

MTA DOKTORI ÉRTEKEZÉS TÉZISEI

**SKÁLA – MINTÁZAT – ÉLŐHELYVÁLASZTÁS –  
ÉLETMENET:  
A SZÁRAZFÖLDI ÁSZKARÁKOK (ISOPODA, ONISCIDEA)  
ÖKOLÓGIÁJA**

**Hornung Erzsébet**  
a biológiai tudomány kandidátusa



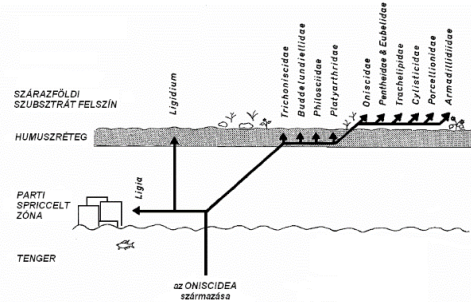
Budapest  
2020



'Acts in what Hutchinson (1965) has called the 'ecological theatre' are played out on various scales of space and time' (Wiens, 1989)

## 1.Bevezetés

Az ászkarákok Oniscidea alrendjének vizsgálata sok kérdést és kutatási lehetőséget felvető terület. Abból kiindulva, hogy a csoport fajai a szárazföldi élőhelyek legsikeresebb meghódítói a rákok osztályán belül, kiváló modell állatok a terasztrializáció megoldási lehetőségeinek, lépéseinek tanulmányozására mind morfológiai, fiziológiai, mind ökológiai, funkcionális szempontból (Hornung, 2011). Ökológiai igényeik szerint a szárazföldi ászkarákok meglepően sokfélék. Életterük a tengerek parti régiójától elvezet a szárazföld belsejébe, sőt, több génusz fajai a sivatagi körülményekhez is alkalmazkodtak (ld. 1. ábra Schmalzfuss 1975 alapján), vagy éppen másodlagosan újra vízi (édesvízi) életmódra tértek át.



1.ábra: Az *Oniscidea* szárazföldi adaptációs útja (Schmalzfuss, 1975 nyomán)

Az adaptáció lehetséges eltérő trendjeit felismerhetjük, követhetjük a ma élő fajokon. Ezek közül talán a legáltalánosabb jellemző minden fajnál a szaporodás időszakában megjelenő, az utódok fejlődéséhez elengedhetetlenül szükséges 'tengeri' körülményeket biztosító költőtáska (marsupium). Hasonló célú alkalmazkodást jelent például a szárazföldi légzést lehetővé tevő, fehérszervnek is nevezett pszeudotrachea, és a kültakaró, a kutikula morfológiája. A szárazföldi ászkarákok viselkedésbeni adaptációinak sokszínű megoldásai is segítik a szárazföldi létet. Köztük a populációs szinten jellemző napszakos, évszakos aktivitási mintázat, aminek ritmusával követik a számukra fontos környezeti tényezők változásait. E tényezők közül kulcsfontosságú a víz valamilyen formájú jelenléte. Élőhelyük megválasztásában, 'elviselésében' döntő fontosságú a környezetükben uralkodó páratartalom. Fiziológiai okokból (vízvesztés veszélye) főként éjszaka aktív állatok (Wallwork, 1970). Életmenetük evolúciós stációjukkal, a szárazföldi viszonyokhoz való morfológiai, fiziológiai adaptáció fokával függ össze (Warburg, 1993), és ennek megfelelően igen változatos.

A szárazföldi ászkarákok funkcionálisan is fontos guild, a terasztris életközösségeken belül a talaj ökoszisztémájának lebontó szervezetei. Ugyan lebontóknak tekintjük őket, valójában mindenevők, amik elsősorban elhalt növényi, olykor állati szervesanyaggal, gyakran gombákkal, baktérium bevonatokkal táplálkoznak (Gere, 1978; Pobožny, 1978; Paris & Sikora, 1967; Edney *et al.*, 1974; Szlávecz, 1993). Tevékenységükkel az anyag körforgásában fontos láncszemet jelentenek ('transformers'): részt vesznek az elhalt szervesanyag feltárásában, felaprításában ('shredders'), és így felületének növelésében, hozzáférhetővé téve azt más lebontó organizmusok számára (pl. Collembola, Acarida, alsóbbrendű gombák, baktériumok). Van olyan tanulmány, mely szerint elsősorban a bomló levelek gombabevonatát fogyasztják (Gunnarson & Tunlid, 1987), és ezáltal ürülékükkel terjesztik azok spóráit, elősegítve a gombák, így a mikorrhiza kolonizációját is (Brereton, 1957; Rabatin & Stinner, 1989). Saját, és más egyedek ürülékét is fogyasztják (Paris, 1963; Hassall & Rushton, 1982; Hassall *et al.*, 1987;). Ennek jelentősége egyrészt a

féccszel kiürült létfontosságú réz (Cu) visszanyerése (Hassall & Rushton, 1982), a juvenilek esetében a középbéli mirigyük (hepatopancreas) szimbionta baktériumainak felvétele (Wang *et al.*, 2007), illetve a nőstények reprodukciós szinkronizációja (Lefebvre, 2002) az ürülék ecdysteroid összetevői által. Ezek a vedlést, illetve a nőstényekben az ováriumban lezajló vitellogenézis utolsó fázisát befolyásolják (Caubet *et al.* 1998).

Az Oniscidea fauna kutatásának magyarországi története talán Grossinger János 'Universa Historia Physica Regni Hungariae' című, 1794-ben megjelent munkájával indult (idézi Csiki, 1926). Csiki munkája tudománytörténeti értékű. Dudich Endre 1942-ben írt összefoglaló dolgozata ugyancsak kiemelendő. Mérföldkő volt a hazai érvényes faunalista összeállításában, és az ezzel kapcsolatos irodalom összegzésében Forró és Farkas (1998) 'checklist'-je. A 20. század utolsó évtizedei óta számos kutató munkájának eredményeként tovább bővült a fajlista és az ökológiai ismeretünk. Sokatmondó a szárazföldi ászkarákokkal kapcsolatosan megjelent hazai közreműködésű, ezen belül is a hazai Isopoda faunával foglalkozó cikkek számának alakulása:

- 1856 – 1997 (kb. 140 év): 43 db,
- 1998 – 2018 (20 év): 121 db.

Magyarország szárazföldi ászka faunája az elmúlt két évtized alatt 42 fajról (Forró & Farkas, 1998) 50-re (Kontschán, 2004a, b), majd 59-re (Vilisics & Hornung, 2010a, b) bővült.

## 2. Célkitűzések és kutatási kérdések

A disszertáció fő vezérfonala a különböző skálákon leírható mintázatok, az ezek mögött feltételezhető háttérmechanizmusok, a fajok/populációk eloszlása és egyes életmenet jellemzők, stratégiák – elsősorban a szaporodás, ökológiai tolerancia, ökomorfológia – közötti összefüggések lehetséges feltárása, közvetlen vagy közvetett bizonyítása.

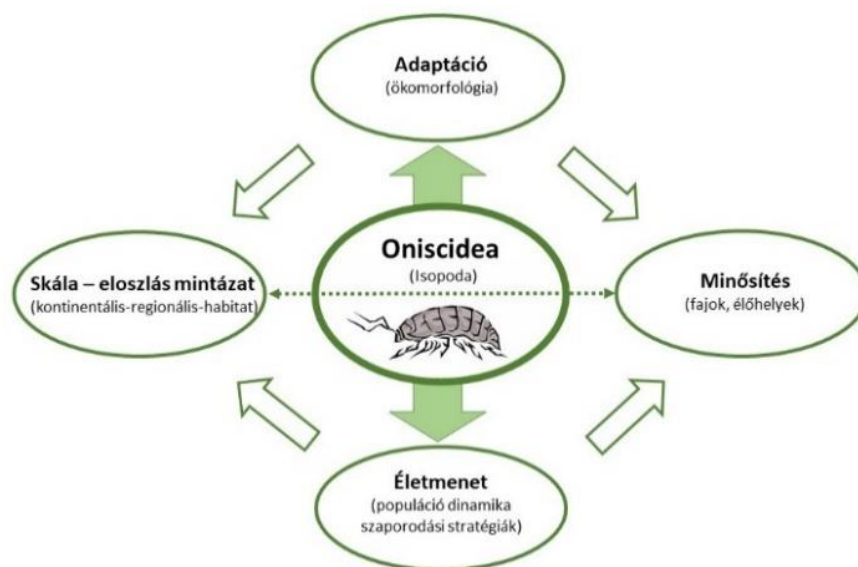
A címben feltüntetett kulcsszavak (skála, mintázat, élőhelyválasztás, életmenet) egymástól egyáltalán nem függetlenek, sok szempontból áthatják egymást. Egészen más eredményt kapunk, ha pl. a fajok/populációk/egyedek eloszlását vizsgáljuk különböző skálákon. Azaz minden eloszlást érintő kérdéshez megvan az ahhoz adekvát skála: populáció együttesek, vagy a populáció egyedeinek eloszlásához a habitat szintű, vagy azon belüli (mezo-, mikrohabitat) lépték, míg a fajok eloszlását az élőhely- szint feletti nagyobb, regionális, vagy éppen biogeográfiai skálán van értelme elemezni (Hornung & Warburg, 1995; Sfenthourakis & Hornung, 2018). (De pl. az életmenet nagy skálájú, geográfiai összehasonlítása is jelentőséggel bír egy fajon belül is! Ld. Souty-Grosset *et al.*, 1988; Defeo & Cardoso, 2004). Bármely skálájú eloszlási mintázat mögött meg lehet találni azt a preferencia – tolerancia tartományt, és az azt magyarázó fiziológiai, ökomorfológiai adaptációt, ami ezt a tartományt behatárolja (Csonka *et al.*, 2012, 2018).

Feltehetően a funkció is skálázható: az átfogó 'litter transformer', 'shredder', szaprofita, dekomponáló, lebontó elnevezések mögött finomabb forrásfelosztás áll, függően az egyes taxonok és azokon belül a fajok mikro/mezo-élőhely adta lehetőségeitől, morfológiai adottságaitól a lebontó guilden belüli funkcionális redundanciát is beleértve.

A jelen munkában célom volt a szárazföldi ászkarákokon (Oniscidea), mint modell taxonon bemutatni (2. ábra)

- (1) a különböző skálákhoz tartozó eloszlás mintázatot;
- (2) a fajok elterjedését, élőhelyválasztását alapul véve megvizsgálni felhasználhatóságukat fajok, élőhelyek minősítésére, természetvédelmi

- alkalmazhatóságukra;
- (3) esettanulmányokon keresztül meghatározni az urbanizáció hatására megnyilvánuló általánosítható trendeket;
  - (4) ökomorfológiai jellegek és a faji populációk tolerancia tartománya, stressztűrése közti összefüggéseket, ezek letális, szubletális hatásait;
  - (5) szemléltetni, hogy az egyes életmenet komponensek –kiemelten a szaporodási jellemzők– hogyan befolyásolják az ászkarák fajok populációinak élőhely szintű 'sorsát', ami a fajok megjelenésének háttérében áll. Mindez hogyan alakul egy együttes (közösség?) szintjén, hogyan kerülhetik el a térben-, időben együttlévő populációk a forrásokért való kompetíciót.



2. ábra: A dolgozat fejezeteinek áttekintése. Főbb egységei és azok összefüggései

Fő kérdéscsoportok az egyes fejezetekhez (2. ábra):

### 2.1. Mintázat különböző léptékben

#### 2.1.1 Az Oniscidea taxon geográfiai mintázata (LDG): a fajok európai eloszlása

- ☛ Miként alakul az Oniscidea fajgazdagság és annak térbeli mintázata Európán belül, mekkora az Oniscidea faunák hasonlósága régiók, országok szintjén;
- ☛ Milyen a régiókénti/országonkénti faunák összetétele állatföldrajzi kategóriák szerint; található-e trend a fajok, illetve állatföldrajzi jellegük szerint azok európai eloszlásában; található-e, és ha igen, hol diverzitás 'hot-spot'-ok;
- ☛ Megjósolható-e valamilyen trend az eloszlásmintázatban a klímaváltozás és az urbanizáció várható hatásaként?

#### 2.1.2 Regionális fajgazdagság (Magyarország: Dunántúl)

- ☛ A nagyobb tájegységek skáláján kimutatható-e fajgazdagság-, fajösszetétel-beli, illetve életföldrajzi különbözőség, ill. hogyan oszlik meg a fajgazdagság ( $\alpha$  diverzitás) az élőhelytípusok összehasonlítása ( $\beta$  diverzitás) szintjén?

#### 2.1.3 Habitat szintű és habitaton belüli fajeloszlás (habitat – mezohabitat – mikrohabitat)

- Milyen az élőhelyek fajgazdagsága ('species richness'), valamint a fajok és abundanciájuk (dominancia viszonyaik) térbeli eloszlása különböző, habitat és azon belüli skálákon (mezo-, mikroskála)?
- A fajok térbeli eloszlása és a környezeti háttértényezők kapcsolata: mely környezeti változók befolyásolják leginkább az ászkaegyüttesek diverzitását, térbeli mintázatát, és befolyásolják-e az ászka együttesek összetételét, a fajok dominancia viszonyait?

## **2.2 Élőhely választás – faj- és élőhely minősítés – elterjedés – sikeres megtelepedés**

### **2.2.1 Élőhely minősítés ászkarák fauna alapján - Élőhelyek természetességi minősíthetősége**

- Lehetséges-e a fajok pontokban/indexekben kifejezhető természetességi minősítése élőhely választásuk alapján, és ezek felhasználhatók-e az egyes élőhelyek zavartsága/degradáltsága – természetessége minősítésére?

### **2.2.2 Antropogén hatások (itt: urbanizáció) - behurcolás, sikeres megtelepedés**

- Milyen életmenet jellemzők dominálnak a sikeresen terjedő/megtelepedő fajoknál? Milyen antropogén tényezők segíthetik a terjedésüket?
- Hogyan viszonyul Budapest faunája az országos adatokhoz, illetve Budapesten belül a Duna által elválasztott, földrajzilag/biogeográfiailag különböző két oldal a fajszám, a fajegyüttesek minőségi összetétele szempontjából?
- Milyen egy magyarországi (Budapest), illetve egy tengerentúli (Baltimore/US) régió Oniscidea faunájának faj-, és a fajok állatföldrajzi összetétele/eredete? Mi a geológiai és történelmi múlt szerepe a jelen mintázatok kialakulásában (USA), különös tekintettel az európai bevándorlók szerepére, illetve milyen hasonlóság/különbözőség állapítható meg Európa (mint fő behurcolási forrás), és ezen belül Budapest ászkarák faunájával? Milyen hatások formálják a mai faunát (Budapest, Baltimore) (fragmentáció, urbanizálódás, behurcolt fajok)?

## **2.3. Ökomorfológia – Életmenet – szaporodási stratégia – tolerancia – mintázat**

### **2.3.1 A hazai fajok ökomorfológiai tipizálása**

- Hogyan értékelhető Magyarország ismert Oniscidea faunájának összetétele ökomorfológiai típusok alapján, illetve összefüggésbe hozhatók-e az ökomorfológiai jellegek a fajok habitat/mezohabitat választásával? (Az egyes Ökomorfológiai típusok megjelenése adott közösségekben...)
- Magyarországi esettanulmányok ászkák együtteseinek alapján. Milyen egy-egy élőhelyen belül a fajok megoszlása ökomorfológia, életmenet stratégia szerint?

### **2.3.2. Életmenet – Populációdinamikai történések a szaporodási jellemzők, stratégiák nézőpontjából**

- Van-e időbeni mintázat a szümpatrikusan élő abundáns fajok felszíni aktivitásában, valamint a szaporodás időzítésében, és az hogyan hozható össze az abiotikus környezeti tényezőkkel? [Pl. a talaj jellemzői, hőmérséklet, ill. a nedvességi viszonyok (talajnedvesség, levegő relatív páratartalma) alakulásával.]
- Megfigyelhető-e időbeli különbség a szümpatrikus helyzetű abundáns fajok különböző ivarú egyedeinek felszíni aktivitásában?
- Mi jellemző az abundáns fajok szaporodási időszakára? Különbözik-e azok szaporodási időszaka (fekunditási időszak kezdete és hossza) időben, intenzitásban?

### 2.3.3. Adaptációk

- ☞ Van-e különbség a vizsgált fajok kültakarójának szerkezetében, annak vastagságában (interspecifikus összehasonlítás), illetve felszíni morfológiájában, és különbözik-e a filogenetikailag közeli rokon, egy genusba (*Armadillidium*) tartozó fajok tergít vastagsága és morfológiája (intragenerikus összehasonlítás)?
- ☞ A vizsgált fajok milyen típusú és felépítésű légzőszervvel rendelkeznek? Megjelennek-e különbségek a pszeudotrachea belső szerkezetében a különböző (mikro/mezo) élőhely igényű, ökomorfológiai típusú fajoknál? A légzőhám felületét összehasonlítva van-e kvalitatív/kvantitatív különbség, ill. felállítható-e valamilyen trend a fajok között?
- ☞ A vízvesztésből adódó tömegvesztésben és a halálzási arányban fellelhetők-e faji különbségek? Összefüggésben áll-e a deszikkáció tűrése az exoskeleton vastagságával és a tergít felszíni morfológiájával, a légzőszerv jellemzőivel? (Mikro)Élőhely választás – tolerancia összefüggése egyedi fajok szintjén: van-e szerepe a filogenetikai rokonságnak a jellegek megjelenésében?
- ☞ Van-e konvergencia különböző filogenetikai helyzetű, de egy élőhelyen élő fajok ökomorfológiai típusában?
- ☞ Mennyire megbízhatók az ászkarákok egyes jellegei (csáphossz, lábízek, ocellusok száma) a fluktuáló asszimmetria (FA) kimutatására környezeti stressz hatására; ha kimutatható FA, az függ-e az állatok ivarától?

## 3. Alkalmazott módszerek

### 3.1. Adatgyűjtési módszerek (terep; labor)

A fajok európai eloszlási adatai, valamint az elérhető országokénti fajgazdagsági adatok internetes adatbázisokból (<http://www.faunaeur.org>; <http://www.nmnh.si.edu/iz/isopod/>; <http://www.naturkundemuseum-bw.de/stuttgart/projekte/oniscidea-catalog/>), valamint publikációkból, személyes közlésekből származnak.

Elektronikus adatbázis összeállítása (fajok, biogeográfiai eloszlási típusaik, habitat típusaik, háttérváltozók, UTM előfordulás, előfordulási gyakoriság, ökomorfológiai típus-ÖMT); az adatokat felhasználtam a munkacsoportunk által kidolgozott fajsintű pontozási rendszerhez (**TINI** - 'Terrestrial Isopod Naturalness Index'); és saját fejlesztésű ritkaság alapú indexekhez (**ARI** - Average Rarity Index).

Dunántúli élőhely szintű adatok összeállítása háttér- és Oniscidea fauna összetétel alapján publikált adatok, saját felmérések, gyűjtések alapján.

A populációdinamikai adatok saját gyűjtésekből (szezonális talajscapdázás) származnak.

### 3.2. Feldolgozási módszerek (labor)

Faji szintű határozás, populációdinamikai adatok (gyűjtési periódusonkénti egyedszám, ivararány, reprodukciós állapot, potenciális utódszám), morfológiai jellegek (fejszélesség, testhossz), mérések (ImageJ program), hisztológiai módszerek (fixálás, PAS, H-E festés), fénymikroszkópos, szkennung elektronmikroszkópos módszerek.

### 3.3. Értékelési módszerek

Az idők során a legkülönbözőbb elérhető számítógépes programokat használtuk az eredmények értékelésére az egyszerű, leíró statisztikáktól a sokváltozós modellekig. Felsorolás szintjén: általános lineáris modellek (GLM) (program R, <http://www.r-project.org>); hierarchikus cluster analízis (SynTax program); 'maximum difference barriers' analízis (Barrier program); sokváltozós regressziós fa (MRT - multivariate regression tree) analízis; IndVal analízis, diverzitás mutatók (rang-abundancia görbék, Shannon H', Shannon J', Simpson, Berger-Parker indexek, Rényi diverzitás profilok, Sokváltozós statisztikai módszerek (főkomponens analízis - PCA, redundancia analízis - RDA). MEFA (<http://mefa.r-forge.r-project.org/>), MVPART add-on, Vegan software csomag (De'Ath, 2002) és R (2006) software és programozó környezet.

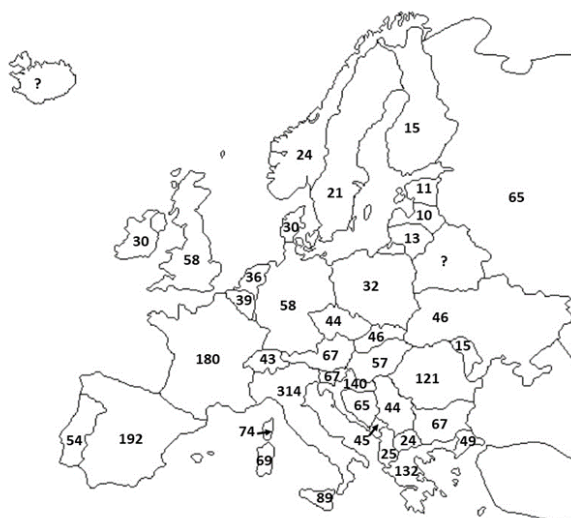
## 4. Új tudományos eredményeim és következtetésem tézisszerű összefoglalása a fejezetek és a feltett kérdések sorrendjében

### 4.1 Mintázat különböző léptékekben

**4.1.1** Megállapítottam, hogy az **Oniscidea** taxon eloszlásában felismerhető egy trend/törvényszerűség, ami a különböző skálákon különböző háttérok miatt alakul ki és különböző szintű jelenségekre utal.

Így globális skálán (Európa példáján) felismerhető egy latitudinális trend, ami a mediterráneumtól északi irányba haladva csökkenő fajszámot (3. ábra), és a fajok életföldrajzi/ökológiai jellegének változását jelenti. A mediterrán régiókban a fajszám és az endemitás foka magas, ami az ott történő speciációra, illetve a jégkorszaki refugium területekre utal.

A latitudinális fajgazdagsági gradiens a családok szintjén is konzisztens, fokozatos csökkenést mutat észak felé minden nagyobb család esetén. Hasonló trendet ismertünk fel a nyugat-európai, atlanti hatás alatt álló területek és a keleti, száraz, sztyepphatás alatt álló régiók között tekintet nélkül a fajok taxonómiai hovatartozására.



3.ábra: A szárazföldi ászkarák (Oniscidea, Isopoda) országokénti fajszám eloszlása Európában (a korrigált Fauna Europaea, nemzeti adatbázisok és személyes közlések alapján; (Sfenthourakis & Hornung, 2018))

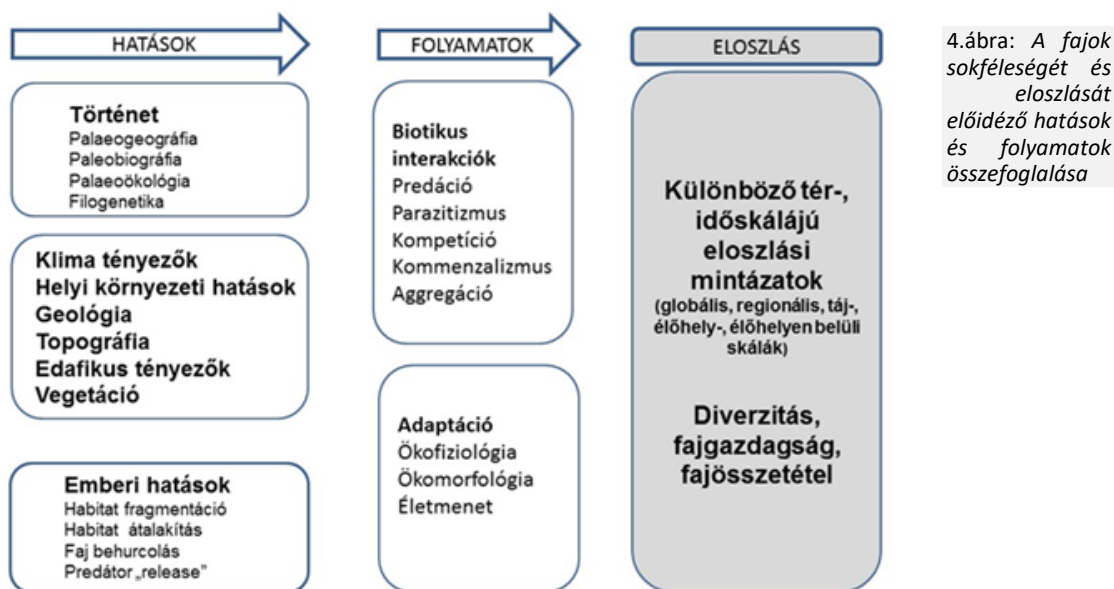
Biogeográfiai szempontból is felállítható egy latitudinális gradiens: a Mediterráneum faunája elkülönül, míg az ezen kívüli európai területeken a K-Ny irányú különbözőség is kimutatható volt. Az Alpok, Kárpátok vonalától északra nem



találunk endemikus taxont. Ehelyett a széles elterjedésű európai fajok az uralkodók, illetve megjelennek a behurcolt, főként szinantróp fajok, amelyek aránya észak felé nő.

☞ A fajok terjedésének további alakulását a klímaváltozás függvényében első fokon azok fiziológiai határai szabhatják meg. Az urbanizáció következményeként a nagyvárosok faunája homogenizálódik taxonómiai és/vagy életmenet stratégia tekintetében.

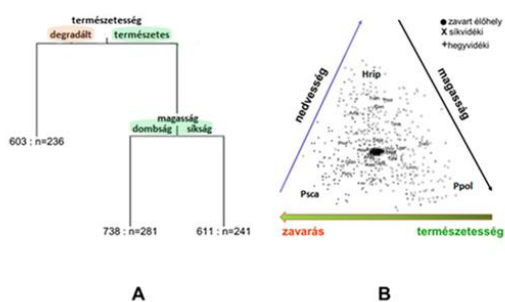
☞ A mintázat mögött álló magyarázó tényezők, evolúciós, valamint szétterjedési és antropogén terjesztési okokkal magyarázhatók (4. ábra).



#### 4.1.2 Regionális fajgazdagság (Magyarország: Dunántúl)

☞ Bebizonyítottuk, hogy egy földrajzi régió belül (Magyarország: Dunántúl & Budapest agglomerátuma) **az élőhelyek jellege** (vegetáció, nedvesség viszonyok, zavartság, antropogén hatás) **meghatározó a habitatok fajgazdagságára, a közösségek fajösszetételének természetességére**. Ehhez létrehoztunk egy adatlapot.

☞ Eredményeinkkel igazoltuk, hogy a fajok előfordulási adatai és az élőhelyi kategóriák adatbázisa megfelelő térinformatikai, ökológiai háttérváltozókkal kapcsolatban biztos alapul szolgálhat a biogeográfiai, konzerváció biológiai és ökológiai kérdéseket felvető elemzésekhez (5. ábra).

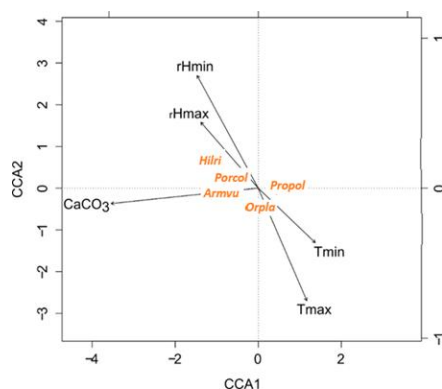


5. ábra: A dunántúli Isopoda adatbázis elemzése többváltozós regressziós fa módszerrel (A) és az elkülönülő élőhelytípusok és fajok ábrázolása főkomponens biploton (B) × – természetközeli síkvidéki, + – természetközeli hegy/dombvidéki, ● – degradált

A fajnevek rövidítése: Hrip – Hyloniscus riparius; Ppca – Porcellio scaber; Pppl- Protracheoniscus politus). (Hornung et al. 2011. módosítása)

### 4.1.3 Habitat szintű és habitaton belüli fajeloszlás (habitat – mezohabitat – mikrohabitat)

Megállapítottuk, és esettanulmányokon keresztül bizonyítottuk, hogy Oniscidea közösségeink élőhelyen belüli finomabb skálán (mezo-, mikro-) is **reflektálnak a háttérváltozók heterogenitására**, ami mögött faji szintű tolerancia-preferencia és életmenet jellemzők állnak (6. ábra).



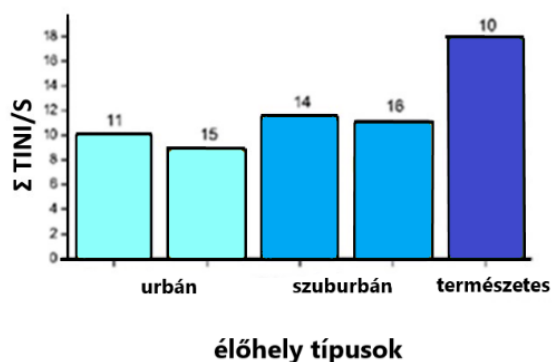
6. ábra: Példa (Solymár) a fajok háttérváltozók szerinti eloszlására mezo-skálán (kanonikus korrespondencia analízis). A vizsgált háttérváltozók: Tmin/Tmax – hőmérséklet értékek kéthetenkénti minimuma/maximuma; rHmin/rHmax – páratartalom értékek kéthetenkénti minimuma/maximuma; CaCO<sub>3</sub> – talaj kalcium-karbonát tartalma  
Fajok: Armvu – Armadillidium vulgare, Hilri – Hyloniscus riparius, Orpl – Orthometopon planum, Porcol – Porcellium collicola, Propol – Protracheoniscus politus

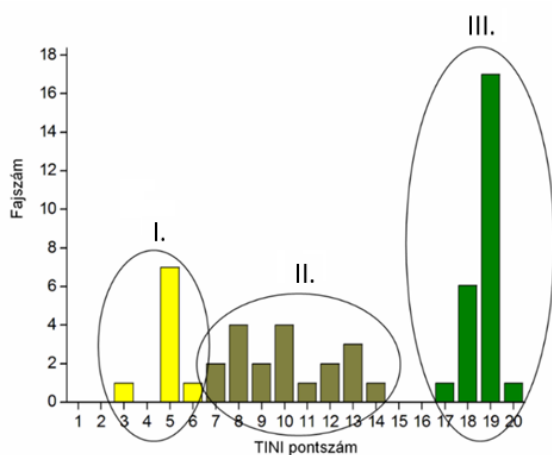
## 4.2 Élőhely választás – faj- és élőhely minősítés – elterjedés – sikeres megtelepedés (urbanizáció)

### 4.2.1 Élőhely minősítés ászkarák fauna alapján - Élőhelyek természetességi minősíthetősége

A magyar Oniscidea fauna tagjait azok eloszlási adatai (globális, regionális elterjedés) és habitat preferenciájuk alapján minősítettük, és ennek alapján az élőhelyek természetességi állapotának értékelésére is alkalmas fajminősítési pontrendszert és indexeket dolgoztunk ki: fajok (természetességi index = **TINI**) és a közösségek minősítésére (ritkasági index = **ARI**) alkalmazható indexeket alkalmaztunk. Így az eddig használatos fajgazdagsági és diverzitás indexek értelmezhetőségét kibővítettük egy természetességet/zavartságot jelző aspektussal, ami használható élőhelyek minősítésére, monitorozására (7., 8. ábrák).

7. ábra: A Magyarországon kimutatott fajok TINI index szerinti eloszlása. I.-legalacsonyabb pontértékű, lokálisan és globálisan is gyakori, habitat generalista fajok; II. Közepesen gyakori, élőhelyekhez köthető fajok; III. Szűk elterjedésű, élőhely specialista, natív fajok. →

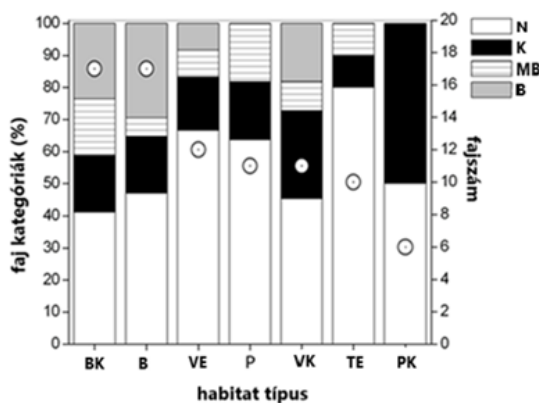




← 8. ábra: Példa az átlagos ritkasági indexek ( $ARI = \Sigma TINI/S$ ) lehetséges jelentőségére (referencia élőhelyek; oszlopok fölött a fajszámok  $S$ )

#### 4.2.2 Antropogén hatások (itt: urbanizáció) - behurcolás, sikeres megtelepedés

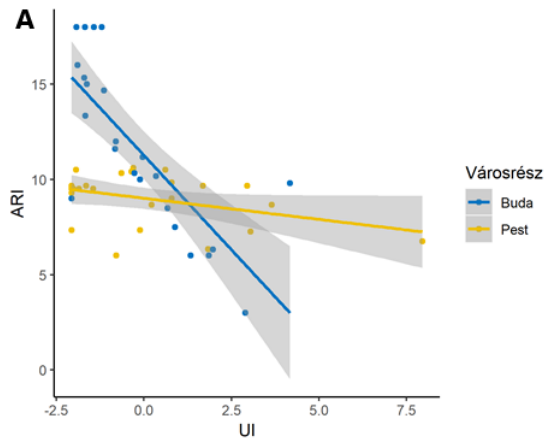
- ☛ Az urbanizációval járó, és a biodiverzitást veszélyeztető egyik legnagyobb hatás a biotikus homogenizáció, ami a városok talajfaunájának globális léptékű konvergenciájával jár. Több város példáján bemutattuk, hogy a közös, homogenizáló fajok részaránya rendszerint meghaladja a lokális fauna 50 %-át.
- ☛ A behurcolt fajok megtelepedése a városokban rendszeres és meghatározó, míg természetes közösségekben nem mutatható ki. Budapest esetében bizonyítottuk, hogy a budai magánkertek és a botanikus kertek kiemelkedő fontosságú behurcolási gócpontoknak tekinthetők (9. ábra).



9.ábra: Budapest fő élőhely típusainak fajgazdagsága, a faj kategóriák megoszlása. N – natív; K – kozmopolita; MB – megtelepedett behurcolt; B – behurcolt. A körök a fajszámra utalnak. Élőhely kategóriák: TE – természetes erdő; VE – városi erdő; BK – budai kertek; PK – pesti kertek; P – közparkok; VK – városközpont

(10. ábra).

- ☛ Kimutattuk, hogy Budapesten, mind a budai, mind a pesti oldalon a fajgyűttesek természetességi mutatója az urbanizáció növekedésével csökken



10. ábra: A fauna minőségi összetételének (ARI) függése az urbanizáltság fokától (UI)

Több hazai és egy tengeren túli városi esettanulmány alapján megállapítottuk, hogy a fajok terjedésében történelmi távlatokban is nagy szerepe van az emberi tevékenységnek.

### 4.3 Ökomorfológia - életmenet – szaporodási stratégia – tolerancia - mintázat

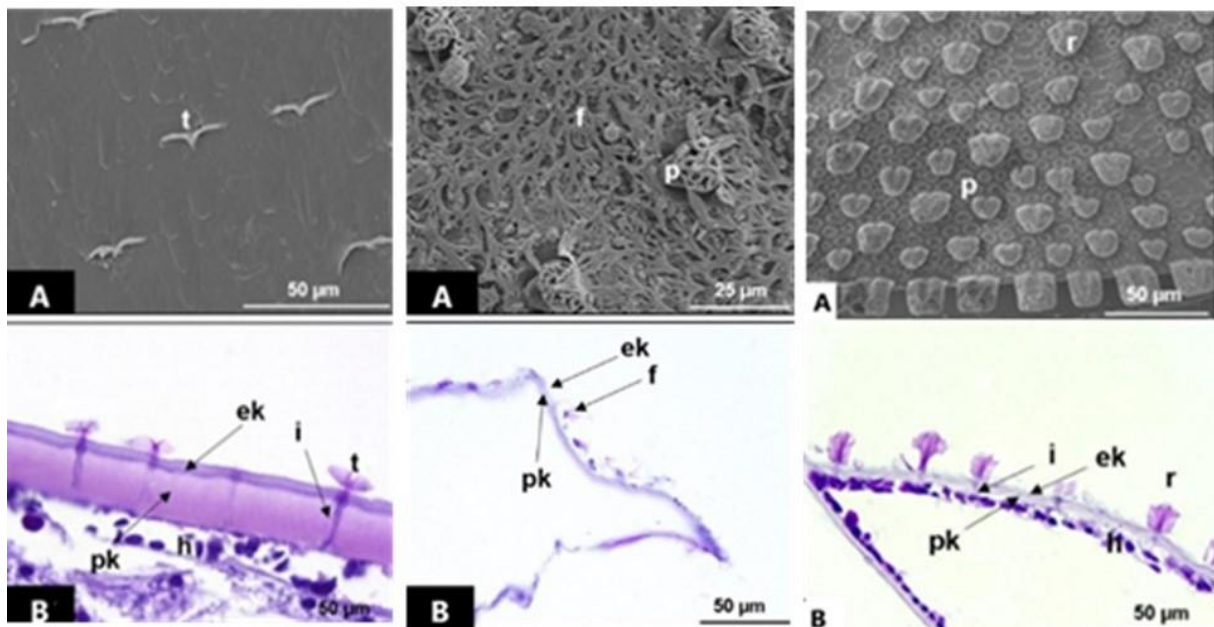
#### 4.3.1

Ökomorfológiai jellegek szerint besoroltuk a magyar Oniscidea fauna tagjait. A kültakaró és a légzőszerv példáján számos fajon bemutattuk és igazoltuk **a fajok morfológiai jellege és ökológiai igényei közötti szoros összefüggést**, ami a szárazföldi élőhelyekhez való alkalmazkodás evolúciós folyamatának eredményeként alakulhatott ki (11., 12. ábrák).

Kiemelten foglalkoztunk a fajok **kiszáradástűrésével** (13. ábra), ami összefüggésbe hozható **élőhely preferenciájukkal**, elterjedtségükkel ('Trait based ecology').

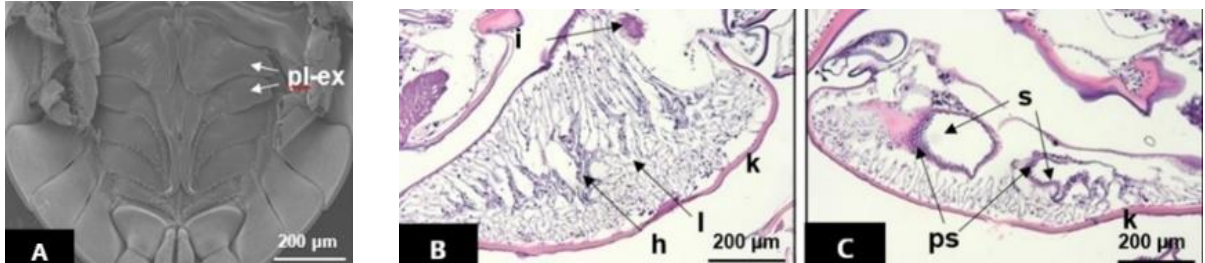
Az objektív **morfológiai mérésekhez** (légzőfelszín) **új módszert** dolgoztunk ki.

Ugyancsak bizonyítottuk a **fluktuáló aszimmetria használhatóságát** a környezeti stressz kimutatására.



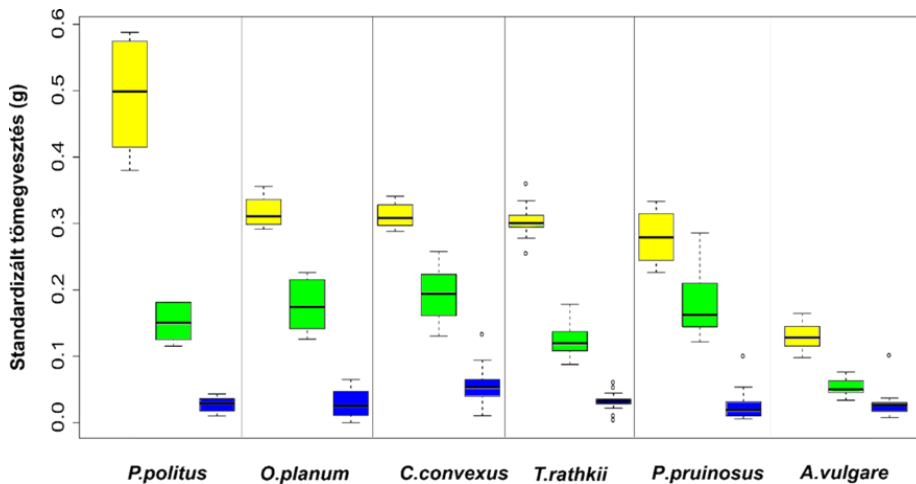
11. ábra: Példa sorrendben az epigeikus (*Protracheoniscus politus*), endogeikus (*Haplophthalmus danicus*) és non-komformista, myrmekofil (*Platyarthrus schöblii*) típusok tergite felszín (A) és kutikula vastagság (B) típusaira. (t-trikorn; f - fa - alakú plakk; p - plakk; ek - epikutikula; pk - prokutikula; h - hipodermisz; r - receptor i - ideg)

A morfológiai jellegek, és a deszikkációtűrés összevetésével megállapítottuk, hogy a fajok eltérő mezo-, mikroélőhely preferenciája mögött igazolható morfológiai jellegek (kutikula vastagság, felszíni struktúrák, pszeudotrachea szerkezet) és élettani (kiszáradástűrés) különbségek állnak; mindez összefüggésbe hozható az ökomorfológiai típussal, az endo-, epigeikus életmóddal; a nagyobb testtömeg és a vastagabb kültakaró szignifikánsan csökkenti a vízvesztés mértékét.



12.ábra: Példa a fehérszerv (pl-ex) helyzete (A: SEM felvétel) és szerkezetére (B,C) (*Armadillidium vulgare*) (h – hemolimfa, l – izomköteg, k – kutikula, L – légzési tér, ps – perispirakuláris terület, s – spirákulum; B-C: hematoxilin-eozin festés)

A talajnedvesség meghatározza a fajok előfordulását a deszikkáció toleranciát meghatározó jellegeken keresztül. Azaz a funkcionális jellegek általánosan használhatók az ászkaegyüttesek összetételének prediktálására a terepi nedvesség viszonyok ismeretében.



13.ábra: Példa a fajok kiszáradás tűrésének intraspecifikus összehasonlítására különböző páratartalom értékek mellett. A túlélő egyedek testtömeggel arányos súlyvesztése. (sárga-30%, zöld-60%, kék-100%)

#### 4.3.2 Életmenet stratégia

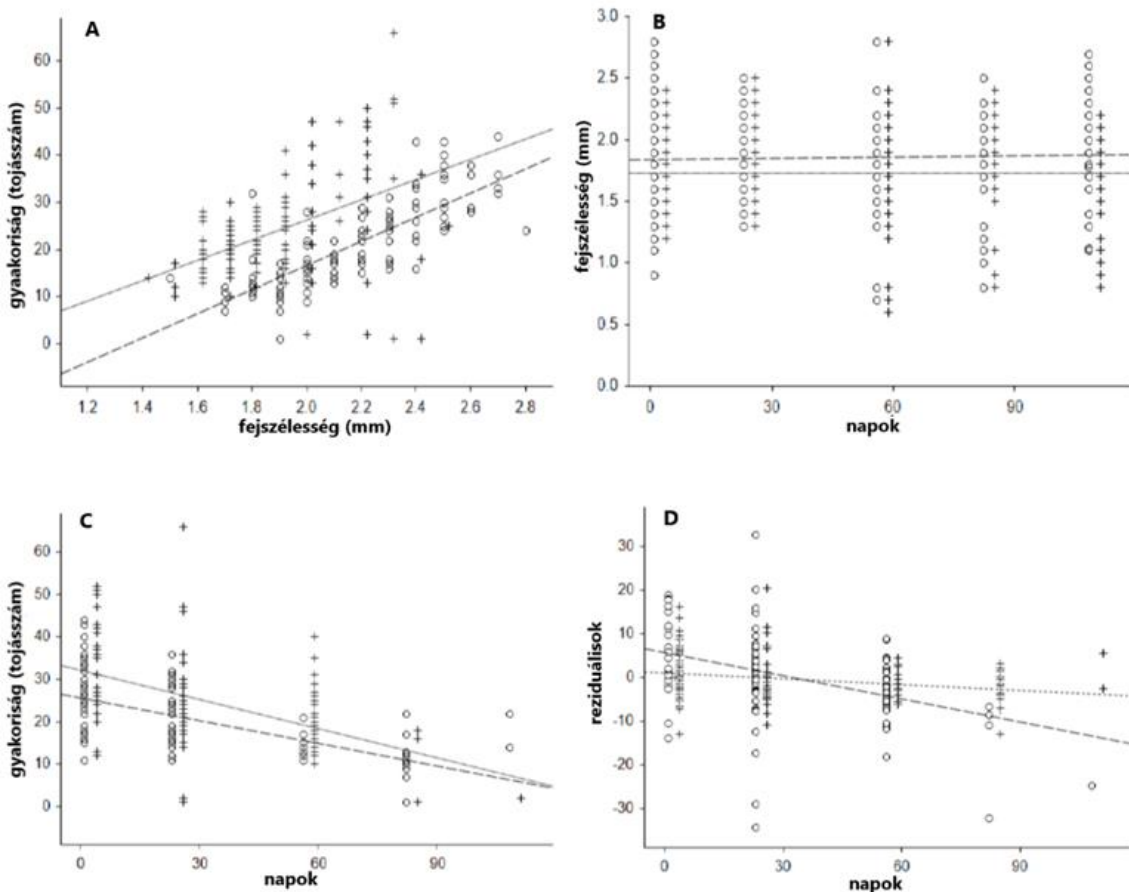
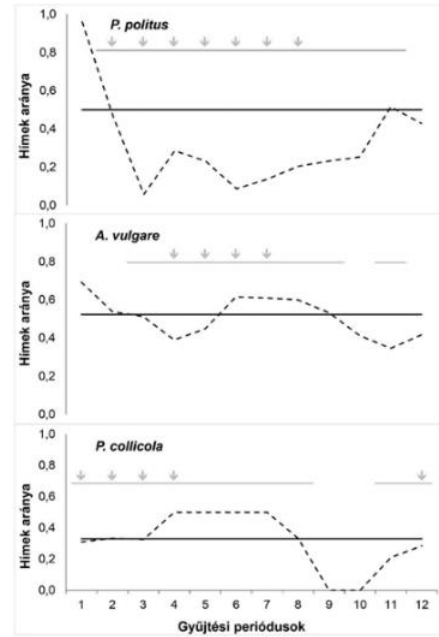
Bizonyítottuk az alapvető környezeti tényezők (talaj hőmérséklet, nedvesség) meghatározó hatását az aktivitási denzitás időbeni alakulásában. Ezek a különbségek lehetőséget adnak a fajok kompetíció nélküli együttélésére.

A populációk dinamikájának finom skálájú fajon belüli, és fajok közötti összehasonlítása alapján kimutattuk azok eltéréseit életmenet stratégiájukban (pl. ivararány, szaporodás időzítése...) szümpatrikus helyzetekben (is) (14. ábra).

14.ábra: Együtt élő fajok (*Protracheoniscus politus*, *Armadillidium vulgare*, *Porcellium collicola*) ivararánya (----), szaporodó nőstények jelenléte (↓) a vizsgált időszak alatt

☛ Bebizonyítottuk a **nőstény méret – utódszám szoros korrelációját**, valamint bizonyítottuk azt az eddig nem közölt felismerést, hogy egy populáción belül (az idő szezonális előrehaladtával, a kedvezőtlen mikroklimatikus **változásokkal**) **időben a nőstény méretétől függetlenül csökken a fekunditás** (15. ábra).

☛ A fajok kis-, és nagyskálású összehasonlítására bevezettük a **'reproduktív potenciál' indexét**.



15.ábra: A domináns fajok fekunditása (Leakin Park, Baltimore, 2000). **A–B:** A fekunditás és a nőstény méret összefüggése (**A**) és annak stabilitása időben (**B**) **C–D:** A fekunditás időbeni változása (**C**) és a mérettől független időbeni fekunditás változás a tojásszám reziduálisaira alapozva (**D**); *Cylisticus convexus*: üres körök és szaggatott vonal; *Trachelipus rathkii*: keresztek és pontozott vonal (Hornung et al., 2015 alapján)

Összefoglalóan elmondható, hogy a szárazföldi ászkarákok (Isopoda, Oniscidea) fajai modellként szolgálhatnak a teresztrializáció lehetséges morfológiai, fiziológiai, ökológiai és viselkedésökológiai megoldásainak vizsgálatára és bemutatására a gerinctelenek körében. Emellett helyhűségük, gyakran egyszerű kezelhetőségük, elterjedtségük okán indikátorokként felhasználhatók a gyakorlati természetvédelemben is.

## 5. Irodalomjegyzék

### 5.1. A disszertáció elkészítéséhez alapul szolgáló saját, IF-os publikációk (összesített impakt faktoruk: 16.239)

- Csonka D, Halasy K, Szabó P, Mrak P, Štrus J, Hornung E 2013. Eco-morphological studies on pleopodal lungs and cuticle in Armadillidium species (Crustacea, Isopoda, Oniscidea). *Arthropod Structure & Development*, 42(3): 229-235. (IF = 1.826) Q1
- Csonka D, Halasy K, Buczkó K, Hornung E 2018. Morphological traits - desiccation tolerance – habitat characteristics: a possible key for distribution in woodlice (Isopoda: Oniscidea). *Zookeys*, (801) 481–499. doi: 10.3897/zookeys.801.23088 (IF = 1,143) Q2
- Derbák D, Dányi L, Hornung E 2018. Life history characteristics of a cave isopod (*Mesoniscus graniger* Friv.) ZOOKEYS 801 : 359-370. (IF = 1,143) Q2
- Hornung E, Kásler A, Tóth Z 2018. The role of urban forest patches in maintaining Isopod (Oniscidea) diversity. *Zookeys*, 801: 371–388. DOI: 10.3897/zookeys.801.22829 (IF = 1,143) Q2
- Hornung E, Szlavecz K, Dombos M (2015). Demography of some non-native isopods (Crustacea, Isopoda, Oniscidea) in a Mid-Atlantic forest, USA. *ZooKeys*, 515: 127–143. doi: 10.3897/zookeys.515.9403 (IF = 0,938) Q2
- Hornung E, Tóthmérész B, Magura T, Vilisics F (2007) Changes of isopod assemblages along an urban-suburban-rural gradient in Hungary. *European Journal of Soil Biology* 43(3): 158–165. (IF = 0.5) Q3
- Hornung E, Vilisics F, Tartally A 2005 Occurrence of *Platyarthrus schoblii* (Isopoda, Oniscidea) and its ant hosts in Hungary. *European Journal of Soil Biology*, 41(3-4): 129-133. (IF = 0,935) Q2
- Hornung E, Warburg MR 1998. Plasticity of a *Porcellio ficulneus* population under extrem weather conditions (a case study). *Israel Journal of Zoology*, 44 (3-4): 395-398. (IF = 0,6) Q2
- Kammenga, JE ; Van, Gestel CAM ; Hornung E Switching life-history sensitivities to stress in soil invertebrates ECOLOGICAL APPLICATIONS 11 : (1) pp. 226-238. , 13 p. (2001) IF: 3.335 Q1
- Magura T, Hornung E, Tóthmérész B 2008. Abundance patterns of terrestrial isopods along an urbanization gradient. *Community Ecology*, 9(1): 115-120. (IF = 0,898) Q2
- Sfenthourakis S, Hornung E 2018. Isopod distribution and climate change. *Zookeys*, 801: 25–61. (IF = 1,143) Q2
- Szlavecz K, Vilisics F, Tóth Z, Hornung E 2018. Terrestrial isopods in urban environments: an overview. *ZooKeys*, 801: 97–126. (IF = 1,143) Q2
- Vilisics F, Sólymos P, Hornung E 2005. Measuring fluctuating asymmetry of the terrestrial isopod *Trachelipus rathkii* (Crustacea: Isopoda, Oniscidea). *European Journal of Soil Biology*, 41(3-4): 85-90. (IF = 0.935) Q2
- Vilisics F, Sólymos P, Nagy A, Farkas R, Kemencei Z, Hornung E 2011. Small scale gradient effects on isopods (Crustacea, Oniscidea) in karstic sink holes. *Biologia (Bratislava)*, 65: 409-505. (IF = 0,557)

### 5.2. A disszertációhoz felhasznált további saját publikációk

- Csonka D, Halasy K, Mrak P, Štrus J, Hornung E 2012. Armadillidium-fajok (Isopoda: Oniscidea) élőhelyi adaptációjának morfológiai háttere. *Természetvédelmi Közlemények*, 18: 115-126.
- Gregory SJ, Hornung E, Korsós Z, Barber AD, Jones RE, Kime RD, Lewis JGE, Read HJ 2009. Woodlice (Isopoda: Oniscidea) and the centipede *Scutigera coleoptrata* (Chilopoda) collected from Hungary by the British Myriapod Group in 1994: Notes and observations. *Folia ent. hung.*, 70: 1-19.
- Hornung E 2011. Evolutionary adaptation of oniscidean isopods to terrestrial life: Structural – physiological – behavioural aspects. *Terrestrial Arthropod Reviews*, 4:(2): 95-130.
- Hornung E, Végh A, Vilisics F, Szabó P 2011. Temporal patterns of sex ratio in terrestrial isopods (Crustacea, Oniscidea). In: Zidar P, Štrus J (szerk.) Proceedings of the 8th International Symposium of Terrestrial Isopod Biology. Bled, Szlovénia, 2011.06.19-2011.06.23. Ljubljana: pp. 83-84. (ISBN:978-961-6822-09-1)



- Hornung E, Vilisics F, Szlávecz K 2007. Szárazföldi ászkarák (Isopoda, Oniscidea) fajok tipizálása hazai előfordulási adatok alapján (különös tekintettel a sikeres megtelepedőkre). *Természetvédelmi Közlemények*, 13: 47–57.
- Hornung E, Vilisics F, Sólymos P 2008. Low alpha and high beta diversity in terrestrial isopod assemblages in the Transdanubian region of Hungary. In: Zimmer, M., Cheikrouha, C. & Taiti, S. (eds.): *Proceedings of the International Symposium of Terrestrial Isopod Biology – ISTIB-7*, Shaker Verlag: Aachen, Germany, pp. 1–13.
- Hornung E, Vilisics F, Sólymos P 2009. Ászkarák együttesek (Crustacea, Isopoda, Oniscidea) felhasználhatósága az élőhelyek természetességének minősítésében. - *Természetvédelmi Közlemények*, 15: 381-395.
- Korsós Z, Hornung E, Szlávecz K, Kontschán J. 2002. Isopoda and Diplopoda of urban habitats: new data to the fauna of Budapest. *Annales historico-naturales Musei nationalis hungarici*, 94: 193-208.
- Oberfrank A, Végh A, Lang Z, Hornung E 2011. Reproductive strategy of *Protracheoniscus politus* (C.Koch, 1841) (Oniscidea: Crinocheta: Agnaridae). In: Zidar P, Strus J (szerk.) Proceedings of the 8th International Symposium of Terrestrial Isopod Biology. Bled, Szlovénia, 2011.06.19-2011.06.23. Ljubljana: pp. 135-136.(ISBN:978-961-6822-09-1)
- Sólymos P, Vilisics F, Hornung E 2008. Terepi adatlap a hazai epigeikus makrogerinctelenek elterjedésének és élőhelyi preferenciájának vizsgálatára. *Állattani Közlemények*, 98(2): 39-46.
- Vilisics F, Hornung E 2008. A budapesti szárazföldi ászkarákfauna (Isopoda: Oniscidea) kvalitatív osztályozása. *Állattani Közlemények*, 93(2): 3-16.
- Vilisics F, Hornung E 2009. Urban areas as hot-spots for introduced and shelters for native isopod species. *Urban Ecosystems*, 12: 333-345. Q2
- Vilisics F, Hornung E 2010. Újabb adatok Magyarország szárazföldi ászkarák (Crustacea, Isopoda, Oniscidea) faunájához. *Állattani Közlemények*, 95(1): 87-120.
- Vilisics F, Nagy A, Sólymos P, Farkas R, Kemencei Z, Páll-Gergely B, Kisfali M, Hornung E 2008. Data on the terrestrial isopoda fauna of the Alsó-hegy, Aggtelek National Park, Hungary. *Folia faunistica Slovaca*, 13(4): 19–22.
- Vilisics F, Sólymos P, Hornung E 2007. Habitat features and associated terrestrial isopod species: a sampling scheme and conservation implications. In: Tajovský K, Schlaghamerský J, Pižl V. (eds.): *Contributions to Soil Zoology in Central Europe II*. ISB BC AS CR, v.v.i., České Budějovice, pp. 97–102.
- 5.3. A tézisekben hivatkozott további publikációk**
- Adair EC, Parton WJ, Del Grosso SJ, Silver WL, Harmon ME, Hall SA, Hart SC 2008. Simple three pool model accurately describes patterns of long-term litter decomposition in diverse climates. *Glob. Chang. Biol.* **14** (11), 2636–2660.
- Bradford MA, Berg B, Maynard DS, Wieder WR, Wood SA 2016. Understanding the dominant controls on litter decomposition. *Journal of Ecology*, 104(1), 229–238.
- Brereton JLG 1957. The distribution of woodland isopods. *Oikos*, 8: 85-106
- Caubet Y, Juchault P, Mocquard J-P 1998. Biotic triggers of female reproduction in the terrestrial isopod *Armadillidium vulgare* Latr. (Crustacea Oniscidea). *Ethology Ecology & Evolution*, 10: 209-226.
- Csiki E 1926. Magyarország szárazföldi Isopodái (Isopoda terrestria Hungariae). *Annales Historico-naturales Musei Nationales Hungarici*, 23: 1-79.
- Defeo O, Cardoso RS 2004. Latitudinal patterns in abundance and life-history traits of the mole crab *Emerita brasiliensis* on South American sandy beaches. *Diversity and Distribution*, 10: 89-98.
- Didion M, Repo A, Liski J, Forsius M, Bierbaumer M, Djukic I 2016. Towards harmonizing leaf litter decomposition studies using standard tea bags—a field study and model application. *Forests* 7(8): 167.

- Dudich E 1942. Nachträge und Berichtigungen zum Crustaceen-Teil des ungarischen Faunen-kataloges II. *Fragm. Faun. Hung.* 5: 1-13.
- Edney EB, Allen W, McFarlane J 1974. Predation by terrestrial isopods. *Ecology*, 55: 428-433.
- Forró L, Farkas S 1998. Checklist, preliminary distribution maps, and bibliography of woodlice in Hungary. *Miscellanea Zoologica Hungarica*, 12: 21–44.
- Gere G 1978. Szárazföldi ízeltlábúak és gerincesek produktivitásának alaptípusai. Akadémiai doktori értekezés, Budapest
- Gunnarsson T, Tunlid A 1987. Recycling of fecal pellets in isopods: microorganisms and nitrogen compounds as potential food for coprophagous *Oniscus asellus* L. In: Striganova, B.R. (ed.): Soil Fauna and Soil Fertility. Proc. 9th Int. Coll. on Soil Zoology, Moscow, August 1985. Nauka, Moscow: 71
- Lefebvre F 2002. Stratégies de reproduction chez les crustacés Isopodes terrestres. Rapport de thèse. Université de Poitiers. 161 pp.
- Hassall M, Rushton SP 1982. The role of coprophagy in the feeding strategies of terrestrial isopods. *Oecologia* (Berl), 53: 374-381.
- Hassall M, Turner JG, Rands MRW 1987. Effects of terrestrial isopods on the decomposition of woodland leaf litter. *Oecologia*, 72: 597-604.
- Hornung E 2011. Evolutionary adaptation of oniscidean isopods to terrestrial life: Structural – physiological – behavioural aspects. *Terrestrial Arthropod Reviews*, 4:(2): 95-130.
- Hornung E, Warburg MR 1995. Isopod distribution at different scaling levels. *Terrestrial isopod biology* (ed. M.A. Alikhan) Crustacean Issues 9, (Balkema Publ.) 83-95.
- Keuskamp JA, Dingemans BJJ, Lehtinen T, Sarneel JM, Hefting MM 2013. Tea Bag Index: a novel approach to collect uniform decomposition data across ecosystems. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(11): 1070-1075.
- Kontschán J 2004a. Magyarország faunájára új ászkarák (*Reductoniscus constulatus* Kesselyák, 1930 – Crustacea: Isopoda: Oniscidea) előkerülése az ELTE Fűvészertjéből (Budapest). *Folia Musei Historico Naturalis Matrensis*, 28: 89-90.
- Kontschán J 2004b. Néhány adat az Északi-középhegység ászkarák faunájához (Crustacea: Isopoda: Oniscidea). *Folia Musei Historico Naturalis Matrensis*, 28: 91-93.
- Lefebvre F 2002. Stratégies de reproduction chez les crustacés Isopodes terrestres. Rapport de thèse. Université de Poitiers. 161 pp.
- Paris OH 1963. The ecology of *Armadillidium vulgare* (Isopoda: Oniscoidea) in California grassland: food, enemies and weather – *Ecological Monograph*, 33:1-22.
- Paris OH, Sikora A 1967. Radiotracer analysis of the trophic dynamics of natural isopod populations - In: Petruszewicz K. (ed) Secondary productivity of terrestrial ecosystems (principles and methods), vol.II. Institute of Ecology Polish Aca. Sci., Warsaw, pp 741-771.
- Pobozsny M 1978. Nahrungsansprüche einiger Diplopoden- und Isopoden-Arten in mesophilen Laubwäldern Ungarns. *Acta Zool.Acad.Sci.Hung.*, 24: 397-406.
- Rabatin SC, Stinner BR 1989. The Significance of Vesicular–Arbuscular Mycorrhizal Fungal–Soil Macroinvertebrate Interactions in Agroecosystems. *Agricultural Ecology and Environment*, pp 195-204.
- Schmalfuss H. 1975. Morphologie, Funktion und Evolution der Tergithöcker bei Landisopoden (Oniscoidea, Isopoda, Crustacea). *Zeitschrift für Morphologie der Tiere*, 80: 287-316.
- Sfenthourakis S, Hornung E 2018. Isopod distribution and climate change. *ZooKeys* 801: 25–61.
- Souty-Grosset C, Chentoufi A, Mocquard JP Juchault P 1988. Seasonal Reproduction in the terrestrial Isopod *Armadillidium vulgare* (Latreille): Geographical Variability and Genetic Control of the Response to Photoperiod and Temperature. *Invertebrate Reproduction and Development*, 14: 131-151.
- Szlávecz K 1993. Needle litter consumption by two terrestrial isopods, *Protracheoniscus amoenus* (C.L.Koch), and *Cylisticus convexus* (de Geer) (Isopoda, Oniscidea). *Pedobiologia*, 37: 57-64.
- Vilisics F, Hornung E 2010a. Újabb adatok Magyarország szárazföldi ászkarák (Crustacea, Isopoda, Oniscidea) faunájához. *Állattani Közlemények*, 95(1): 87-120.

- Vilisics F, Hornung E 2010b. A magyar szárazföldi ászkarák (Isopoda, Oniscidea) fauna értékelése. SZÜSZI Előadások és poszterek összefoglalói (Szerk.: Kőrösi Á.), p. 28.
- Wallwork JA 1970. Ecology of Soil Animals. New York, McGraw-Hill, 283 pp.
- Wang Y, Brune A, Zimmer M 2007. Bacterial symbionts in the hepatopancreas of isopods: diversity and environmental transmission. *Microbiol Ecol*, 61: 141-152.
- Warburg MR 1993. Evolutionary biology of land isopods. Berlin, Springer-Verlag. 159p.