

Válasz

Prof. Dr. Varga Zoltán
a biológiai tudományok doktora

opponensem kérdéseire, megjegyzéseire

Szeretném megköszönni bírálónak hogy ilyen elmélyülten foglalkozott disszertációmmal, és sok helyen továbbgondolta, kiegészítette mondandómat, ötleteket adva a kiegészítéshez, továbbfejlesztéshez. A bíráló megválaszolója során az ismerteken kívül sok új irodalom is a kezembe került. Ez feltétlenül épülesemre szolgált.

Megjegyzéseit, kérdéseit (dőlt betűvel, idézőjelben) azok ‘elhangzásának’ sorrendjében, az egyes fejezetekhez kötődően válaszolom meg.

1.Bevezetés

Mint disszertációmban is leírtam, az a címében is szereplő kulcsszavak köré szerveződött. Fő vezérfonala a különböző skálákon leírható mintázatok, az ezek mögött működő, feltételezhető háttérmechanizmusok, a fajok/populációk eloszlása és egyes életmenet jellemzők, stratégiák – elsősorban a szaporodás, ökológiai tolerancia, ökomorfológia– közti összefüggések lehetséges feltárása, közvetlen vagy közvetett bizonyítása. Valóban szerettem volna mindezt olvasmányosan közvetíteni, ezért választottam az opponensem által ‘monografikusnak’ nevezett formát. Remélem, a felépítés szerkezetét, gondolataim menetét, az egyes egységek közötti kapcsolatot jól tükrözi a bevezető 1.3.-as, és a felemlített 6.1.-es, összefoglaló, áttekintő ábra.

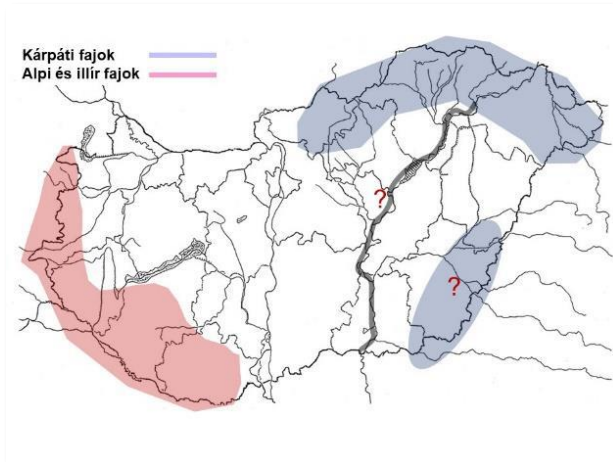
2.Mintázat a különböző skálákon

A fejezet a skála és mintázat hierarchikus egymásba ágyazottságát célozta bemutatni, szemléltetve, hogy az egyes skálák más-más ‘eszközökkel’, más-más szinten mutathatják be az eloszlás mintázatát és okait a faji szintű, biogeográfiai megközelítéstől a populációs szintű, ok-okozati összefüggésekig.

Bírálom megjegyzésével, hogy “*a feltártság jelentős mértékű növekedése ellenére, komoly akadály nagytájaink roppant egyenetlen feltártsága*” messzemenően egyet tudok érteni. A gerinctelenek akár globális, kontinentális vagy regionális elterjedtségének megrajzolásában egyes esetekben nagyfokú bizonytalanságot ad a nagyon eltérő feltártság vagy feltáratlanság. ténye. Ezt a tényt az ‘Európai fajgazdagság mintázat’ c. 2.1.1 fejezet elemzéseiben egy-egy ország kutatottságának ordinális skálán való osztályozásával igyekeztünk figyelembe venni, súlyozni. Azt találtuk, hogy a gyűjtési intenzitás szignifikáns hatással volt az eredményekre (pl. GLM elemzés, 14. oldal, 2.5. ábra; vagy a maximum barrier analízis 16. oldal, 2.8. ábra).

“Szinte ennek ellenére jelenik meg a kulcsfontosságú 2.12. ábrán egy roppant lényeges mintázat, és ennek rövid szöveges összefoglalása a 22. oldalon. Nem nehéz (és szükséges lett volna!) felismerni ennek a mintázatnak az alapvető egyezéseit azoknak a munkáknak az eredményeivel, amelyek a Kárpát-medence Lumbricidae, Gastropoda, Oribatida és Diplopoda faunaelemeivel foglalkoznak. Érdemes lett volna kitérni arra, milyen okokra vezethetők vissza a mintázati hasonlóságok, illetve milyen eltérések mutatkoznak a fenti, a talaj-bióta szempontjából releváns fenti csoportokkal. Szükségem tartom, hogy a T. jelölt a bírálatomra adott válaszában kitérjen ezekre a kérdésekre.”

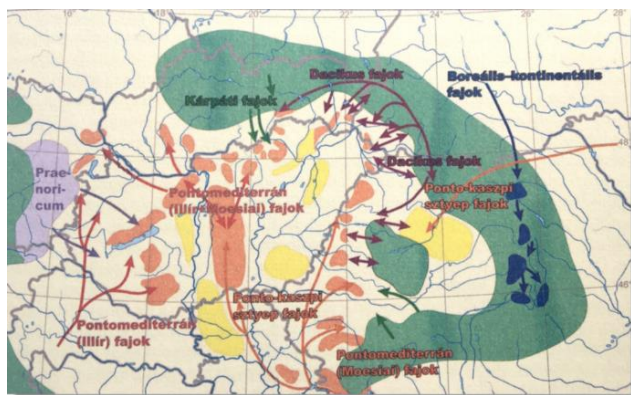
Készséggel elismerem, hogy kézenfekvő lett volna erőteljesebben párhuzamot vonnom más talajlakó, talajfelszínhez kötődő gerinctelen állatcsoportok elterjedési mintázatával, az e mögött álló, főként a Pleisztocén jégkorszak utáni terjedésével, visszatelepülésével, a Kárpát-medence jelen állatföldrajzi jellemzésével. De azt is tudom, hogy ez tovább növelte volna dolgozatom terjedelmét, és valójában nem is igen érzem magam e téren eléggé kompetensnek. Így megelégedtem a pusztán megállapítással. De most megpróbálom ezt a hiányosságot valamelyest pótolni. A disszertáció kérdéses 2.12. ábrája: A színező elemek földrajzi eloszlása Magyarország területén



jelen állatföldrajzi jellemzésével. De azt is tudom, hogy ez tovább növelte volna dolgozatom terjedelmét, és valójában nem is igen érzem magam e téren eléggé kompetensnek. Így megelégedtem a pusztán megállapítással. De most megpróbálom ezt a hiányosságot valamelyest pótolni. A disszertáció kérdéses 2.12. ábrája: A színező elemek földrajzi eloszlása Magyarország területén

Válaszomhoz úgy gondolom, párhuzamként legmegfelelőbb elsőként opponensem 2019-ben megjelent Biogeográfia c. könyvének

10.1.-es ábráját segítségül hívnom, ami összefoglalja a Kárpát-medence faunája kialakulásában érvényesülő állatföldrajzi hatásokat. Ebbe nagyon szépen beleilleszthető az általam bemutatott ábra tükrözte mintázat is.



Faunadinamizmus a Kárpát-medencében Varga Zoltán Biogeográfia (2019) c. könyvének 10.1. ábrája.

Azzal a megjegyzéssel is egyetértek, hogy nagytájaink egyenetlen feltártságának csökkentésével a kialakult kép is pontosítható, finomítható lenne. Erre utal 2.12.-es ábrámon a keleti határszél kérdőjele is. Feltételezhető, hogy a folyók mentén keletről, Erdély irányából további fajok

természetes betelepülése várható.

Gyakran említjük, hogy a Kárpát-medence a fajok terjedésének ‘útkereszteződése’ (‘cross road’), ‘olvasztótégléje’. Nagy állatföldrajzi egységek, zónák határai itt találkoznak. Mindez egyben egy gazdag, diverz faunával (és flórával) jár együtt. Nem véletlen, hogy –éppen opponensem

tevékenysége és javaslatai alapján is- Pannon biogeográfiai régió néven 2004-től önálló egységként szerepel Európa biogeográfiai térképén. A Pannon biogeográfiai régióban számos védendő olyan faj és élőhelytípus, ún. "pannonikum" található, ami unikum Európában. Jelentős az endemizmusok száma is.

Az állatcsoportok elterjedési mintázatában felismerhető sok hasonlóság, ami bizonyos törvényszerűségeket fed. A jelenség háttérében több tényező együtthatása ismerhető fel: így a terület földrajzi, topográfiai jellemzői, változatossága, mint a névadó Kárpátok félkörben ívelő, illetve az Alpok vonulata, ami a terület elzártságát jelenti, megszakítva a folyók áttörésével, ami sok esetben jelent útvonalat az élőlények terjedésének. Mindehhez hozzáadódik a speciális éghajlati hatás is. De jelentős befolyása volt a földtörténeti okoknak, így a jégkorszak hatásainak, az ezzel járó klimatikus változásoknak is. Azt mindenképpen ki kell emelni, hogy a Kárpát-medence a jégkorszak alatt is jégmentes volt, köszönhetően a Kárpátok a szárazföldi jég előrenyomulását megakadályozó gátjának. A legutolsó eljegesedés során (Würm, mintegy 20.000 évvel ezelőtt) Európában a fagymentes refúgiumokat a Pireneusi-, az Appenin- és a Balkán-félsziget jelentették. A Kárpát-medence talajlakó ízeltlábú-faunája elsősorban az Appennin- és a Balkán-félszigetről, illetve a Kárpát-medencén belüli refugium területekről népesülhetett és népesült be, másfelől a kelet felé kiterjedt füves síkságok, a kelet-európai és nyugatszibériai sztyeppék jelentettek fontos származási forrást. Nyugat felől, a főként atlanti elterjedésű fajok feltehetően a Duna mentén, vagy annak hordalékával érkezhettek.

A jégkorszak után az említett déli nagy refúgiumokból indult el északra a felszabaduló területek meghódítása, és hogy milyen sebességgel, az tükröződik a jelenlegi fajszám különbségekben is, ami részben oka az ászkákon bemutatott latitudinális fajszám grádiensnek is (a dolgozat 2.4. és 2.8-as ábrái; az utóbbiról a magas hegységek barrier jellege is leolvasható). Ugyanez kimutatható az ikerszelvényesekre (Diplopoda) is: míg Olaszországban a fajok száma kb. 470, addig Magyarországon jelenleg 107, Angliában mintegy 50 szabadban élő ikerszelvényesfajt ismerünk, közülük 8 antropogén környezetben is előfordul (Korsós & Lazányi 2020; Gregory szóbeli közlés), míg pl. Dániában mindössze 37 faj ismert.

Ami a bírálóm által hiányolt csoportokat illeti, mindegyikük jellemzője, hogy létük erősen függ az edafikus tényezőktől, kicsi a vagilitásuk az egyes taxonok esetén találhatóak mind párhuzamok, mind eltérések. Az emögé tehető magyarázatot a fajok terjedési módja, ökológiai jellege, életmenete, stratégiája, a refúgiumok konkrét helye adhatja.

A kérdéses csoportok tagjai vagy obligát talajlakók (endogeikusak), vagy a talaj felszínéhez kötődő, epigeikus fajok. Ez terjedési lehetőségüket, sebességüket, vagilitásukat alapvetően meghatározza. A talajállatok terjedésének gátat jelentenek a víztestek, az alkalmatlan talajok, a magas hegyláncok, és az ezekhez köthető klimatikus tényezők (de pl. a folyók ártere, hordaléka terjedési folyosó is lehet).

Ami az egyes hiányolt csoportok kérdését, állatföldrajzi lehetőségeit, az Oniscidea taxon Kárpát-medencei elterjedési mintázatával való hasonlóságát illeti, a következő tényeket, ismereteket tudnám felsorakoztatni, a teljesség igénye nélkül. Kiemelhető a színező elemek minden csoportban hasonló megjelenése, állatföldrajzi eredete.

Lumbricidae

A **gyűrűsférgék** esetében először Csuzdi és Pop (2007) munkáját említeném, ami hangsúlyozza a földigiliszták igen alacsony diszperziós képességét, és ennek velejáróit. Ehhez meghatározóan

hozzátévődnek a földtörténeti, klimatikus, kiemelten a negyedkori jégkorszak hatásait tükröző változások, amelyek eredményeként értelmezhetők az elterjedésbeni mintázatok. Kiemelhető az endemitások magas aránya (külön hangsúlyozható az Octrodilus fajok elterjedésének speciális képe areáik néhány 10-100 km²-ével.

A gyűrűsféreg fajok eredete a Csuzdi és Zicsi (2003) könyvében megjelenített biogeográfiai analízis szerint 11 típusba sorolható (amihez 2 tisztázatlan faj adódik hozzá). Közülük a párhuzam okán kiemelhető az alpi eredetű 10 faj, 5-5 kelet, ill. déli alpi eredettel, két illyr és két vindobonai, valamint 6 dáciai elemmel (ld. térképek), amik az ászkarák faunánk színező elemeinek elterjedésében kimutatott állatföldrajzi hatásokkal egyezők.

A fajok leszármazását, rokonsági kapcsolatait sok esetben molekuláris biológiai módszerekkel is igazolták (COI; rDNA).



Diplopoda

Az **ikerszelvényesek** legnaprakészebb értékelése 2020-ban jelent meg (Korsós & Lazányi). Az ászkarákokhoz hasonlóan, a magyar ikerszelvényes fauna is európai, mediterrán, alpi-atlanti kárpáti és endemikus elemekből áll. [Ez utóbbiak száma 10 fajról + 15 alfajról a legutóbbi revízió során mindössze két fajra korlátozódott (Korsós & Lazányi, 2020). Természetesen itt sem hiányozhatnak a szinantróp és üvegházi fajok.]

Az Oniscidea taxonhoz hasonlóan a Diplopoda csoportban is kimutatható a Kárpátok és a Tátra magas hegyeinek befolyása, keletről az erdélyi, míg nyugaton az alpi hatás. Több faj esetében feltételezhető a Duna, illetve Tisza folyók menti terjedés. A szinantróp és behurcolt fajok száma 13, ami a magyar fauna 12%-át jelenti.

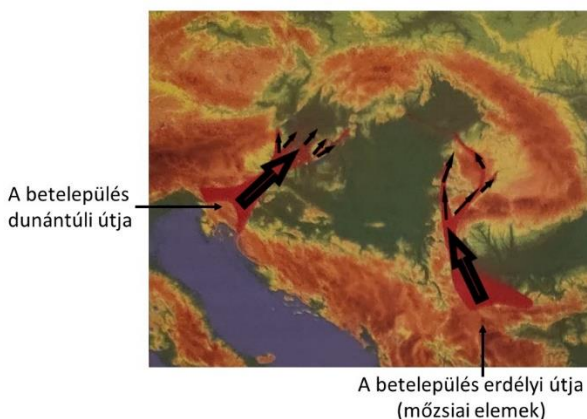
Oribatida

Mahunka Sándor, a MTTM 2007-es kiadású, "A Kárpát-medence állatvilágának kialakulása" c. kötetben megjelent munkája alapján (Oribatida A Kárpát medence páncélosatkái MTTM Bp 2007):

Mahunka összegzésében olvasható, hogy a Kárpát-medence Oribatida faunájának alapját a jégkor előtt is itt élt, azt átvészelő szilvikol, de az erdős sztyeppet is kedvelő fajok adják. Ezek alkotják a középhegységeink, és a magasbb hegyeink alsóbb régióinak faunáját.

Sok mediterrán jellegű, déli eredetű faj is igazolható. Az Oribatida fauna jellegét erősen befolyásolják a jégkor után, délről, két irányban (ld. ábra) bevándorló fauna elemek. De kimutathatók az endemikus fajok is. Tehát megállapítható, hogy a Kárpát-medence Oribatida faunáját nemcsak a bevándorló, hanem a jégkorszak alatt itt a refúgiumokban túlélő fajok, endemizmusok alkotják, amihez még fajképződés is járult.

Oribatida betelepülési irányok (Mahunka, 2007)

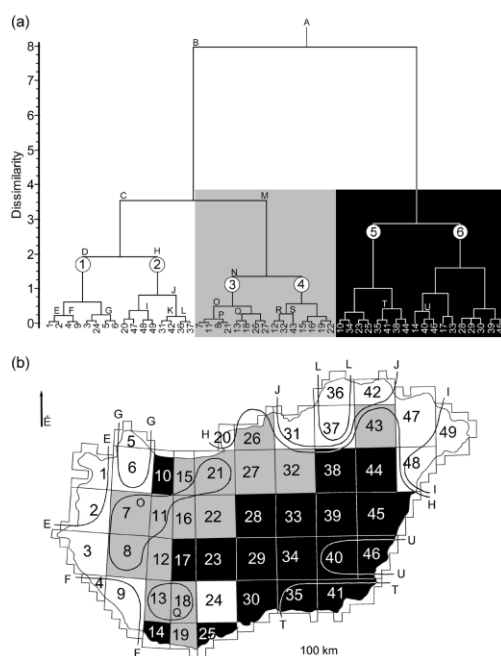


Gastropoda

És végül, a **csigák** legfrissebb, korszerű eljárásokkal elvégzett, objektív és látványos magyarországi állatföldrajzi elemzését Sólymos Péter PhD munkája (2005), illetve cikke (2008) adja.

A szerző egyértelműen tudta igazolni az É-Középhegységben érvényesülő kárpáti, a Ny-i határszáron az alpi, míg a Dunántúl a déli részén az illír hatást.

Az ábrán: Magyarország biogeográfiai felosztása az 50x50 km²-es térbeli egységekben előforduló csiga fajok alapján. A fő, az ábrán különböző színárnyalatokkal érzékeltetett cluster magok a nagy tájegységeinket jelentik. Ezen belül egyértelműen kirajzolódnak a finomabb egységek is. Megemlítesre érdemesnek tartom Soós Lajos (1943) könyvének “A Kárpát-medence Mollusca-faunájának általános képe” fejezetében tett, sokszor felemlített megállapítását, ami arra vonatkozik, hogy “Mollusca faunánk endemizmusa olyan váratlanul magasfokú, amilyen csak szigeti faunákat szokott jellemezni...” (453. old.).

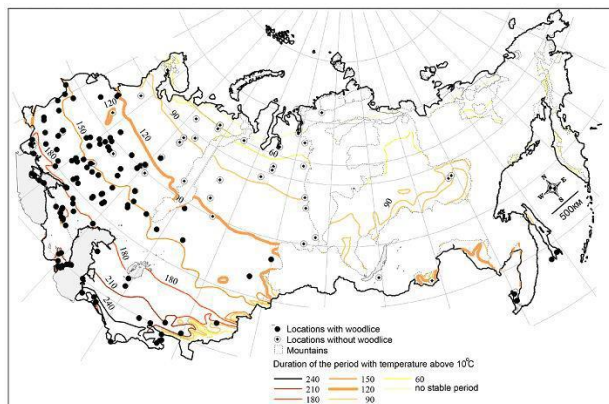


Opponensem következő felvetésére, kérdéseire, miszerint “A térbeli mintázatok további fontos kérdése, hogy ennek a szintjei mennyiben hierarchikusak ill. beágyazottak? Konkrétan fogalmazva: az adott szinten jelenség-szinten mutatkozó összefüggéseket mennyiben magyarázzák a mélyebb szintek, így a geográfiai szintet mennyiben magyarázzák a habitat, illetve életmenet-szintű összefüggések?” válaszom a következő.

Az egyes elterjedési egységek hierarchikus egymásba ágyazottsága törvényszerű. Ezen szintek egymásba ágyazottságára kiváló példa Sólymos Péter fentebb említett, csigákra végzett biogeográfiai analízise.

A geográfiai eloszlás a habitat szintű eloszlások pontjaiból rajzolódik ki, nem létezhet a faj “alacsonyabb” szintű, finomabb skálájú jelenléte nélkül. A habitat szintű megjelenés, amit az adott faj ökológiai igényei, életmenet jellegei tesznek lehetővé, így alapegysége a hierarchia bármely szintjén meglévő jelenlétnek, a szintek egymásba ágyazódnak. Persze ez nem jelenti azt, hogy a geográfiai elterjedési határokon belül a bármilyen típusú habitat benépesítése lehetséges.

Annak a felvetésnek a megválaszolásához hogy “a kontinentalitás és áttelelés kérdése (január-februári izotermák, áreahatárok, lásd: 2.2. és 2.8. ábra), illetve arra, hogy milyen összefüggések lehetségesek az elterjedési típusok és az ökomorfológiai típusok között?” a faji szintű ökológiai tolerancia, életmenet jellemzők ismerete lenne szükséges. Nem adható általánosított, csak faji szintű válasz, az is csak a fajok fenotípusos plaszticitásának figyelembe vételével.

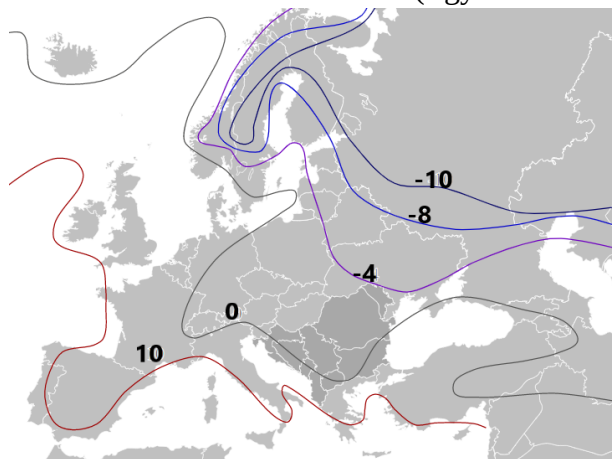


2.2. ábra: Az *Oniscidea alrend* fajainak ismert előfordulási adatai a volt Szovjetunió területén. Az üres körök azokat a helyeket jelölik, ahol gyűjtés volt, de fajok nem kerültek elő. (Az ábra eredetije: Kuznetsova & Gongalsky 2012)

É-i elterjedési határnak az évi 120 nap $>10^{\circ}\text{C}$ hőmérsékleti minimum adódott.

Ettől északra (tajga, tundra területek) eredménytelenek voltak a gyűjtések. Azt is megemlíteném, hogy ugyanebben a tanulmányban a fajgazdagság grádiens létét is igazolták a szerzők, ezzel megerősítve a saját, főleg Közép- és Nyugat-Európából származó adatsoromon kimutatott trendet. (Egyébként a legmagasabb fajgazdagságot az évi 180 és 201 napos $>10^{\circ}\text{C}$ izoklínok között találták.)

A kérdés megválaszolásához irodalmazva próbáltam beazonosítani és összevetni Vilisics és Terhivuo (2009) finnországi tanulmányának legészakibb elterjedési adatait. Arra a következtetésre jutottam, hogy az általuk legészakibb, természetes körülmények közötti előfordulást jelentő gyűjtési adatok (Åland szigete) megegyeznek a Kuznetsova & Gongalsky által említett határral, a kb. -10°C -os izotermával. Ennek valószínűsíthetően fiziológiai okai vannak.



A másik kérdéses ábra (2.8.) inkább a földrajzi barrierek (Pireneusok, Alpok, Kárpátok), a Pleisztocén jégkorszak nagy refúgiumainak földrajzi helyeit (Ibériai, Appenini félszigetek, Balkán) tükrözi, illetve a fajgazdagság jelenkori ismert mintázatát jeleníti meg. Tudjuk, hogy a

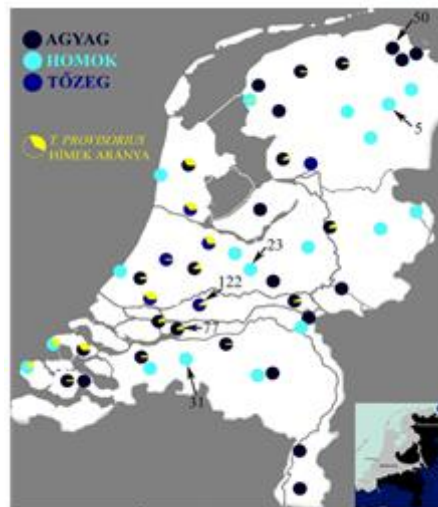
fajok terjedése jelenleg is folyamatban van, aminek a lehetséges északi határai változhatnak és változnak pl. a klímaváltozással is. Az is ismert, hogy például a parthenogenetikus fajok terjedése gyorsabb. Az ászkák közül erre példa lehet a *Trichoniscus* fajpár, a *T. pusillus* (parthenogenetikus; triploid) – *T. provisorius* (diploid; szexuális forma) elterjedése.

Tudott, hogy polyploid formák ellenállóbbak az abiotikus stresszel szemben, azokat szélesebb ökológiai tolerancia jellemzi. Extrém környezetben szelekciós előnyük van [Grebelnyi, 1996; Lundmark (2006)]. A *T. pusillus* fajról tudott, hogy magasabb az arányuk a pleisztocénben jég által borított területeken. Más taxonok parthenogenetikus formáiról is igazolt, hogy hatékonyabb kolonizálók [*Pycnoscelus surinamensis* & *P. indicus* (Parker & Niklasson, 1995)]

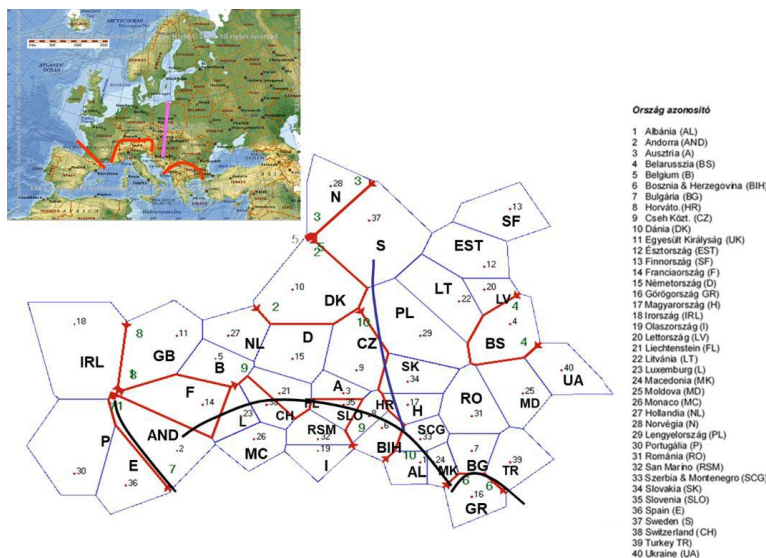
Egykori szakdolgozóm (Végh Attila) hollandiai Erasmus ösztöndíja alatt végzett munkája igazolta, hogy kis térbeli léptékben *T. pusillus* és *T. provisorius* kiszorítják egymást. Esetükben a niche elkülönülés meghatározó tényezője *T. pusillus* és *T. provisorius* között a talajtípus:

A *Trichoniscus pusillus* az ország egész területén elterjedt, míg a *T. provisorius* kizárólag a holocén eredetű alapkőzetben fordul elő; a *T. pusillus* esetében a polyploidizáció tágabb ökológiai toleranciát és jobb kolonizációs képességet eredményez. A *T. provisorius* jelenlétét limitálják a talaj paraméterei (pH, Ca-tartalom, víztartó képesség) (ld. ábra). A *T. pusillus* a környezeti változók széles skáláján megtalálja életfeltételeit.

A diploid *Trichoniscus provisorius* holocén eredetű alapkőzetben való korlátozott elterjedése szűk ökológiai toleranciájának tudható be.



A mintavételi helyek eloszlása és a *T. provisorius* hímek aránya a mintákban



2.8. ábra: A 'maximum difference barrier' elemzés eredménye: valódi barrier alakult ki a mediterráneum nagy félszigetei (Ibériai, Appenini, Görög) és a tőlük északra fekvő országok határán (fekete vonalak), míg egy jelentős barrier adódott Közép-Kelet Európában a nyugati és a keleti országok között (kék vonal), Magyarország – Szlovákia – Lengyelország tengelyjel.

A fajok elterjedését meghatározóan befolyásolják az abiotikus környezeti tényezők. A

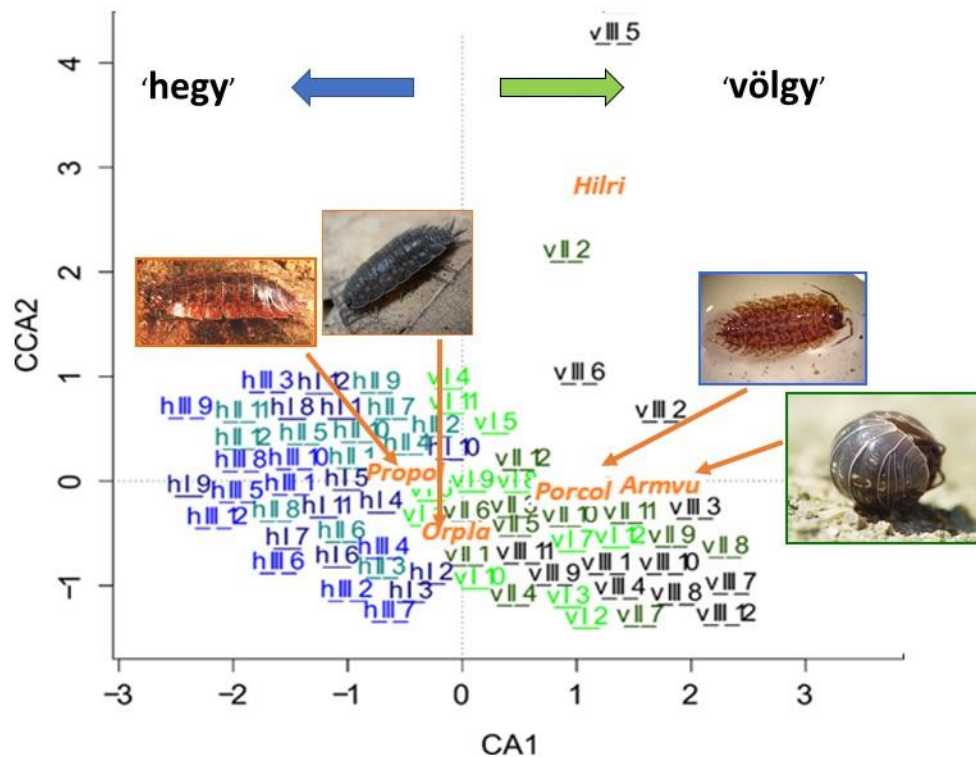
hőmérséklet és a nedvességviszonyok elterjedést korlátozó hatásával számos klasszikus és friss publikáció foglalkozik (Cloudsley-Thompson, 1959, 1988; Harding & Sutton, 1985; Warburg, 1987, 1993; Warburg *et al.*, 1984; Richardson & Araujo, 2015; Sfenthourakis *et al.*, 2020). A szárazság- és fagy-tolerancia az ászkarákok élettani folyamatai révén behatárolja a fajok potenciális előfordulási területét. A fajok ökomorfológiai típusai is összhangban vannak azok természetes terjedési lehetőségeivel, annak kereteit meghatározzák. Mások az endogeikus és mások epigeikus fajok, ökomorfológiai formák terjedési sajátosságai. Fontos megkülönböztetni a természetes és a valamilyen ágens által (pl. anthropogén terjesztés) történő terjedést. (Vizsgálatainkban pl. a Baltimore-ba behurcolt *Cetophiloscia cellaria*, vagy a Magyarországon a *Lasius neglectus* fajjal megjelent *Platyarthus schöblii* fajok. Megjegyzem hazai éghajlati viszonyaink mellett gyűjtöttem már hó alatt bomló avar melegében aktív fajokat, vagy találtam télire a talajban, pl. gyökerek mellett aggregálódott hibernáló egyedcsoportokat.)

Mint vizsgálatainkból is kiderült, a csapadék mennyisége és éves eloszlása hat a fajok aktivitására, így ezen keresztül diszperzójukra, kis és nagyobb skálájú terjedésükre (ld. 5.1.1. fejezet, 5.3. ábra). Ugyanígy a meszes alapkőzet jelenléte is meghatározó -de nem kizáró- tényező lehet a fajok megjelenésére (2.3. fejezet, 2.20. ábra). Az abiotikus tényezők közvetve – az egyes fajokra gyakorolt hatásokon keresztül – befolyásolják a taxon lokális fajgazdagságát.

“A munka komoly erényének tartom, hogy a habitat-mezohabitat skálájú vizsgálatokban a megszokott dendrogramok mellett láthatjuk a kanonikus korrespondencia-analízis (CCA) eredményeit is. Számomra ez sokkal informatívabb, bár a 2.19. ábra kicsiny mérete miatt nagyon zsúfolt!”

El kell ismernem a megjegyzés jogosságát, a 2.19. ábra nehéz áttekinthetőségét illetően. Nagyobb méretben tényleg szerencsésebb lett volna. De úgy véltem, a színek segítenek a lényegi mondanivaló megértésében, mármint, hogy a völgy, ill. hegy jellegű mintavételi helyek minden időszakban egyértelműen szétválnak. Az ábráról az egyes fajok preferenciája is leolvasható.

Az ábra kiegészítve, szemléletesebbé téve:



2.19. ábra: A korrespondencia analízis (CCA) grafikus ábrázolása: a fajok tér-időbeni megoszlása.
v – Alsó-Jegenye-völgy; h – Felső-patak-hegy; I-III – csapdacsoport száma; arab számmal a csapdázási időszak sorszáma
(Fajok: **Armvu** – *Armadillidium vulgare*, **Hilri** – *Hyloniscus riparius*, **Orpl** – *Orthometopon planum*, **Porcol** – *Porcellium collicola*, **Propol** – *Protracheoniscus politus*)

2.19. ábra: A korrespondencia analízis (CCA) grafikus ábrázolása: a fajok tér-időbeni megoszlása.

v – Alsó-Jegenye-völgy; h – Felső-patak-hegy;

I-III – csapdacsoport száma;

arab számmal a csapdázási időszak sorszáma

Fajok:

Armvu – *Armadillidium vulgare*, Hilri – *Hyloniscus riparius*, Orpl – *Orthometopon planum*, Porcol – *Porcellium collicola*, Propol – *Protracheoniscus politus*)

“Nagyon érdekesek a 2.3.2. alfejezet mikrodomborzattal kapcsolatos eredményei, itt azonban felhívnom a T. Szerző figyelmét arra, hogy hasonló összefüggést ugyanezen régió egy élőhelyén egy némileg mobilisabb csoportnál is kimutattak (Nagy, A. & Sóllymos, P. 2002. *Relationship between Orthoptera assemblages and microclimate in different exposures of a dolina*. – *Articulata* 17: 73–84.).”

Igen, Nagy Antal és Sóllymos Péter korai, egyenesszárnyúakon végzett vizsgálata úttörő a témában. Munkájuk igényes, részletes, nem csoda, hogy csak egy töbör esetében volt lehetőségük elvégezni. De ez is fontos módszertani eredményeket hozott (gradiens indexek a mikroklima komponensek különbségeinek számszerűsítésére). Szignifikáns korrelációt a hőmérséklet indexe és az Orthoptera együttes közösségi karakterisztikái között találtak. Nem véletlen, hogy a jóval kevésbé

mozgékony, és a nedvességre, mint kulcsfaktorra érzékenyebben reagáló ászkarákok esetében finomabb, zonális elkülönülést lehetett igazolni töbrökben az egyes fajok preferenciájával, tolerancia amplitudójukkal összhangban. [Fontos megjegyezni, hogy ez a vizsgálat, és az azóta a Bátori Zoltán (SZTE Ökológiai Tanszék) koordinálásával mecseki töbrökben készült felmérés általam feldolgozott ászkarák anyaga is igazolta a töbrök, mint az érzékeny fajok túlélésére menedékhelyként szolgáló mikroélőhelyek létjogosultságát, és így fontosságát, természetvédelmi jelentőségét.]

3. Fajok és élőhelyek természetességi minősítése

“Sajnos, az indexek bemutatásánál a felhasznált élőhelyek száma alacsonynak tűnik, és különösen kevés olyan van, ami természetesnek nyilvánítható. Jogosnak érzem azt a kérdést, hogy ez nem torzítja-e az eredményeket? Ezen kívül a fajok minősítését is tisztázandónak tartom, közelebbről azt, hogy van-e, illetve számszerűen mennyi az átfedés a „mediterrán” és a „behurcolt” kategóriák között?”

Opponensem felvetésére, kérdésére válaszolva elmondhatom, hogy a dolgozatban bemutatott példák sora a leírásuk óta bővült. Rendszeresen részt veszek a Magyar Biodiverzitás-kutató Társaság szervezte Magyar Biodiverzitás Napok eseményein, ami lehetőséget ad az Ország különböző pontjainak különböző habitatjaiban felvételezni (pl. Hajós, Csákányos, Szigetmonostor, Dömsöd, Börzsöny helyszínek). A fajok határozása mellett minden esetben elvégzem a talált fajok és habitatok természetességi értékelését a javasolt indexek alkalmazásával. Állíthatom, hogy azok minden esetben jól vizsgáztak.

A “mediterrán” és a “behurcolt” (‘introduced’) kategóriák esetében pedig azt tudom válaszolni, hogy a frissen, utóbbi 1-2 évtizedben kimutatott új fajokat -amelyek jellemzően emberi környezetben jelennek meg- mindenképpen behurcoltnak minősítem (pl. *Platyarthrus schoblii*, *Armadillidium nasatum*), míg a mediterránból, akár az embert követő diszperzióval elterjedt, hazánkban nemcsak anthropogén, de természetes élőhelyeken is megtelepült fajokat tekintem természetes, mediterrán eredetű elemeknek. Ha jól tudom, a megállapodás szerinti időintervallumot ennek a kérdésnek az eldöntésére a 100 év jelenti.

“Nagyon hasznos, hogy rámutat arra, milyen túlélési lehetőségei vannak az őshonos faunában az erdős területekhez közeli kertekben, bár erős kétségeim vannak, hogy ez hosszabb távon is így maradhat, különösen a budapesti vagy pécsi agglomerációs körzetben.”

Csak egyetérteni tudok bírálóm gondolatával. A városok terjeszkedése, élőhely fragmentációs hatásuk, az emberek környezetkezelő, “szépítő, rendcsináló” tevékenysége lassan visszaszorítja, vagy teljesen felszámolja az említett, túlélésre helyet adó sávokat, foltokat, megszünteti az esetleges ökológiai folyosókat, összeköttetést jelent az utánpótlást jelentő fajkészlethez. Mire megváltozna a szemléletmód, addigra valószínűleg nem lesz lehetőség a természetközeli fajok visszatelepülésére. Bár sok ilyen esetben az ún. közönséges fajok jelenléte is hasznos lehet, ha a funkcionális oldalról nézzük. Példák igazolják (ilyen Bécs; a dániai Sorø városa; a debreceni Nagyerdő), hogy ahol pl. a parkok kezelése “lazább”, és pl. az avart, korhadó, kidőlt fákat nem távolítják el, esélyt adva a talaj makrofauna túlélésére, visszatértek az ezekkel táplálkozó gerinces állatfajok is, amit főleg az ott táplálkozó madarak visszatérése tesz szemléletessé az erre figyelő lakosok számára.

4.Ökomorfológia – hosszú távú alkalmazkodás

Opponensemnek a fejezethez tett megállapítását, miszerint *“...a fejezet jelentősen túllép a korábbi publikációk során alkalmazott hagyományos morfológiai módszereken, és a kültakaróval, a légzőszervekkel, valamint a marsupiummal kapcsolatban számos korszerű módszerű vizsgálat eredményeit tartalmazza”* nagy örömmel olvastam. Valóban, PhD hallgatómmal, Csonka Diánával való együttműködés hozta ezeknek az izopodológiában eddig csak külön-külön használt módszereknek az összekapcsolását, együtt értelmezését. Meggyőződésem, hogy az általunk meghonosított ökomorfológiai vizsgálatok eredményeinek értelmezésével minőségi szintet léptünk, és több hazai, nemzetközi műhely munkájának összekapcsolása jöhetett létre [Ljubjanai Egyetem (Jasna Strus), Ulmi Egyetem Mikroszkópos Központ (Andreas Ziegler), ÁTE Anatómiai Tanszék (Halasy Katalin), MTM Növénytár (Buczko Krisztina)].

“Fontos összefüggéseket talált a pseudotrachea-rendszer finom struktúrája és a szárazságtűrés mértéke között is. Közöttük különösen jelentősnek tartom az intragenerikus összehasonlításokat, mivel itt érhető leginkább tetten a faji szintű alkalmazkodás. Az itt talált eredményeknek talán lehetnének még további folytatásai és nemzetközi közlési lehetőségei is a Terrestrial Arthropod Reviews-ban közölt, jól illusztrált összefoglaló tanulmányon (Hornung 2011) túlmenően is. Erre vonatkozóan érdeklődéssel várom a T. Szerző választát.”

Köszönöm a biztatást, és örömmel jelezhetem, hogy felkérést kaptam az Apple Academic Press [AAP] *“Invertebrate Physiology”* sorozatának (szerk. Saber Saleuddin) *“Crustacean Physiology”* kötete (szerk. Robert Roer) számára írandó fejezet elkészítésére, aminek munkacíme: *“Terrestrial adaptation of Crustaceans (The challenges of land adaptations and their solutions in terrestrial isopods)”* Ez a fejezet szándékaim szerint a szárazföldi adaptációban kulcsfontosságú morfológiai, fiziológiai evolúciós léptékű adaptációk lehetőségét, megvalósulását próbálja áttekinteni, összegezni.

Körvonalazódik egy másik könyvfejezet, a Springer kiadó gondozásában, ahol feladatom a teresztis ászkarákokról szóló könyv reprodukcióról írandó fejezete lenne.

Emellett terveim között szerepel néhány folyamatban lévő kézirat, és áttekintő tanulmányok, review-k készítése.

“Nagyon egyetértek a disszertáns nézetével, hogy az ökomorfológiai-anatómiai jelenségek egyben hosszú távú alkalmazkodást is jelentenek. Ha ez így van, akkor ennek az elterjedési típusokban is meg kell mutatkoznia. Bár találtam egy publikáció erejéig utalást arra, hogy ez valóban így van (Csonka et al. 2018), részletesebb kifejtését nem találtam, bár erre a 4.3.3. alfejezethez kapcsolódóan meglett volna a lehetőség. Érdekelne, hogy a legsikeresebben alkalmazkodott behurcolt, illetve a természetes viszonyok között is nagy áréájú fajok között mutatkoznak-e eltérések, vagy éppen hasonlóságok az adaptív értékű strukturális jellegekben?”

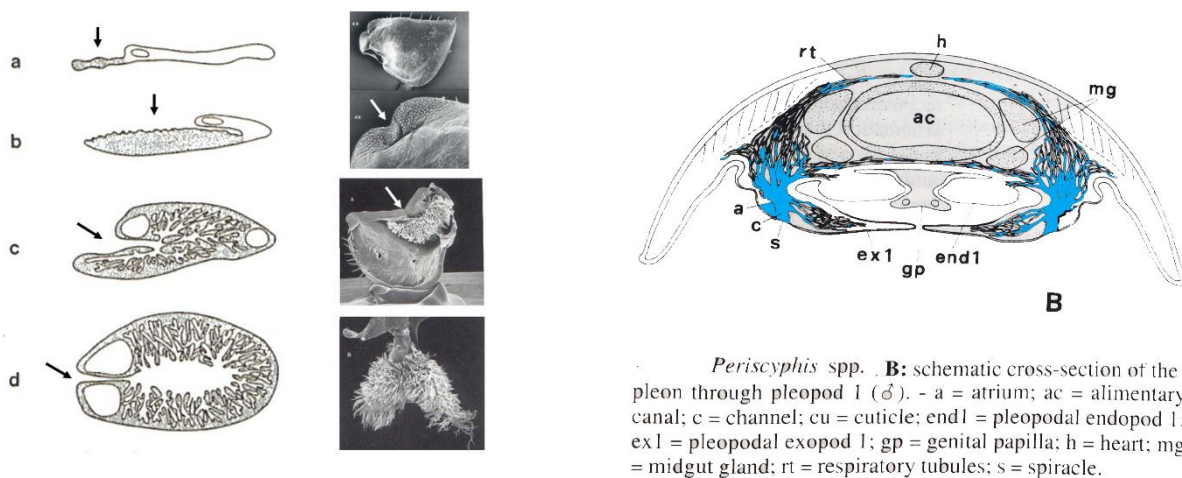
Ez is egy valóban izgalmas, és teljesen jogos kérdés. A 4.3.3. alfejezetben a *“Környezeti stressz lehetséges hatásai globális kitekintésben”* címmel lényegében csak az általunk is vizsgált toxikológiai vonatkozásokról írtam. Természetesen több vonatkozásban, több oldalról is lehetne

közelíteni. A környezeti stressz „túlélés – szaporodás” cserekapcsolatainak (‘trade-off’) alakulásáról, viszonyairól kandidátusi disszertációmban írtam az Ászkarákok szaporodási jellemzői és stratégiái, 1.3. Külső tényezők hatása a szaporodásra, a pete, lárva és juvenil szám alakulására, ill. az 1.4. Ooszorpció, mint védekezési mechanizmus részekben (III/1 fejezet 1.3, 1.4 alfejezetek). Itt csak az azután született eredményekről tettem rövid említést.

Ha evolúciós oldalról nézzük, a feltételezések szerint pl. a szárazföldi ászkarákok, és így légzőszervük evolúciós fejlődése több ágon, függetlenül, többször (legalább hatszor) kialakulva zajlott, a teresztrializációval párhuzamosan. Így többféle, konvergens megoldás született. A meglepően hasonló szerkezet kifejlődésének hajtóereje a funkcionális kényszer kellett legyen (pl. légjáratok átmérője, vízlepergető mikroszerkezetű felszín, perispirakuláris terület), de vannak különbségek amelyek inkább a konvergencia következményei (pl. Agnaridae, Porcellionidae spirakulumainak helyzete) (Schmidt & Wägele, 2001).

Megnyilvánul a homológia a légzőszervek helyében (pleopodit-exopodit), az alapszerkezetük hasonlóságában, az egyes fejlődési stádiumokban való folytonos jelenlétükben (Hoese, 1982).

Egyes monofiletikus családokban megtalálható minden evolúciós stádium, a légzőfelület hiányától a szabad légzőfelszínen át a zárt, tüdőszerű felépítésig: pl. Eubelidae (39 genus, 216 faj) (Ferrara et al., 1991), vagy az Armadillidae (80 genus, 700 faj) (Gruber & Taiti, 2004). Extrém fejlettséget mutat az Eubelidae család Periscyphis genus-a, ahol a pseudotrachea légcsövei a pleon és az utolsó pereonit üregeibe is behatolnak.



Tehát a kérdésre lényegében azt tudom válaszolni, hogy a legsikeresebben alkalmazkodott behurcolt, illetve a természetes viszonyok között is nagy áréájú fajok között nem feltétlenül mutathatók ki konkrét morfológiai azonosságok a légzőszervben. Funkcionálisan ugyanazt az eredményt különböző úton is elérhették. Itt inkább az egyes filogenetikailag közel rokon, azonos úton járó csoportokon, családokon belül érdemes vizsgálni, milyen megoldásokkal érték el ugyanazt, vagy közel megegyező élőhelyi toleranciát, elterjedésbeli sikert. Gondolok itt pl. a pseudotracheák számára (2, 3 vagy 5 pár), azok szerkezetére (uni-, polispirakuláris stb.), a marsupium szerkezetére (pl. cotyledonok száma), a kültakaró vastagságára, külső morfológiájára (felszíni struktúrák, glükoprotein bevonat, mirigyek megléte).

Véleményem szerint a nagy elterjedésű fajok között is vannak olyanok, amelyek úgymond “igényesebbek”, ökológiai tűrőképességük korlátozott, azaz lehetnek kvázi kozmopoliták, de akár szűk toleranciájú, sztenők típusok. Így pl. a hangyavendég *Platyarthrus* fajok, vagy az erősen nedvesség függő *Trichoniscidae* fajok (*Haplophthalmus*, *Trichoniscus*, *Androniscus* genus), amelyek megfelelő mikro-habitat elérhetőségével jelen vannak (pl. hangyafészkek, patakpartok, nedves élőhelyek), nagy areájú fajoknak tekinthetők.

5. Populációdinamika – Szaporodási stratégia – Életmenet

A populációdinamikai folyamatokat alapvetően meghatározó szaporodási stratégiák sokfélesége a teresztis ászkarákok körében különösen kedvenc területem.

A szárazföldi ászkarákok körében mind a *szemelpár*, mind az *iteropár* stratégia megjelenik. A két szélsőséges esetet tovább lehet bővíteni, illetve finomítani. Egyrészt mert találunk példákat *parthenogenetikusan* szaporodó, másrészt az iteropár típus finomítható az éven belüli populációs szintű szaporodási csúcsok száma alapján *uni-*, *bi-* és *multivoltin* szaporodásra, illetve vannak fajok, amelyek konstans körülmények között (labor, trópusok) folyamatosan szaporodnak, legalábbis populációs szintem. Az iteropár típuson belül felállíthatunk egy *fakultatív iteropár* kategóriát (jelen értekezés), amihez olyan fajok sorolhatók, amik képesek életükben többször szaporodni, de adott –szélsőséges- körülmények között csak egyszer teszik, így gyakorlatilag szemelpárként viselkednek. Különböző irodalmi adatok alapján az alábbi fajok hozhatók példaként:

Szemelpár

Ligia oceanica, *Schizidium tiberianum*, *Hemilepistus reaumuri*

Iteropár

- univoltin

Porcellium conspersum, *Protracheoniscus politus*

- bivoltin

Trachelipus difficilis rotundatus, *T. balticus*, *Ligidium hypnorum*

- bi-, multivoltin

Trichoniscus pusillus, *Porcellio dilatatus*, *Armadillidium vulgare*, etc.

- folyamatosan szaporodók (legtöbbször üvegházi, vagy labor körülmények között)

Porcellionides pruinosus, *Porcello scaber*, *Armadillidium nasutum*, *Agabiformius obtusus*, etc,

Fakultatív iteropár

Philoscia muscorum, *Porcellio ficulneus*, *P. laevis*, *Protracheoniscus politus*

Mindezek felül számításba kell venni az egyszeri – többszöri párosodás lehetőségét, az egyes fajokról bizonyított spermatárolás (pl. *Armadillidium vulgare*; ezzel együtt a spermakompetíció), illetve a rövid – hosszúnappalos szaporodási trigger lehetőségét.

Opponensem mindezekkel kapcsolatos kérdései:

(i) *melyek lehetnek a vizsgált ászkafajoknál azok az abiotikus stresszhelyzetek, amelyek „bet-hedging” típusú jelenségek, illetve fakultatív iteroparítás kialakulásához vezethetnek?*

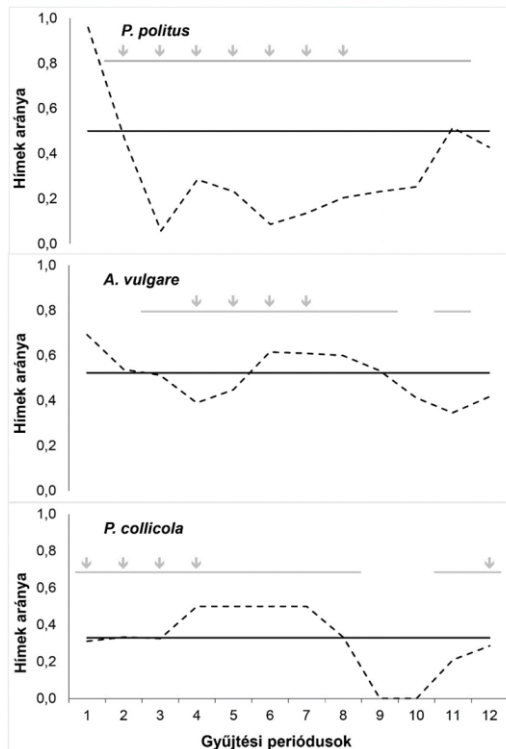
Ami az abiotikus stresszhelyzeteket illeti, itt egyértelműen a kulcsfontosságú nedvesség – szárazság (hőmérséklet) viszonyokat említeném. Természetesen a mikroklíma komponensek korrelációban vannak egymással és sok más tényezővel, így levezethető a komplex környezet hatása. Természetes, hogy a környezeti változók fluktuálnak, amit a populációk megszenvednek, és az egyedeik (adultak, de elsősorban a juvenilek) mortalitásában megnyilvánul a hatás erőssége. Steven Stearns (1976) szavaival az adultak ‘hedge their bets’, és pl. utódaikat úgymond megosztják időben a változó környezeti helyzetek között, ezzel a populáció egyedeinek mortalitási kockázatát csökkentve [pl. M. Warburg (2007) vizsgálata a Mt. Carmel *Salamandra infraimmaculata* populációján]. Hasonló célt szolgál a nőstény többszörös megtermékenyítése, poliandrikus szaporodási rendszere (pl. *A. vulgare*).

A fakultatív iteroparításra izraeli terepvizsgálatainkból tudom említeni a leglátványosabb példát, ami alapján ezt a fogalmat bevezettem: a *Porcellio ficulneus* faj ováriumának szerkezete alapján egyértelműen iteropár jelleget mutat. Két populációját összehasonlítva a mediterrán klímájú Carmel hegység populációja egyszer szaporodik (mindig azonos méretű egyedeket találunk az aktivitási időszak kezdetén, a méreteloszlás unimodális), míg a Golan fennsíkon mintázott populációban egyértelműen bimodális a méreteloszlás, ami különböző korú egyedekre és többszöri szaporodásra utal. Ezt hazai feltételezett fakultatív iteropár fajunknál (*Protracheoniscus politus*) boncolós vizsgálatokkal lehetne tisztázni.

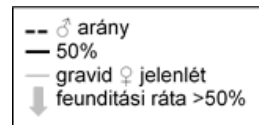
(ii) az együttesen előforduló, nagy denzitású fajoknál (lásd 100. o., solymári példa) voltak-e olyan ivararány-változások, amelyek kompetíció okozta stressz-helyzetre, illetve ezáltal kialakuló bet-hedging jelenségekre utalhatnak? Ezt a kérdést annál is inkább szükségesnek érzem feltenni, mert az értekezés 104. oldalának utolsó bekezdése azokat a reprodukciós változásokat említi, amelyek lehetőséget adhatnak a kompetíciós helyzetek elkerülésének.

Azt gondolom, célzott terepi vizsgálattal lehetne és kellene ezt a kérdést tisztázni. De a szimpatikus helyzetben élő fajok esetén kimutatott szaporodás időzítésbeni különbsége, elkülönülése (5.5. ábra: szürke nyilak) nekem azt sugallja, hogy ez már egy kompetíciós helyzet eredménye.

Az együttélő fajok szaporodás időzítését, és az ebben rejlő, a kompetíciót elkerülő lehetőséget az 5.5. ábra szemlélteti.

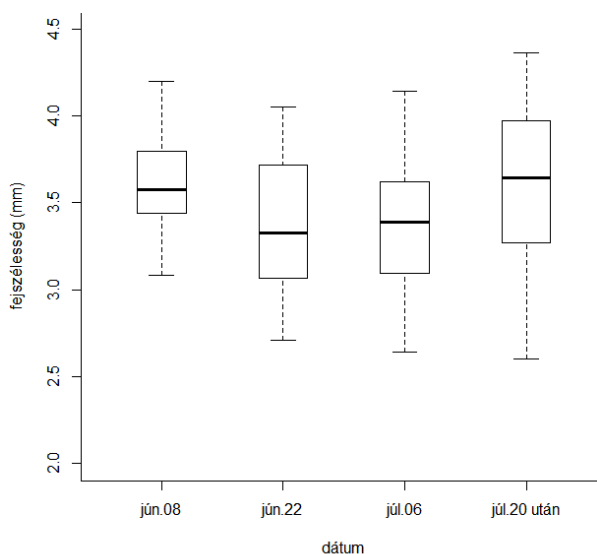


104. oldal, 5.5. ábra: Az *abundans* fajok (*Protracheoniscus politus*, *Armadillidium vulgare*, *Porcellium collicola*) ivararánya, szaporodó nőstények jelenléte a vizsgált időszak alatt (12x2 hét; 2013.04.19. – 2013.10.04)

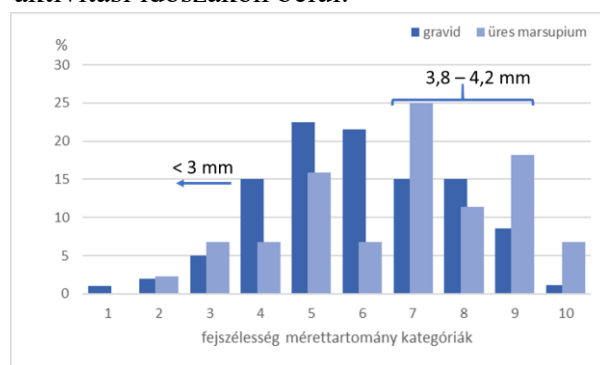


Ugyanígy a szezonálisan többszöri szaporodás (pl. *A. vulgare* többszöri, egymás utáni szaporodása, akár hím jelenléte nélkül is) is a 'bet-hedging' meglétére utalhat.

Véleményem szerint a 'bet-hedging' jelensége a populáció nőstény egyedeinek időben eltoltt szaporodási eseményeivel azonosítható (5.2.2. alfejezet ábrái). Pl. az *A. vulgare* példájáról szóló 113 oldal, 5.16.-as ábra boxplotjain látható a szaporodó nőstények időbeni méretváltozása, illetve a 114 oldal 5.18-as diagrammon, hogy míg a populáció nagyobb méretű (itt fejszélesség) egyedei már üres költőtáskával estek a csapdákbba, tehát min. 1 hónappal előbb kezdtek szaporodni, addig a kisebb méretűek még magukkal hordozták utódaikat.



5.16.-os ábra: A fejszélesség időbeni alakulásából arra is következtethetünk, hogy a nagyobb méretű nőstények képesek lehetnek újra szaporodni az aktivitási időszakon belül.



5.18.-as ábra

A nőstények graviditása Magyarország makroklimatikus viszonyai mellett általában március végén, áprilisban indul, és átlagosan egy hónapra tehető a marsupium megjelenésétől számolva (ezt a megtermékenyítés utáni ovarialis fejlődés, és egy vedlés előzi meg). A gravid időszak hossza a hőmérséklettől, megvilágítástól függ, annak emelkedésével csökken (ezzel a témával kandidátusi disszertációmban foglalkoztam). Itt is egy ‘trade off’ érvényesül, ami a hőmérséklet-megvilágítás és az utódszám összefüggését jelenti. A hímek %-os arányának alacsonyabb értékeit én inkább a szaporodási stratégiákban keresném. Az könnyen magyarázható, ha figyelembe vesszük, hogy egyes fajok hímjei több nőstényt is megtermékenyíthetnek, illetve a megtermékenyített nőstény képes a spermát tárolni, és több, egymást követő szaporodásban felhasználni (ez hazai fajaink közül eddig csak az *A. vulgare* fajnál bizonyított; a *Porcellio ficulneus*-nál a hím:nőstény arány 1:8). Így a hímekre a szaporodási időszak elején van szükség ott, ahol a szaporodás szemelpár, fakultatív iteropár, vagy iteropár univoltin. (További kérdés lehet, hogy a hímek a megtermékenyítés után csökkentik felszíni aktivitásukat, vagy esetleg elpusztulnak.)

6.25. ábra: Reproductive Potential Index (RPI) értékek alapján a fajok egy sztenodinamikus – eurodinamikus life-history grádiens mentén rendeződnek el.



Ami a földrajzi mintázatot illeti, az egyértelműen tükrözheti a makroklíma zonációját, az ezzel összefüggésben lévő fajon belüli méretkülönbségeket, a méretkülönbségből adódó utódszámot, 'clutch size'-ot, illetve az egyedi és időbeni mintázatot. A RPI index a méretre standardizált, azaz az ábrán lévő fajon belüli különbségek inkább a nőstény szaporodási, graviditási jellemzőinek klímafüggését jelezhetik.

Remélem, kielégítő válaszokat adtam a feltett kérdésekre. Egyúttal még egyszer megköszönöm Varga professzor úr gondos munkáját, megtisztelő és inspiráló véleményét.

Budapest, 2021. március 25.



(Hornung Erzsébet)

Idézett irodalom

- Cloudsley-Thompson, J.L. 1959. Microclimate, diurnal rhythms and the conquest of the land by arthropods. *Int J Bioclimatol Biometeorol B*, **3**: 1-8.
- Cloudsley-Thompson, J.L. 1988. Evolution and Adaptation of Terrestrial Arthropods, Springer, pp.135.
- Csuzdi, C., Zicsi, A. 2003. Earthworms of Hungary (Annelida: Oligochaeta, Lumbricidae). In: *Pedo zoologica Hungarica* (eds Csuzdi C., Mahunka S.) HNHM-HAS Systematic Zoology Research Group, pp.271
- Csuzdi, C., Pop, V.V. 2007. A Kárpát-medence földigilisztái. *Forró, L. A Kárpát-medence állatvilágának kialakulása. Budapest: Magyar Természettudományi Múzeum*, 13-20.
- Ferrara, F., Paoli, P., Taiti, T. 1991. Morphology of the pleopodal lungs in the Eubelidae (Crustacea, Oniscidea). pp. 169-175. In: Juchault, P. and J. P. Mocquard (Editors) *The Biology of Terrestrial Isopods. III. Proceedings of the Third International Symposium on the Biology of Terrestrial Isopods*. Poitiers, France. 10-12 July, 1990. Université de Poitiers, France. 221 pp.
- Grebelnyi, S.D. 1996. Influence of parthenogenetic reproduction on the genotypic constitution and evolutionary success of populations and species. *Hydrobiologia*, **320**(1), 55-61.
- Gruber, G., Taiti, S. 2004. Morphology of the respiratory apparatus in the family Armadillidae (Crustacea, Isopoda, Oniscidea). p. 63. 6th International Symposium on the Biology of Terrestrial Isopods. University of Aveiro. Aveiro, Portugal. Abstract Book. p 77.
- Harding, P.T., Sutton, S.L. 1985. Woodlice in Britain and Ireland: distribution and habitat. Huntingdon, Institute of Terrestrial Ecology. Abbots Ripton, Institute of Terrestrial Ecology, Lavensham Press, United Kingdom, 151 pp.
- Hoese, B. 1982. Morphologie und Evolution der Lungen bei den terrestrischen Isopoden (Crustacea, Isopoda, Oniscoidea). *Zoologische Jahrbücher*, Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere, **107**: 396 - 422.
- Korsós, Z. 1997. Az ikerszelvényesek (Diplopoda) faunisztikai és taxonómiai kutatásának helyzete és irányai Magyarországon. *Folia historico naturalia Musei Matraensis*, **22**, 85-98.
- Korsós, Z., Lazányi, E. 2020. Present status of the millipede fauna of Hungary, with a review of three species of *Brachyiulus* Berlése, 1884 (Diplopoda). *Opuscula Zoologica Instituti Zoosystematici et Oecologici Universitatis Budapestinensis*, **51**.
- Kuznetsova, D.M., Gongalsky, K.B. 2012. Cartographic analysis of woodlice fauna of the former USSR. *ZooKeys*, **176**: 1-11.
- Lundmark, M. (2006). Polyploidization, hybridization and geographical parthenogenesis. *Trends in Ecology & Evolution*, **21**(1), 9.
- Mahunka, S. 2007. A Kárpát-medence páncélosatkái. In. *A Kárpát-medence állatvilágának kialakulása. Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest*, 37-44.
- Parker, E.D., Niklasson, M. 1995. Desiccation resistance among clones in the invading parthenogenetic cockroach, *Pycnoscelus surinamensis*: a search for the general purpose genotype. *J. Evol. Biol.* **8**: 331-337.
- Richardson, A., Araujo, P.B. 2015. Lifestyles of terrestrial crustaceans. *The natural history of the Crustacea. Lifestyles and feeding biology*, 299-336.
- Schmidt, C., Wägele, J.W. 2001. Morphology and evolution of respiratory structures in the pleopod exopodites of terrestrial Isopoda (Crustacea, Isopoda, Oniscidea). *Acta Zoologica* (Stockholm) **82**: 315-330.

- Sfenthourakis, S., Myers, A.A., Taiti, S. 2020. Terrestrial environments. Ch 14. Pp. 359-388. In: Martin Thiel, Gary Poore (eds) Oxford University Press *Volume 8: Evolution and Biogeography*, Poore G. & Thiel M. (eds). (Oxford University Press)
- Sólymos, P. 2005. Természetvédelmi prioritások meghatározása Magyarország szárazföldi puhatestűinek elterjedési adatai alapján (Mollusca, Gastropoda). Doktori (PhD) értekezés, Debreceni Egyetem
- Sólymos, P. 2008. Quantitative biogeographic characterization of Hungary based on the distribution data of land snails (Mollusca, Gastropoda): a case of nestedness of species ranges with extensive overlap of biotic elements. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 54(3), 269-287.
- Soós, L. 1943. A Kárpát-medence Mollusca-faunája. Magyarország természetrajza sorozat, I. Állattani rész. MTA, Budapest, pp. 469 + 30 tábla
- Stearns, S. C. 1976. Life-history tactics: a review of the ideas. *The Quarterly review of biology*, 51(1), 3-47.
- Szanyi, S. 2012. A Pannon biogeográfiai régió életföldrajzi sajátosságai. *Acta Academiae Beregsasiensis*, 161-166.
- Varga, Z. 2018. Állatvilág. In: Kocsis, K. (ed.): Magyarország nemzeti atlasza. Természeti környezet. MTA, Budapest, pp. 104–111.
- Varga, Z. 2019. Biogeográfia. Az élet földrajza. Pars Kft, Nagykovácsi, pp. 610
- Vilisics, F., Terhivuo, J. 2009. Inspection on materials contributing to the knowledge of terrestrial Isopoda (Crustacea, Oniscidea) in Finland. *Memoranda Societatis pro Fauna et Flora Fennica*.
- Warburg, M.R. 1987. Isopods and their terrestrial environment. In *Advances in ecological research* (Vol. 17, pp. 187-242). Academic Press.
- Warburg, M.R. 1993. *Evolutionary biology of land isopods*. Springer Verlag Berlin Heidelberg, pp 159
- Warburg, M.R., Linsenmair, K.E., Berkovitz, K. 1984. The Effect of Climate on the distribution and Abundance of Isopods. *Symp. Zool. Soc. Lond.* **53**: 339-367.
- Warburg, M.R. 2007. The phenology of a rare salamander (*Salamandra infraimmaculata*) in a population breeding under unpredictable ambient conditions: a 25-year study. *Acta Herpetologica*, 2(2), 147-157.