

Válasz

**Prof. Dr. Bakonyi Gábor,  
az MTA doktora  
opponensi bírálataira**

Dr. Bakonyi Gábor véleményét olvasva első gondolatom, szavam természetesen a köszöneté. Hálás vagyok, hogy vállalta és elkészítette disszertációm értékelését. Tudom, hogy pontos áttekintése van “életművemről”, munkásságomról. Hálás vagyok nemcsak bírálataért, hanem szakmai életemet végig követő, és jó tanácsaival segítő hozzáállásáért, mentorálásáért.

Kezdem a legegyszerűbb résszel, formai megjegyzéseinek szóló reflexiómmal. A kritika a következő kiemelésben foglalható össze: “Az értekezésben kevés formai, szerkesztési hiba fordul elő (pl. számozási, betűtípus hibák a tartalomjegyzékben)”. Igen, elismerem, maradtak hibák még a többször átnézett végső változatban is, ezeket sajnos javítani már nem tudom, elnézést kérek. Bízom benne, nagy zavart nem okoztak mondandóm követésében.

Mielőtt a tételesen feltett kérdésekre válaszolnék, szeretnék a fejezetek jellemzésére adott, abszolút pozitív kritikában rejlő néhány kérdésre is reflektálni.

**1. témakörhöz:**

Bírálóm rövid összegzésével kezdve: “Az első témakör tárgyalja az ászkafajok egyes eloszlási mintázatait különböző skálakon, európai léptéktől kezdve, egyes kisebb térbeli egységeken át a mikrohabitatokig.” Az itt megfogalmazott kritikai észrevétel így szól:

“Talán a Szerző markánsabb állásfoglalását, véleményét lehet hiányolni az európai latitudinális biodiverzitás grádiens magyarázatával kapcsolatban.”

Igen, lehet, a kelleténél is óvatosabban fogalmaztam, mikor nem írtam határozottabb véleményt a latitudinális diverzitás grádiens (LDG) vélhető magyarázatól, de óvatosságom hátterében a lehetséges magyarázatok sokfélesége áll, amit a világ élvonalába tartozó biogeográfusok sem tudtak eldönteni.

Az LDG magyarázatára született hipotézisek legtöbbje átfed, sok köztük a hasonlóság. A hasonlóságok – különbözőségeik alapján az alábbi fő csoportokba oszthatók (Mittelbach et al., 2007):

1. Tér/terület („spatial/area”),
2. Energia/klíma („energy/climatic”),
3. Evolúciós/történeti („evolutionary/historical”),
4. „Out of the tropics”
5. Biológiai („biotic”).

A ’latitudinális fajgazdagság/biodiverzitás grádiens (LDG)’ a legáltalánosabb ökológiai mintázat. A jelenség magyarázatának keresése a makroökológia egyik legnagyobb jelen kihívása. Nincs konszenzus a mintázat mögött álló mechanizmus magyarázatára ↔ sok hipotézis létezik (áttekintő

dolgozatok: Gaston 2000; Pianka 1966; Wiens, 2011). A téma mindig időszerű vizsgálati feladatokat ad: „*The major challenge for future studies is to understand the ecological and evolutionary mechanisms underpinning the relationships between time, dispersal, diversification, and species richness patterns*” (Wiens, 2011).

Összefoglalóan elmondható, hogy a LDG általános érvényű. Egy extenzív meta-analízis, közel 600 irodalmi LDG tanulmány elemzésének eredményeként Hillebrand (2004) megállapította, hogy *LDG létezik* mind tengeri, mind szárazföldi, mind édesvízi ökoszisztémákban, mindkét féltekén. *A grádiens meredekebb és kifejezettebb* a fajgazdagabb taxonok esetén, a nagyobb testméretű élőlények esetén, a tengeri és szárazföldi kontra édesvízi ökoszisztémákban; és regionális, kontra lokális skálán. *A grádiens meredekségét* (a fajgazdagság változás mértékét a szélességgel) *nem befolyásolja* a diszperzál, az állatok fiziológiája (homeoterm vagy ektoterm), a trofikus szint, az É/D-i félteke, a tanulmány szélességi fokok szerinti kiterjedése. A tanulmány nem tudta cáfolni vagy erősíteni egyik korábbi hipotézist sem. Arra következtet, hogy az *energetikai/klimatikus és a területnagyság folyamatok kombinációja valószínűsíthető a LDG meghatározásában*. Azonban a fajgazdagság csúcsok nem feltétlenül az egyenlítő mentén találhatók! Pl. cápák esetén az É-i és D-i 30-40° (Lucifora *et al.*, 2011).

A 21. században indított kutatások a fajdiverzitás magasság szerinti grádiensét ökológiai és evolúciós folyamatok szerinti értelmezés szemszögéből közelítik, annak tudatában, hogy a montán ökoszisztémák biodiverzitás hot-spot-okként kezelhetők (Lomolino, 2001). Több gerinctelen csoport (Gastropoda, Oniscidea, Orthoptera, Carabidae, Tenebrionidae) endemizmus centrumainak együttes elemzésével Sfenthourakis és Legakis (2001) ugyanezt bizonyította a mediterrán területen (D-Görögország: Tajgetosz, Idi hgk) 424 faj 3826 adatának felhasználása alapján.

A fajgazdagság azonos arányú csökkenését igazolta Sfenthourakis (1992) Görögország kontinentális területének 3 hegyén a magasság függvényében. A fajok összetétele és denzitása inkább a környezeti tényezőkkel és a történeti háttérrel mutatott összefüggést.

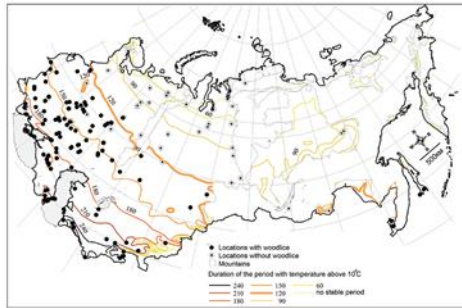
Külön érdekesség az endemizmus 'hot-spotok' földrajzi megjelenése, illetve az endemikus fajok számának latitudinális változási trendje. Az édesvízi Isopoda fajok globális eloszlásának elemzése (Wilson, 2008) azt a következtetést eredményezte, hogy az eloszlási mintázat összefüggésben van a filogenetikai pozícióval (édesvízivé válás többször, különböző földtörténeti időszakokban), és a földtörténeti múlttal (Gondwana – Gondwana feldarabolódása utáni időszak).

Amit én -legalábbis a teresztris ászkarákok esetében- első helyen valószínűsíténék az az “Energia/Klíma hipotézisek” érvényessége. Eszerint a LDG leggyakoribb magyarázata klimatikus alapokon nyugszik. Ezen belül is a

Klíma kedvezőtlenység („harshness”) hipotézis:

A LDG oka, hogy kevesebb faj képes fiziológiásan elviselni/tolerálni a magasabb szélességi fokok *kedvezőtlenebb klímáját* (hidegebb, szárazabb) (Cardillo *et al.* (2005).

Az Oniscidea esetén erre szép példa Kuznetzova és Gongalsky (2012) dolgozatomban is idézett tanulmányának következtetése. [A néhai Szovjetunió eddig ismert fajainak elterjedését arra az eredményre jutottak, hogy a fajok legészakibb természetes megjelenése a 10 °C feletti hőmérsékletű napok évi számával hozható összefüggésbe. A legmagasabb fajdiverzitást a 180-210 nap/év ( $T > 10$  °C) tartományban tapasztalták, míg a legészakibb eltejedés a 120 nap/év 10°C-os izotermánál húzható meg (12. oldal; 2.2. ábra).]



**Figure 1.** Map of woodlice presence or absence over the plain territory of the former USSR. The duration of period with temperature  $>10^{\circ}\text{C}$  is adapted from Geographical Atlas of the USSR (Kolosova 1980).

Európa keleti, É-K-i részéből kevés az adat, a taxon lelőhelyei földrajzilag alulreprezentáltak (Gongalsky & Kuznetsova, 2011). És itt mindjárt egy következő érv is a bizonytalanság okára, az egyes földrajzi régiók eltérő kutatottsága, a “sok a főka, kevés az eszkimó” esete, amibe a legtöbb gerinctelen taxon esetén beleütközünk: a “szakértők eltérő tér-időbeni mintázata”. Akár a Kárpátmedencén belül is. Mint saját összegzéseimből is kiderül, hazai viszonylatban a Dunántúl változatos tájainak kutatottsága többszöröse pl. az Alföld, vagy akár az É-i Középhegység feltárt lokalitásainak, létező adatainak. Ez utóbbi helyzete az utóbbi évtizedben javult néhány szakember és azóta fokozatot szerzett PhD hallgató jóvoltából (pl. Kontschán Jenő, Vona- Tűri Diana munkái). Ugyancsak extenzíven gyarapította D-Dunántúl adatainak mennyiségét szisztematikus gyűjtéseivel Dr. Farkas Sándor kollégánk.

- Klíma stabilitás hipotézis: A klíma stabilitása magyarázza a magas fajgazdagságot. A fluktuáló környezet növeli az extinkciós rátát, ill. akadályozza a fajképződést; a konstans környezet segíti a specializációt (megjósolható forrásokon), így a fajok niche szűkebb, ez elősegíti a fajképződést; a mérsékeltövi területek mind szezonálisan, mind geológiai időskálán változékonyabbak, így kevésbé fajgazdagok lesznek. Ennek kritikája, hogy túl sok a kivétel a klíma stabilitás – magas fajdiverzitás összefüggés alól! Sokszor van alacsony fajszám stabil környezetben (pl. trópusi hegytetők) Sok, magas diverzitású élőhely szezonális klímával bír pl. több trópusi, szezonális csapadékú régió (Brown és Lomolino, 1998).

Hogy határozottan állást lehessen foglalni ahhoz szükséges lenne a fajok ökológiai igényeinek ismerete, a lokális viszonyokhoz való adaptációs képességük (fenotípusos plaszticitásuk), a terjedési képességük sebességének ismerete. Sok, érdekes kérdés....

## 2. témakör:

*“A második témakörben élőhelyek minősítéséről van szó ászkaegyüttesek alapján .... nagy természetvédelmi potenciálja van”*

A habitat minősíthetőségének alapja az adatok módszeres gyűjtése. Ez a gyűjtések eredményei mellett jelenti az élőhelyek háttéradatainak regisztrálását, azok fontosságát is. Mindezekhez szempontot ad a disszertációban ismertetett adatlapunk, aminek részleges kitöltése is nagy segítséget nyújt az értékeléshez. Meggyőződésem, hogy mindez jól felhasználható lenne

természetvédelmi szempontokból. Az adatlap ötlete az angol ászka biomonitring klasszikus példája alapján született (Monks Wood Exp. Station tevékenysége).

**3. témakör**ről opponensem ezt írta: *“A harmadik, ökomorfológiai és ökofiziológiai kérdésekkel foglalkozó témakört különösen érdekesnek és fontosnak találom.”*

*“ökomorfológiai és ökofiziológiai kérdések” ... “Inter- és intraspecifikus mikromorfológiai és szövettani vizsgálatok alapján kiderült, hogy a vizsgált szervek (kutikula, légzőszerv) alakulása jól megfeleltethető a populációk nedvesség-toleranciájának és habitat-választásának.”*

Opponensem (azt is mondhatom, opponenseim!) pozitív megerősítése az ökomorfológiai irány létjogosultságára, fontosságára meghatározó visszajelzés számomra. Meggyőződésem szerint ez az interdiszciplinális megközelítés eddig kutatásaink evolúciós aspektusának hiánya volt és szükségszerűen meg kellett jelenjen. Csak hát ehhez is “kell egy csapat”, ami Tanszékünkön egy időre adott volt. Ha módom lenne rá, valószínűleg ebben az irányban mennék, szervezkednék tovább, erősítve az ökológiai, a populációk és környezetük kapcsolatát magyarázó ismereteinket. Opponensem megjegyzésére válaszul elmondhatom, hogy görög kollégáim dolgoznak a fajok molekuláris genetikai jellemzésén, a filogenetikai összefüggések feltárásán.

Opponensem következő megjegyzésére: (*“...ebben a fejezetben találunk egyes ökotoxikológiai kérdéseket is megválaszoló kutatási eredményeket ... Bár értékes eredményekről van szó, ezek a kutatások kevésbé függenek össze egymással és kisebb területeket ölelnek át, mint az értekezés többi témái”*) A fluktuáló asszimmetria és az ökotoxikológiai vizsgálat megjelenését a fejezetben azzal tudom védeni, hogy a környezeti stressz apropóján feltétlenül szót kell ejteni a környezetszennyezés, így a nehézfémek populációkat befolyásoló lehetséges hatásáról is. Persze, ez a téma egy felvillantásnál sokkal többet érdemel, de nem éreztem úgy, hogy nagyon kilógna a gondolatmenetből. Annál is inkább, mert ennek kapcsán tudtam példát hozni saját munkáimból a környezeti stresszfaktorok populációk morfológiai és vitális jellemzőire gyakorolt hatására.

**4. témakör**: *“a negyedik nagy témakör egyes, a populációk struktúrájával és dinamikájával kapcsolatos kérdéseket tárgyal”*

*“a populációk struktúrájával és dinamikájával kapcsolatos kérdések” “a szaporodási stratégiákkal kapcsolatos összefoglaló egy önálló review-cikket is megérne”* Örömmel jelentem, hogy ez a javaslat megvalósulni látszik, miután a Springer kiadó tervezi egy, a szárazföldi ászkákról szóló könyv kiadását, aminek társszerzője lehetek egy fejezet erejéig. De ha ez nem valósulna is meg, életem azon szakaszába értem, amikor tudományos közlési vágyamat review cikkekben, esetleg könyvfejezetekben, netán könyvben tudom kiélni (ha lesz rá elég időm...).

A populációs stratégiák tipizálásához még sokkal több, az egyes fajok “life history”-ját feltáró esettanulmányra lenne szükség mind fajok allopatrikus populációin, ill. szümpatikus együttélő fajok esetén, legalább egy, de inkább több aktivitási perióduson át. (Félek, ez részemről már csak vágyálom marad.) Meggyőződésem, hogy megállapíthatók fő típusok, amelyekre

disszertációmban is céloztam (5.1.1. fejezet). Ezek természetesen bizonyos flexibilitási határokon belül (fenotípusos plaszticitás?!) érvényesek. De ez már átvezet a feltett kérdések egyikéhez is...

Opponensem konkrét kérdéseire az alábbiakban fogalmazom meg válaszaimat.

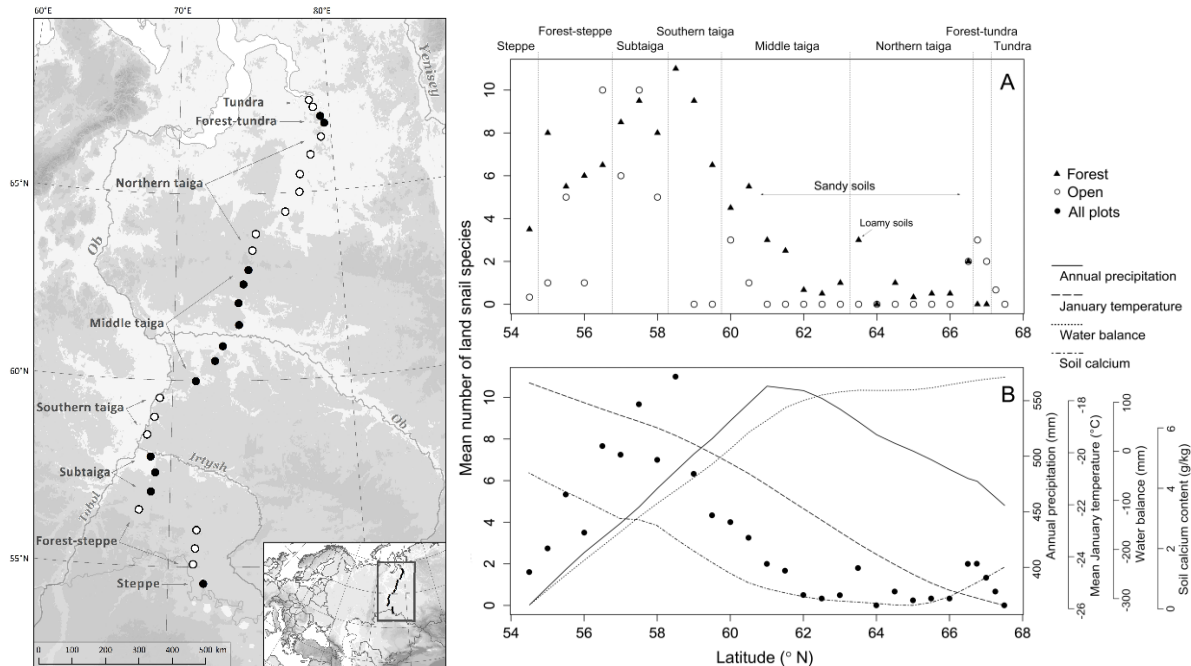
1. kérdés: “*Kimutatta, hogy Európában az ászkarákok fajsza ma délről észak felé haladva egyértelmű csökkenést mutat. Ez a csökkenés a legtöbb, nagy-fajsza mû család esetében is így van. Mi a véleménye, milyen háttérmechanizmusok okozhatták/ják ennek a mintázatnak a kialakulását? Mennyiben hasonló a szárazföldi ászkák európai skálájú fajsza m-mintázata más hasonló epigeikus makrogerinctelen csoportokéhoz?*”

Az eloszlási mintázatot számos háttértényező határozza meg. Így köztük a földtörténeti okok, az adott faj/csoport természetes terjedési módja, jellemzői, terjedési stratégiák, ökológiai faktorok [biotikus interakciók megléte – hiánya (“üres niche?!”)], szaporodás módja (ld. pl. parthenogenetikus fajok előnyei), emberi tényezők (behurcolás, urbanizáció, homogenizáció).

Fontos megemlíteni Európában a negyedkori jégkorszak hatásait. Tudjuk, hogy az összefüggő szárazföldi jégborítás határait a magas hegyek jelentették. Jégborította területeken, a jég alatt talajfauna nem létezhetett. Tehát a mai elterjedés a fent említett tényezők hatásának eredménye kell legyen. Azt is tudjuk, hogy a valódi talajállatok vagilitása elég korlátozott. Bár a talajfelszínen mozgó fajok lehetnek gyorsabbak. Dolgozatomban is említettem az *Armadillidium vulgare* É-amerikai terjedésének példáját (3. fejezet, 37. oldal, 3.1. ábra), ami -a történelmi időkben- egy ugásszerű terjedést (Európából É-Amerikába hajók ballasztjával) követő diszperziós módon mára egész É-Amerikában elterjedt, a Ny-I parton natív fajokat kiszorítva (Heinzelman et al. 1995).

A példák sorában elsősorban a gilisztákat, páncélosatkákat, vagy a méretben, életmódban leginkább hasonló csigákat, ikerszelvényeseket említeném. Az ikerszelvényesekről ismerek konkrét fajsza m adatokat. Ez beleillik az ászkákról kirajzolódott fajsza m csökkenési grádiens képébe (pl. Olaszország: ~470; Magyarország: 107; Nagybritannia: 50; Dánia: 37 faj).

Találtam egy érdekes, és friss tanulmányt a szárazföldi csigákról (Horsák & Chytrý, 2014), ami Eurázsia vonatkozásában, földrajzi léptékben, egy 1480km hosszú D-É irányú transzekt mentén, 8 növényzeti zónát keresztezve vizsgálta a fajsza meloszlást. Az értékelés elsöre meglepően egy unimodális eloszlási görbét eredményezett, aminek legmagasabb értékei a szubtajga és a déli-tajga zónák területére esett (57 és 59°N között; szubkontinentális diverzitás hot-spot; ld. ábra). Háttértényezőkként a szárazság, illetve a hideg hőmérséklet adódott a két legfontosabb befolyásoló tényezőnek. A szerzők véleménye szerint a “*water-energy dynamics*” hipotézis érvényesül a mintázatban. Magam is a klíma/energia hipotézis létjogosultságát hangsúlyoztam disszertációmban a szárazföldi ászkarákok fajai eloszlási mintázatának kialakításában.



Szárzsföldi csigák latitudinális diverzitás mintázata. Az ábrák Horskák és Chytrý (2014) publikációjából származnak.

2. kérdés: “A döntéshozóknak egyre nagyobb szükségük van szabványokra. Nem gondolkodik-e egy, a Nemzeti Biodiverzitás-monitorozó Rendszer (NBmR) füzeteinek sorozatába illeszthető anyagon? Mi a szakmai véleménye és mit gondol a technikai, valamint tudománypolitikai megvalósíthatóságról? Lehetségesnek látja-e kidolgozott módszereinek európai, vagy még nagyobb szintű kiterjesztését?”

Amennyiben erre igény lenne, szívesen dolgoznék egy, az NBmR-be illeszkedő javaslaton. De egy ilyen rendszer használatához szerintem feltétlenül szükség lenne a biomonitöring rendszer tervezésekor anno született javaslatok megvalósulására. Itt gondolok arra, hogy kiépülne egy intézményi rendszer (pl. nemzeti parkokhoz kapcsolódóan), ahol a NBmR protokollja szerint gyűjtött adatok, anyagok feldolgozása történik egy szakértői stáb koordinálásában. Számomra ilyen volt a néhai (1960-2009) Monks Wood Experimental Station Angliában. Ászkák esetében a terepen gyűjtött anyag határozása és természetvédelmi értékelése itt történhetne. Őszintén megvallva egy ilyen professzionális rendszer kiépülésének napjainkban nem látom esélyét.

Egyébként az értékelési szempontok (TINI, ARI) univerzálisak, globálisan alkalmazhatók, de régióként, faunáként adaptálni kell az ott megjelenő fajokra és a régióban jellemző tulajdonságaikra tekintettel. Pl. egy, a mediterráneumban autochton/natív faj lehet másutt behurcolt, így más minősítést, pontszámot kaphat (pl. Magyarországon a *Porcellionides pruinosus*).

3. kérdés: *Véleménye szerint milyen háttérváltozók tehetik lehetővé, hogy ritka, magas természetességi értékkel jellemzett ászkafajok is állandó populációkat hozhatnak létre városi körülmények között?*

Az ászkafajok populációinak túlélését viszonylag kis területek is biztosíthatják, akár városi körülmények között is. Előfordulásuk rendszerint aggregált. A túléléshez az állandó nedvesség ('hidrologic refugia' vagy 'hidrologic shelter' hipotézis; McLaughlin et al. 2017) és hőmérséklet viszonyok mellett a zavarás hiánya is szükséges. A táplálék jellemzően nem limitáló tényező. Zöld területeink, parkjaink kíméletes kezelése elősegítené megmaradásukat. A budapesti példa azt mutatja, hogy a nagyobb városokban az igényesebb fajok már eltűntek, közeli fajforrás híján nem várható a visszatelepülésük. Bár ezt elő lehetne segíteni, funkcionális szempontból nincs nagy jelentősége. Szerepüket (lebontás, táplálékforrás....) a jó alkalmazkodó képességű, un. közönséges fajok is betöltik.

4. kérdés: "A 'pace-of-life' hipotézis szerint stresszorok hatására korábban következnek be az ivarérés és az egyedek rövidebb életűek lesznek a stresszmentes környezetben élő azon fajtaiknál, amelyek ivarérése később következik be és hosszabb ideig élnek. Érvényes-e ez a hipotézis a szárazföldi ászkarákok körében is? Tapasztalt-e ilyen jelenséget a saját kutatásai során?"

A 'pace-of-life syndrome' (Réale et al., 2010) kifejezésre (eddig) nem találtam magyar megfelelőt. Magam leginkább talán "életmenet tempo/életritmus szindróma"-nak nevezném, de lehetne a "pace" egyéb magyar jelentéseivel is operálni, mint pl. sebesség, iram...

Maga a 'pace-of-life szindróma' (POLS) hipotézis jelentése úgy foglалható össze, mint ami azt mondja ki, hogy egy faji populáció egyedeinek viselkedése összhangban kell legyen azok morfológiai, fiziológiai és életmenet jellegeivel egy lassú – gyors életmenet tempó ('pace of life') kontinuum mentén.

Rövidebben, definíciószerűbben:

"Pace-of-life syndromes: a framework for the adaptive integration of behaviour, physiology, and life history" (Dammhahn et al. 2018)

Természetesnek adódik, hogy vissza kell lépni az életmenet jellemzők, életmenet típusok szintjére, és különösen a S. Stearn által 1992-ben megfogalmazott demográfiai teóriához (Stearns 1983, 1989, 1992). Míg Pianka (1970) és Grime (1977) életmenet stratégia felosztásai a habitat – életmenet jellemzők direkt összefüggéseit csoportosítják, addig Stearns az előbbieket közti megfeleléseket a halálozáson keresztül elemzi. A "gyorsan élni, fiatalon meghalni" alapelv értelmezésében, ahol a "fast – slow" kontinuum mentén a "fast" a kis testméretű, rövid életű, gyorsan/korán szaporodó fajokat (populációkat - egyedeket?!) jelenti, azaz a hangsúly a szaporodáson van a túlélés kárára míg a "slow" a nagyméretű, hosszú életű, lassan szaporodó fajokat, ahol a túlélés a fontosabb a szaporodásnál. Számomra ez az r – K kontinuummal összeegyeztethető, annak új nézőpontból való kiterjesztése. Ugyanígy a "pace-of-life" koncepció is involválja a korábbiakat, véleményem szerint azoknak egy komplexebb, kiteljesedettebb, több új szemponttal, új nézőpontból való megközelítése. Ha úgy tetszik, mind a jellegekben, mind azok mélységében finomabb skálájú megközelítés. Újabb nézőpont, újabb dimenziók hozzáadása a korábbiakhoz, amik persze eddig is léteztek, hatottak, legfeljebb nem ismertük fel, nem foglalkoztunk velük. Így egy teljesebb kép áll elő, ahol a jellegek ("trait") közötti cserekapcsolatok ("trade-offs") bővülnek az egyedi szintű viselkedésbeni jellegek, és az azok közötti összefüggések jellemezhetőségével, csoportosíthatóságával. A POLS hipotézis magában foglalja, hogy cserekapcsolat ("trade-off") áll fenn a viselkedési és a fiziológiai (metabolikus, hormonális, immunológiai) jellegek és a szaporodás között, azok összekapcsoltak a jelen és jövőbeni reprodukcióval (Montiglio et al., 2018).

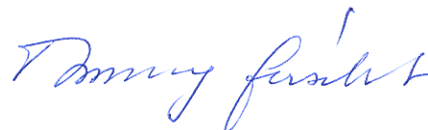
Ami a teresztris ászkarákokat illeti, konkrétan a POLS-t igazoló, vagy cáfoló vizsgálatról nem tudok. Ami a személyiség ('personality') jellegeket illeti, tudom, vannak magyar úttörői a témának mind az ELTE-n ["Az egyedek közötti viselkedési változatosság (állati személyiség) ontogenezise és evolúciója"], mind a Debreceni Egyetemen. A témában tudományos eredmények, publikációk is születtek (ld. idézett irodalom: 'Personality' téma). Ugyancsak a személyiséget, az ászkák predátorral szembeni viselkedésének egyediségét modellezték és bizonyították Tuf és mtsi (2015), valamint Quadros és mtsi (2012). ("..... a large variability in tonic immobility behavior, even between closely related species, which seems to reflect a species-specific response to predators with different foraging modes....")

Opponensem kérdésének azon részére, hogy a "stresszorok hatására korábban következik be az ivarérés és az egyedek rövidebb életűek lesznek a stresszmentes környezetben élő azon fajtársaiknál, amelyek ivarérése később következik be és hosszabb ideig élnek" egy konkrét példát tudok felhozni ászkák esetében, ami holland kollégáktól származik, és már a címében benne van a kérdésre kapott válasz: "*Early reproduction and increased reproductive allocation in metal-adapted populations of the terrestrial isopod Porcellio scaber* (Donker et al. 1993)". A vizsgálat egy cinkkel szennyezett területen gyűjtött pinceászka esetében bizonyította, hogy "...in the terrestrial isopod *Porcellio scaber*, sampled from the vicinity of a zinc smelter, the body size was small and the brood size was large compared to isopods from a reference area."

Magam konkrétan erre irányuló vizsgálatot nem végeztem, de ide vonatkoztatható megfigyeléseim, indirekt eredményeim vannak. Pl. akár egy nőstény utódai is különbözően növekednek; miután az utódszám a nőstény méretétől függ.... Meggyőződésem, hogy lehetne korrelációt találni a stresszorok – növekedés – szaporodás között. Maguk az ászkák lehetnének jó alanyai az ilyen vizsgálatoknak, hiszen különböző életmenettel és változatos szaporodási stratégiákkal jellemezhető fajaik vannak.

Bízva abban, hogy kielégítően sikerült megválaszolni a bírálóm felvetéseit, kérdéseit, újfent megköszönöm a disszertációm értékelésére szánt idejét, energiáját, és elismerő szavait.

Tisztelettel,



Budapest, 2021. március 18.

.....  
(Hornung Erzsébet)



## Irodalmi hivatkozások

### LDG témájához:

- Brown JH, Lomolino MV 1998. Biogeography, 2nd Edition. Sinauer Associates, Sunderland, MA, 560 pp, ISBN: 0-87893-073-6
- Cardillo M, Orme CDL, Owens IPF 2005. Testing for latitudinal bias in diversification rates: An example using New World birds. *Ecology*, 86: 2278-2287.
- Gaston KJ 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature*, **405**: 220-227.
- Gongalsky KB Kuznetsova DM 2011. Fauna and population of woodlice (Isopoda, Oniscidea) of Abrau peninsula (the northwestern Caucasus). *Zoologitseskij Zurnal* **90**(8): 916-922.
- Heinzelmann, F., Crawford, C.S., Warburg, M.R., Molles, M.C. (1995) Microhabitat selection of *Armadillidium vulgare* in a riparian forest: Lack of apparent influence by leaf litter food quality. *Crustacean Issues*, 9 Balkema Publ. Rotterdam, Netherlands, 133–143.
- Hillebrand H 2004. On the generality of the latitudinal diversity gradient. *The American Naturalist*, 163:192-211.
- Horsák M, Chytrý M (2014) Unimodal Latitudinal Pattern of Land-Snail Species Richness across Northern Eurasian Lowlands. *PLoS ONE* 9(8): e104035. <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0104035#s3>
- Kuznetsova DM, Gongalsky KB 2012. Cartographic analysis of woodlice fauna of the former USSR. *ZooKeys*, 176: 1-11.
- Lomolino MV 2001. Elevation gradients of species-density: Historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography*, **10**(1) 3-13.
- Lucifora LO, García VB Worm B 2011. Global Diversity Hotspots and Conservation Priorities for Sharks. *PLoS ONE*, **6**(5), e19356.
- Mittelbach GG, Schemske DW, Cornell HV, Allen AP, Brown JM, Bush MB, ... & McCain CM 2007. Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology letters*, **10**(4), 315-331.
- Pianka ER 1966. Latitudinal Gradients in Species Diversity: A Review of Concepts. *The American Naturalist*, **100**(910): 33-46.
- Sfenthourakis S 1992. Altitudinal effect on species richness of Oniscidea (Crustacea; Isopoda) on three mountains in Greece. *Global Ecology and Biogeography Letters*, **2**(5): 157-164.
- Sfenthourakis S, Legakis A 2001. Hotspots of endemic terrestrial invertebrates in southern Greece. *Biodiversity and Conservation*, **10**: 1387-1417.
- Wiens JJ 2011. The causes of species richness patterns across space, time, and clades and the role of “ecological limits”. *The Quarterly Review of Biology*, **86**(2): 75-96.
- Wilson GDF 2008. Global diversity of Isopod crustaceans (Crustacea; Isopoda) in freshwater. *Hydrobiologia*, **595**: 231-240.

### Háttérváltozók szerepe

- McLaughlin, B. C., Ackerly, D. D., Klos, P. Z., Natali, J., Dawson, T. E., & Thompson, S. E. (2017). Hydrologic refugia, plants, and climate change. *Global change biology*, **23**(8), 2941-2961.

Isopoda - Pace-of-life/Personality:

- Donker, M. H., Zonneveld, C., & Van Straalen, N. M. (1993). Early reproduction and increased reproductive allocation in metal-adapted populations of the terrestrial isopod *Porcellio scaber*. *Oecologia*, 96(3), 316-323.
- Tuf, I. H., Drábková, L., & Šipoš, J. (2015). Personality affects defensive behaviour of *Porcellio scaber* (Isopoda, Oniscidea). *ZooKeys*, (515), 159
- Quadros, A. F., Bugs, P. S., & Araujo, P. B. (2012). Tonic immobility in terrestrial isopods: intraspecific and interspecific variability. *ZooKeys*, (176), 155.

Life history, Pace-of-life általános irodalom:

- Dammhahn, M., Dingemanse, N. J., Niemelä, P. T., & Réale, D. (2018). Pace-of-life syndromes: a framework for the adaptive integration of behaviour, physiology and life history. *Behav Ecol Sociobiol* 72, 62.
- Grime, J.P. (1977) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist*, 111, 1169–1194.
- Montiglio, P. O., Dammhahn, M., Messier, G. D., & Réale, D. (2018). The pace-of-life syndrome revisited: the role of ecological conditions and natural history on the slow-fast continuum. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72(7), 1-9.
- Pianka, E. R. (1970). On r-and K-selection. *The american naturalist*, 104(940), 592-597.
- Réale, D., Garant, D., Humphries, M. M., Bergeron, P., Careau, V., & Montiglio, P. O. (2010). Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1560), 4051-4063.
- Stearns SC (1983) The influence of size and phylogeny on patterns of cavariation among life-history traits in the mammals. *Oikos* 41:173– 187.
- Stearns SC (1989) Trade-offs in life-history evolution. *Funct Ecol* 3:259–268.
- Stearns SC (1992) The evolution of life histories. Oxford University Press, New York

'Personality' vonatkozású magyar kutatások eddigi publikációi:

- Horváth G., Garamszegi L.Z., Bereczki J., Urszán T.J., Balázs G., Herczeg G. 2019. Roll with the fear: environment and state dependence of pill bug (*Armadillidium vulgare*) personalities. *Naturwissenschaften*, 106 : 3-4. 7 (2019)
- Jablonszky M, Szász E, Krenhardt K, Markó G, Hegyi G, Herényi M, Laczi M, Nagy G, Rosivall B, Szöllősi E, Török J, Garamszegi LZ (2018) Unravelling the relationships between life history, behaviour and condition under the pace-of-life syndomes hypothesis using long-term data from a wild bird. *Behav Ecol Sociobiol* 72:52
- Sztruhala Sára Sarolta PhD hallg. Témája: a különböző abiotikus és biotikus környezeti tényezők hogyan hatnak az egyedek közötti és egyedeken belüli viselkedési változatosságra és azok kapcsolataira
- Urszán TJ, Török J, Hettyey A, Garamszegi LZ, Herczeg G (2015) Behavioural consistency and life history of *Rana dalmatina* tadpoles. *Oecologia* 178:129–140