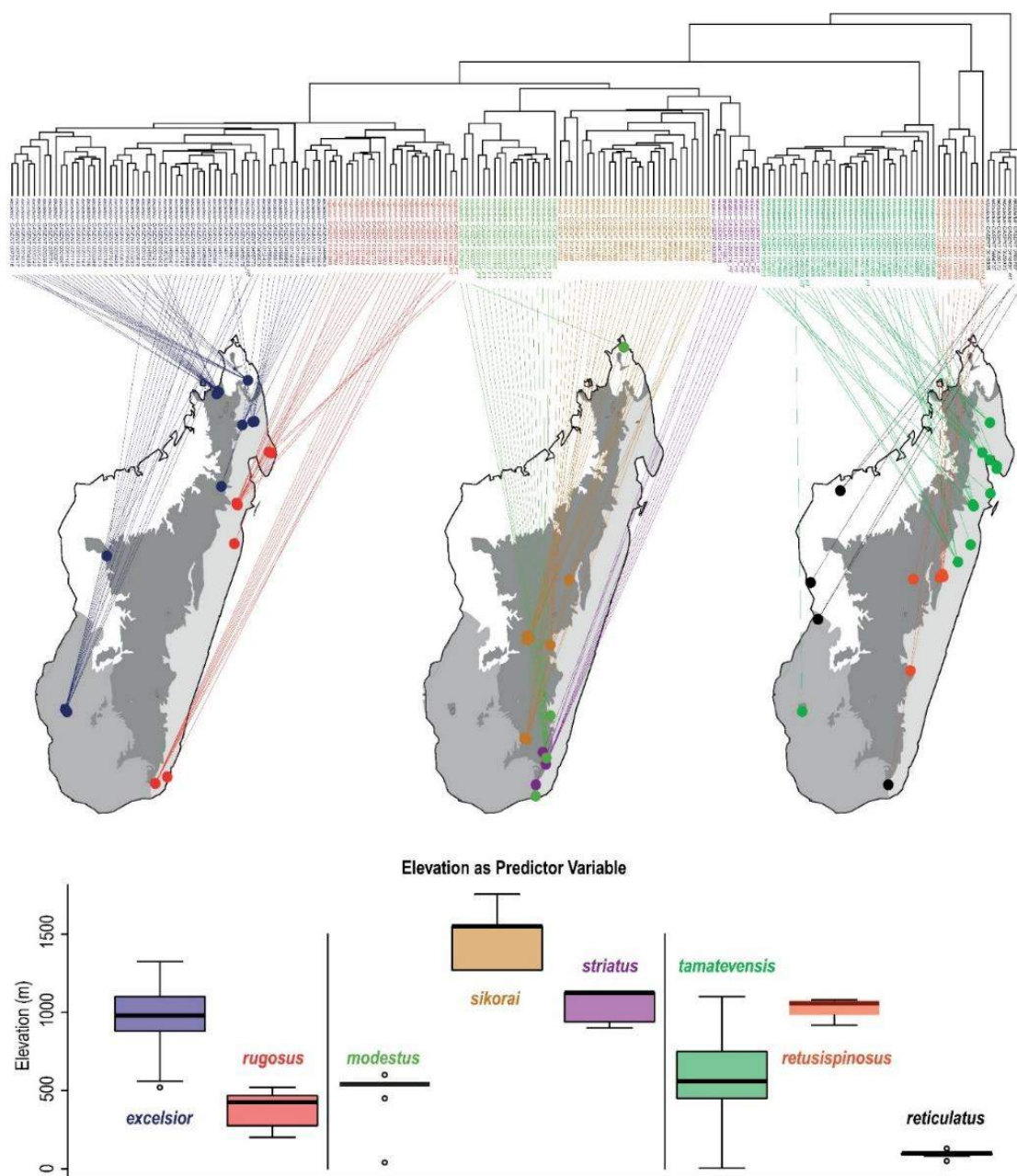
A Nesomyrmex fajok elterjedési mintázatai

Madagaszkár, a Malagasi régió legnagyobb szigete. A nagy mértékű természetrombolás ellenére még ma is az élőhelyek rendkívüli változatosságát mutatja. A hangyák gyakorlatilag minden benépesíthető szárazföldi élőhelyen jelen vannak. Madagaszkáron a *Nesomyrmex* fajok egy kivétellel (*N. angulatus*) endemikusak a Malagasi régióra, és a genusz minden nagyobb ökológiai régióban (Schatz 2000, Cornet 1974) jelen vannak. A feltárt fajok döntő többségének elterjedése jól illeszkedik a Madagaszkári ökorégiók kiterjedéséről alkotott ismereteinkbe (**8. ábra**). Egyes fajcsoportokon belül a fajok egymástól viszonylag jól elkülönülnek. Ez az elkülönülés történhet vízszintes vagy függőleges mintázatok mentén.

Taxonómus-képzés Madagaszkáron – módszertani tréning helyi kollégák számára

A taxonómiai képzettség lokális erősítése alapvető fontosságú a helyi fauna feltárásának szempontjából, ezért az általam revideált csoportok taxonómiai tisztázásán túl a *Madagascar Biodiversity Centre* (<http://www.madagascarbiodiversity.org/>) munkatársainak morfológiai

rikus és többváltozós statisztikai képzését hagyom magam után örökségül. Ezzel is hozzájárulva a taxonómia célkitűzésének mihamarabbi megvalósulásához ott, ahol arra a legnagyobb szükség mutatkozik. A Malagasi kollégák munkájának folyamatos figyelemmel kíséréssel igyekszem segítséget nyújtani, nem csak a régió faunájának feltárásában, hanem hosszú távú stratégiai építkezésben is.



8. ábra. Az NC-klaszterezés eredményeinek megjelenítése Madagaszkar geográfiai térképén. A fajok elterjedése követi az ökológiai régiók kiterjedését (Schatz 2000, Cornet 1974): keleti esőerdő (világosszürke), centrális hegyi erdőségek (sötét szürke), nyugati száraz erdők (fehér), és dél-nyugati sivatagi cserjés (közép szürke). A fajok színkódjai: *Nesomyrmex excelsior* sp. n.: sötétkék, *N. modestus* sp. n.: világoszöld, *N. reticulatus* sp. n. (RTC'): szürke, *N. retusispinosus* (RTS'): narancs, *N. rugosus* sp. n.: vörös, *N. sikorai*: keki, *N. striatus* sp. n. (STR'): lilla, *N. tamatevensis* sp. n.: sötétzöld. Az ábra színezését utólag végeztem el. **Csász & Fisher (2016b) PLoS ONE 11(4): e0152454 nyomán.**

A teljes program lefutását öt évben határoztuk meg. A tervek szerint ennyi időre van ugyanis szükség a Malagasi *Camponotus* fauna teljes feltárásához. Az első év, döntően képzési jellege után a második évtől már kézzelfogható eredményekről is beszámolhatunk. Az értekezés leadásának idején három, *Camponotus* fajcsoport kvantitatív taxonómiai feldolgozását bemutató cikk már elérhető (Rakotonirina, **Csősz** & Fisher 2016, Rakotonirina, **Csősz** & Fisher 2017 és Rasoamanana, **Csősz** & Fisher 2017).

Az eredmények nem maradnak elszigeteltek, jelenleg a madagaszkári ökológiai és biogeográfiai egységek határainak a hangyafauna elterjedési mintázataival történő tesztelését tervezzük, amelyben a modern módszerekkel revideált *Nesomyrmex* genusznak, valamint a helyi kollégák által – közreműködéssel – feldolgozás alatt álló *Camponotus* genusznak kitüntetett szerepe lesz.

Irodalomjegyzék

- Bagherian A, Münch W & Seifert B (2012) First demonstration of interspecific hybridisation in *Myrmica* ants by geometric morphometrics (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, 17: 121–131.
- Burleigh JG, Alphonse K, Alverson AJ, Bik HM, Blank C, Cirranello AL, Cui H, Daly M, Dietterich TG, Gasparich G, Irvine J, Julius M, Kaufman S, Law E, Liu J, Moore L, O'Leary MA, Passarotti M, Ranade S, Simmons NB, Stevenson DW, Thacker RW, Theriot EC, Todorovic S, Velazco PM, Walls RL, Wolfe JM & Yu M (2013) Next-generation phenomics for the Tree of Life. *PLOS Currents Tree of Life. Edition 1*. doi: 10.1371/currents.tol.085c713acafc8711b2ff7010a4b03733.
- Cornet A (1974) Essai de cartographie bioclimatique à Madagascar. Notice Explicative. Paris: Editions ORSTOM.
- Cremer S, Ugelvig LV, Drijfhout FP, Schlick-Steiner BC, Steiner FM, Seifert B, Hughes DP, Schulz A, Petersen KS, Konrad H, Stauffer C, Kiran K, Espadaler X, D'Ettorre P, Aktaş N., Eilenberg J, Jones GR, Nash DR, Pedersen JS & Boomsma JJ (2008) The evolution of invasiveness in garden ants. *PLoS ONE*, 3:e3838.
- Dayrat B (2005) Towards integrative taxonomy. *Biological journal of the Linnean society*, 85(3): 407–415.
- Derkarabetian S & Hedin M (2014) Integrative taxonomy and species delimitation in harvestmen: A revision of the western North American genus *Sclerobunus* (Opiliones: Laniatores: Tra-vunioidea) *PLoS ONE*, 9: e104982. doi: 10.1371/journal.pone.0104982 PMID: 25144370
- Ezard TH, Pearson PN & Purvis A (2010) Algorithmic approaches to aid species' delimitation in multidimensional morphospace. *BMC Evolutionary Biology*, 10: 1–11.
- Galimberti A, Spada M, Russo D, Mucedda M, Agnelli P, Crottini A, Ferri E, Martinoli A & Casiraghi M (2012) Integrated Operational Taxonomic Units (IOTUs) in Echolocating

- Bats: A Bridge between Molecular and Traditional Taxonomy. *PLoS ONE*, 7(6): e40122. doi:10.1371/journal.pone.0040122.
- Godfray HCJ (2002) Challenges for taxonomy. *Nature*, 417(6884): 17-19.
- Goloboff PA, Mattoni CI & Quinteros AS (2006) Continuous characters analyzed as such. *Cladistics*, 22: 589–601.
- Baur H & Leuenberger C (2011) Analysis of ratios in multivariate morphometry. *Systematic Biology*, 60: 813–825. doi: 10.1093/sysbio/syr061 PMID: 21828084
- Klingenberg CP (2011) MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*, 11: 353–357.
- Gratiashvili N, Bernadou A, Suefuji M, Seifert B & Heinze J (2014) The Caucaso-Anatolian slave-making ant *Myrmoxenus tamarae* (Arnoldi, 1968) and its more widely distributed congener *Myrmoxenus ravouxi* (André, 1896): a multidisciplinary comparison (Hymenoptera: Formicidae). *Organisms Diversity & Evolution*, 14(3): 259-267. doi:10.1007/s13127-014-0174-6
- Guillem RM, Drijfhout FP & Martin SJ (2016) Species-specific cuticular hydrocarbon stability within European *Myrmica* ants. *Journal of chemical ecology*, 42(10): 1052-1062. DOI: 10.1007/s10886-016-0784-x
- Nilsen G & Lingjaerde OC (2013) clusterGenomics: Identifying clusters in genomics data by recursive partitioning. *R package version*, 1(0).
- Padial JM, Miralles A, De la Riva I & Vences M (2010) The integrative future of taxonomy. *Frontiers in zoology*, 7(1): 16.
- Schatz GE (2000) Endemism in the Malagasy tree flora. In *Biogeography of Madagascar* (eds W.R. Lourenço and S.M. Goodman) pp. 1–9. Mémoires de la Société de Biogéographie, Paris
- Schlick-Steiner BC, Seifert B, Stauffer C, Christian E, Crozier RH, Steiner FM (2007) Without morphology, cryptic species stay in taxonomic crypsis following discovery. *Trends in Ecology and Evolution*, 22: 391–392. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2007.05.004>.
- Schlick-Steiner BC, Steiner FM, Seifert B, Stauffer C, Christian & Crozier RH (2010) Integrative Taxonomy: a multi-source approach to exploring biodiversity. *Annual Review of Entomology*, 55: 421–438. <http://10.1146/annurev-ento-112408-085432>.
- Seifert B (2009) Cryptic species in ants (Hymenoptera:Formicidae) revisited: we need a change in the alpha-taxonomic approach. *Myrmecological News*, 12: 149–166.
- Steiner FM, Schlick-Steiner BC, Seifert B (2009) Morphology-based taxonomy is essential to link molecular research to nomenclature. *Contributions to Natural History*, 12: 1295–1315.

- Wachter GA, Muster C, Arthofer W, Raspotnig G, Föttinger P, Komposch C, Steiner FM & Schlick-Steiner BC (2015) Taking the discovery approach in integrative taxonomy: decrypting a complex of narrow-endemic Alpine harvestmen (Opiliones: Phalangiidae: Megabunus). *Molecular ecology*, 24(4): 863-889. DOI: 10.1111/mec.13077.
- Ward PS & Sumnicht TP (2012) Molecular and morphological evidence for three sympatric species of *Leptanilla* (Hymenoptera: Formicidae) on the Greek island of Rhodes. *Myrmecological News*, 17: 5–11.
- Will KW, Mishler BD & Wheeler QD (2005) The perils of DNA barcoding and the need for integrative taxonomy. *Systematic Biology*, 54: 844–851.
- Yeates DK, Seago A, Nelson L, Cameron SL, Joseph LEO & Trueman JW (2011) Integrative taxonomy, or iterative taxonomy?. *Systematic Entomology*, 36(2): 209-217.

Az értekezéshez felhasznált publikációim listája

Az értekezéshez felhasznált közlemények összesített impakt faktora IF: 38,132

- Csősz S** & Fisher BL (2015). Diagnostic survey of Malagasy *Nesomyrmex* species-groups and revision of *hafahafa* group species via morphology based cluster delimitation protocol. *ZooKeys*, 526: 19-59. <https://doi.org/10.3897/zookeys.526.6037>. [IF: 0,938]
- Csősz S** & Fisher BL (2016a) Taxonomic revision of the Malagasy members of the *Nesomyrmex angulatus* species group using the automated morphological species delineation protocol NC-PART-clustering. *PeerJ*, 4, e1796. <https://doi.org/10.7717/peerj.1796>. [IF: 2,2]
- Csősz S** & Fisher BL (2016b) Toward objective, morphology-based taxonomy: a case study on the Malagasy *Nesomyrmex sikorai* species group (Hymenoptera: Formicidae). *PloS one*, 11(4), e0152454. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0152454>. [IF: 2,806]
- Csősz S** & Fisher BL (2016c) Taxonomic revision of the Malagasy *Nesomyrmex madecassus* species-group using a quantitative morphometric approach. *ZooKeys*, 603: 105-130. <https://doi.org/10.3897/zookeys.603.8271>. [IF: 1,031]
- Csősz S** & Fisher BL (2016d) Taxonomy of Malagasy *Nesomyrmex brevicornis* species-group using conventional morphology-based approach. *ZooKeys*, 616: 125–159. <https://doi.org/10.3897/zookeys.616.9532>. [IF: 1,031]
- Csősz S** & Majoros G (2009) Ontogenetic origin of mermithogenic *Myrmica* phenotypes (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes sociaux*, 56(1), 70-76. [IF: 1,480]
- Csősz S** & Markó B (2004) Redescription of *Tetramorium hungaricum* Rösler, 1935, a related species of *T. caespitum* (Linnaeus, 1758)(Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecologische Nachrichten*, 6: 49-59. [IF: -]
- Csősz S** & Schulz A (2010) A taxonomic review of the Palaearctic *Tetramorium ferox* species-complex (Hymenoptera, Formicidae). *Zootaxa*, 2401, 1-29. [IF: 0,853]
- Csősz S** & Seifert B (2003) *Ponera testacea* Emery, 1895 stat. n.-a sister species of *P. coarctata* (Latreille, 1802)(Hymenoptera, Formicidae). *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 49(3): 201-214. [IF: 0,5]
- Csősz S** (2012) Nematode infection as significant source of unjustified taxonomic descriptions in ants (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, 17, 27-31. [IF: 2,157]
- Csősz S**, Heinze J & Mikó I (2015) Taxonomic Synopsis of the Ponto-Mediterranean ants of *Temnothorax nylander* species-group. *PloS one*, 10(11), e0140000. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0140000>. [IF: 3,057]

- Csősz S**, Radchenko AG & Schulz A (2007) Taxonomic revision of the Palaearctic *Tetramorium chefketi* species complex (Hymenoptera: Formicidae). *Zootaxa*, 1405(1): 1-38. [IF: 0,691]
- Csősz S**, Seifert B, Müller B, Trindl A, Schulz A & Heinze J (2014) Cryptic diversity in the Mediterranean *Temnothorax lichtensteini* species complex (Hymenoptera: Formicidae). *Organisms Diversity & Evolution*, 14(1), 75-88. [IF: 2,888]
- Csősz S**, Wagner H C, Bozsó M, Seifert B, Arthofer W, Schlick-Steiner B C, Steiner F M, Péntes Z (2014) *Tetramorium indocile* Santschi, 1927 stat. rev. is the proposed scientific name for *Tetramorium* sp. C sensu based on combined molecular and morphological evidence (Hymenoptera: Formicidae). *Zoologischer Anzeiger-A Journal of Comparative Zoology*, 253(6), 469-481. [IF: 1,483]
- Deans AR, Lewis SE, Huala E, Anzaldo SS, Ashburner M, Balhoff JP, Blackburn DC, Blake JA, Burleigh JG, Chagnet B, Cooper LD, Courtot M, **Csősz S**, Cui H, Dahdul W, Das S, Dececchi TA, Dettai A, Diogo R, Druzinsky RE, Dumontier M, Franz NM, Friedrich F, Gkoutos GV, Haendel M, Harmon LJ, Hayamizu TF, He Y, Hines HM, Ibrahim N, Jackson LM, Jaiswal P, James-Zorn C, Kohler S, Lecointre G, Lapp H, Lawrence CJ, Le Novère N, Lundberg JG, Macklin J, Mast AR, Midford PE, Miko I, Mungall CJ, Oellrich A, Osumi-Sutherland D, Parkinson H, Ramirez MJ, Richter S, Robinson PN, Ruttenberg A, Schulz KS, Segerdell E, Seltmann KC, Sharkey MJ, Smith AD, Smith B, Specht CD, Squires RB, Thacker RW, Thessen A, Fernandez-Triana J, Vihinen M, Vize PD, Vogt L, Wall CE, Walls RL, Westerfeld M, Wharton RA, Wirkner CS, Woolley JB, Yoder MJ, Zorn AM & Mabee P (2015) Finding Our Way through Phenotypes. *PLoS Biology* 13(1): e1002033. doi:10.1371/journal.pbio.1002033. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pbio.1002033>. [IF: 9,343]
- Rakotonirina JC, **Csősz S** & Fisher BL (2016) Revision of the Malagasy *Camponotus edmondi* species group (Hymenoptera, Formicidae, Formicinae): integrating qualitative morphology and multivariate morphometric analysis. *ZooKeys*, 572: 81–154. <https://doi.org/10.3897/zookeys.572.7177>. [IF: 1,031]
- Rakotonirina JC, **Csősz S** & Fisher BL (2017) Taxonomic revision of the Malagasy *Camponotus grandidieri* and *niveosetosus* species groups (Hymenoptera, Formicidae) using qualitative and quantitative morphology. *Zootaxa*, 4238(2), 203-245. <http://www.mapress.com/j/zt/>. [IF: 0,994]
- Rasoamanana N, **Csősz S** & Fisher BL (2017) Taxonomic revision of imitating carpenter ants, *Camponotus* subgenus *Myrmopytia* (Hymenoptera, Formicidae) of Madagascar, using morphometry and qualitative traits. *ZooKeys*, 681: 119. <https://zookeys.pensoft.net/articles.php?id=13187>. [IF: 1,031]
- Schlick-Steiner BC, Steiner FM, Konrad H, Markó B, **Csősz S**, Heller G, Ferencz B, Sipos B, Christian E, Stauffer C (2006). More than one species of *Messor* harvester ants (Hymenoptera: Formicidae) in Central Europe. *European Journal of Entomology*, 103: 469-476. [IF: 0,782]

- Seifert B & **Csősz S** (2015) *Temnothorax crasecundus* sp. n.—a cryptic Eurocaucasian ant species (Hymenoptera, Formicidae) discovered by Nest Centroid Clustering. *ZooKeys*, 479: 37. <http://zookeys.pensoft.net/articles.php?id=4610>. [IF: 0,938]
- Seifert B, **Csősz S** & Schulz A (2014) NC-Clustering demonstrates heterospecificity of the cryptic ant species *Temnothorax luteus* (Forel 1874) and *T. racovitzai* (Bondroit 1918)(Hymenoptera: Formicidae). *Contribution to Entomology*, 64(1): 47-57. [IF: -]
- Seifert B, Ritz M & **Csősz S** (2014) Application of exploratory data analyses opens a new perspective in morphology-based alpha-taxonomy of eusocial organisms. *Myrmecological News*, 19: 1–15. [IF: 2,898]