

**Skála – mintázat – élőhelyválasztás – életmenet:
a szárazföldi ászkarák (Isopoda, Oniscidea) ökológiája**

MTA doktori értekezés

Hornung Erzsébet

a biológiai tudomány kandidátusa

**Budapest
2020**

SKÁLA – MINTÁZAT – ÉLŐHELYVÁLASZTÁS – ÉLETMENET: A SZÁRAZFÖLDI ÁSZKARÁKOK (ISOPODA, ONISCIDEA) ÖKOLOGIÁJA.....	1
RÖVIDÍTÉSEK.....	5
1. ÁLTALÁNOS BEVEZETÉS.....	6
2. MINTÁZAT KÜLÖNBÖZŐ SKÁLÁKON	10
2.1. Geográfiai mintázat (Európa -LDG)	11
2.1.1. Európai fajgazdagság mintázat	13
2.1.2. Biogeográfiai elemek latitudinális mintázata Európában	17
2.2. Regionális eloszlási mintázat (Magyarország, UTM skála)	19
2.2.1. Magyarország nagy tájegységeinek (régióinak) fajgazdagsága	21
2.2.2. Magyarországi élőhely típusok fajgazdagsága, fajkompozíciója.....	23
2.3. Habitat és habitaton belüli (mezo/mikro-habitat) szintű eloszlási mintázatok.....	28
2.3.1. Habitat, mezohabitat szintű skála	30
2.3.2. Mikroélőhelyi skála	33
3. FAJOK ELTERJEDÉSE, ÉLŐHELYVÁLASZTÁSA – FAJOK ÉS ÉLŐHELYEK TERMÉSZETESSÉGI MINŐSÍTÉSE.....	37
3.1. Elterjedés - Terepi adatlap – Országos Isopoda Adatbázis.....	38
3.2. Természetességi minősítés	38
3.2.1. Isopoda fajok természetességi indexe (Terrestrial Isopod Naturalness Index)	42
3.2.2. Élőhelyek minősítése Oniscidea fajegyütteseik összetétele alapján	45
3.3. Urbanizációs hatások	49
3.3.1. Városi Oniscidea fauna.....	50
3.3.2. Behurcolás, sikeres megtelepedés.....	64
3.3.3. Homogenizációs hatások	66
4. ÖKOMORFOLÓGIA – HOSSZÚ TÁVÚ ADAPTÁCIÓ.....	69
4.1. A magyar Oniscidea fauna ökomorfológiai értékelése	70
4.2. Hosszútávú (evolúciós) morfológiai adaptáció (kutikula, légzőszerv)	71
4.2.1. A tergít felszíni morfológiája.....	72
4.2.1. A kutikula vastagsága	75
4.2.2. A pseudotrachea szerkezete	77
4.2.3. A marsupium szerkezete.....	82
4.3. Stressz – tolerancia és annak ökomorfológiai háttere.....	84

4.3.1. A kiszáradástűrési összehasonlítása és összefüggése a kültakaró (kutikula) és a légzőszerv szerkezetével.....	85
4.3.2. Stressz – tolerancia – fluktuáló asszimmetria [FA].....	88
4.3.3. Környezeti stressz lehetséges hatásai globális kitekintésben	91
6. POPULÁCIÓDINAMIKA – SZAPORODÁSI STRATÉGIA – ÉLETMENET.....	92
5.1. Szimpatrikus fajok összehasonlítása	100
5.1.1. Az aktivitási denzitás és az ivararányok időbeni alakulása.....	100
5.1.2. Reprodukció jellemzők.....	103
5.2. Fajon belüli mintázatok.....	107
6.2.1. <i>Protracheoniscus politus</i> (C. Koch, 1841).....	107
6.2.2. <i>Armadillidium vulgare</i> Latreille, 1804.....	111
6.2.3. <i>Chetophiloscia sicula</i> Verhoeff, 1908	115
6.2.4. <i>Mesoniscus graniger</i> (Frivaldszky, 1865)	116
5.3. Reprodukció potenciál - Geográfiai mintázat	118
6. ÖSSZEGZÉS	122
7. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS.....	125
8. HIVATKOZOTT IRODALOM.....	127
9. FÜGGELÉK	146
9.1. Alaptáblázatok: F1 - F5.....	146
9.2. Terepi adatlap a 4. fejezethez.....	153
9.3. A disszertáció megírásához alapul szolgáló publikációk (fejezetek szerint):	154

Rövidítések

Ar – respiratorikus area (légzési felszín)
ARI – átlagos ritkasági index (Average Rarity Index)
ANOVA – Analysis Of Variance
ANP – Aggteleki Nemzeti Park
ÁNÉR - Általános Nemzeti Élőhely-osztályozási Rendszer
BES – Baltimore Ecosystem Studies LTER (Long Term Ecological Research)
(<https://baltimoreecosystemstudy.org/>)
CCA – kanonikus korreláció analízis (Canonical Correspondance Analysis)
DCA – detrendált korrespondencia analízis (Detrended Correspondance Analysis)
Dr – respiratorikus denzitás
FA – fluktuáló aszimmetria
FM - fénymikroszkóp
GLOBENET – Global Network on urban-suburban-rural gradients
GLUSEEN – GLoban Urban Soil Ecology and Educational Network
(<http://www.gluseen.org/>)
GLM – általánosított lineáris model
IndVal – indikátor érték (Indicator Value)
K_A – Arany-féle kötöttség
LDG – Latitudinális Diverzitás Grádiens
MDS – sokdimenziós skálázás (Multidimensional Scaling)
MRT/TöReFa - multivariate regression tree
ÖMT – ökomorfológiai típus
PAS – perjódsvas-Schiff hisztológiai festés
PCA – főkomponens analízis (Principal Components Analysis)
PSA – perispirakuláris terület
RH – relatív páratartalom
RPI – Reprodukív Potenciál Index (Reproductive Potential Index)
RRI – Regionális Ritkasági Index (Regional Rarity Index)
S – fajszám
SEM – pásztázó elektronmikroszkóp (Scanning Electron Microscopy)
TINI – szárazföldi ászkarákok természetességi indexe (Terrestrial Isopod Naturalness Index)
UI – Urbanizációs Index
UTM - Universal Transverse Mercator rendszer
ZIP modell – 'Zero-inflated poisson regression model'

*'Creepy cralies are the unsung heroes of the natural world,
and we know next to nothing about them'*
J. Lawton

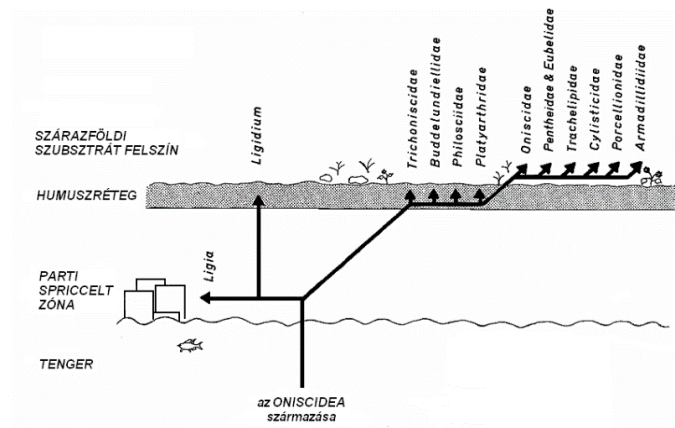
1. Általános bevezetés

Egy átlagember általában nem gondol arra, hogy a lába alatt lévő talaj nem holt geológiai képződmény, hanem élő rendszer, sokszor egy trópusi élővilágot meghaladó fajszámmal, összetett kapcsolatrendszerrel, nélkülözhetetlen funkciókkal. Ezen ökológiai alszisztéma dinamikus működése az emberi társadalom számára (is) fontos és nélkülözhetetlen *ökoszisztéma szolgáltatásokat* jelent. Nem véletlen, hogy a talajok és élőviláguk megismerése, védelme a globális ökológiai kutatások témájává vált (pl. Jones *et al.*, 2004; a legismertebb nemzetközi projektek pl. a Global Soil Partnership, Global Soil Biodiversity Initiative - <http1>, GlobalSoilMap.net – <http2>, Sino-EU Panel on Land and Soil – <http3>).

A talajbióta komplex biológiai közösség. A talaj kondícióiban egy kiegyenlített (hőmérséklet, páratartalom), de ugyanakkor finom skálán a táplálék és élőhely feltételek sokfélesége révén foltos környezetet jelent, ami legtöbbször a talajlakó, talajhoz köthető gerinctelen mikro-, mezo-, makrofauna tagok aggregált eloszlását idézi elő. A talaj minőségének jelzője lehet a faj- és a funkcionális diverzitás. Jellemző biótájára a funkcionális redundancia: sokféle organizmus látja el ugyanazt a feladatot. Mindez stabilitáshoz és rezilienciához vezet, azaz talajok a legkülönbözőbb tényezők mellett és zavarások után is képesek az 'ökoszisztéma szolgáltatásukat' ellátni. Mindezekben a fent említett folyamatokban, funkciókban egy fontos és nélkülözhetetlen elem a talajlakó makrogerinctelenek szervesanyag lebontásban közreműködő szaprotróf guildje, így a rendszerben ide tartoznak az általam modellként vizsgált állatcsoport, a teresztris ászkarák taxon (Isopoda: Oniscidea) tagjai is.

A címben szereplő '*skála, mintázat, élőhelyválasztás, életmenet*' kulcsszavak az ökológiában igen széleskörűen elterjedt, központi szerepet betöltő fogalmak, irodalmuk óriási. Így a túl tágnak bizonyuló témakörökön belül, praktikus megfontolásból, az irodalmi áttekintésben a fogalmak szükséges és elengedhetetlen általános megfogalmazásán, értelmezésén túl csak a szárazföldi ászkarákokra vonatkozó eddigi releváns eredményeket tekintem át.

Miért az ászkák?



Az ászkarákok Oniscidea alrendjének fajai a szárazföldi élőhelyek legsikeresebb meghódítói a rákok osztályán belül. Ökológiai igényeik szerint meglepően sokfélék. Életterük a tengerek parti régiójától a szárazföld belsejéig terjed, sőt, több génusz több faja a sivatagi körülményekhez is alkalmazkodott [ld. 1.1. ábra Schmalfuss (1975) alapján].

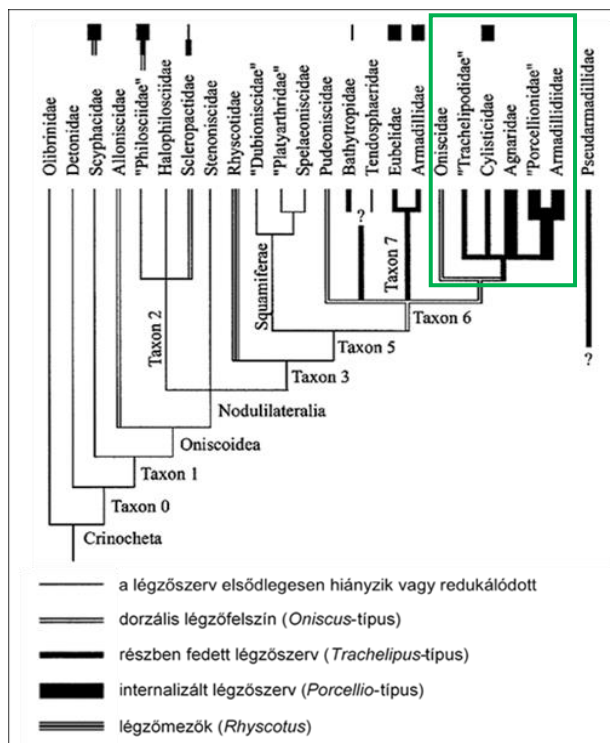
1.1. ábra¹: Az Oniscidea taxon család szintű megjelenése, szárazföldi adaptációja (Schmalfuss, 1975 nyomán)

¹ Az ábrák számozása: az elsőrendű fejezet (itt 1.) számozásához igazodik.

Egy 2014-es összesítés szerint fajszámuk 3710, amelyek 527 nembe és 37 családba voltak sorolhatók (Sfenthourakis & Taiti, 2015). Ez a szám azonban évről évre nő, egyre-másra kerülnek publikálásra újabb fajok, főként a korábban kevésbé kutatott régiókból (pl. Brazília: Campos-Filho *et al.* 2014, 2016, 2017 stb.), függően a taxonómusok számától, földrajzi működési területétől, avagy a területek feltártságától. [Az Isopoda rend össz fajszáma több mint 10 300-ra tehető (Wilson, 2008), az ászkák az óceáni mélységektől a szárazföldek magashegyeiig igen változatos élőhelyeket laknak.]

Az adaptációs stációk széles skálájának képviselői megtalálhatók az Oniscidea csoport tagjai között, a teresztrializáció kiváló modelljei, felsorakoztatva az ezzel kapcsolatos fiziológiai, morfológiai, ökológiai, viselkedés- és életmenetbeni módosulásokat (Edney, 1968; Warburg, 1968; Hornung, 2011). Alkalmazkodásuk legfőbb trendjei az evolúciós léptékű ökomorfológiai változások, mint a (1) *méretcsökkenés*; (2) *kültakarójuk felületének bonyolódása*: kinövések, függelékek formái, mennyiségi növelése; (3) az *összegömbölyödés* képességének kialakulása; (4) a *pszeudotrachea* ('tüdő'), mint légzőszerv kialakulása, evolúciós fejlődése (Cloudsley-Thompson, 1988; Edney, 1954; Hornung, 2011); (5) a legtöbb esetben *hát-hasi lapítottság*; (6) szárazföldi típusú, *zárt költőtáska*, amiben a gravid nőstények tojásaikat, majd fejlődő embrióikat, lárváikat azok megszületéséig magukkal hordozzák (Hoese, 1984; Hoese & Janssen, 1989; Hopkin, 1991; Hornung, 2011; Csonka *et al.*, 2015).

A pszeudotrachea, és a kültakaró morfológiája, működési alapelve is többféle fejlődési irányvonalat jelöl ki (Hoese, 1982, 1983; Schmalfuss, 1983; 1984; Compère, 1991; Csonka *et al.*, 2011, 2012, 2018). A légzőszerv evolúciós fejlődése több ágon, függetlenül, többször kialakulva, a teresztrializációval párhuzamosan zajlott (Hoese, 1981, 1982, 1983; Ferrara *et al.*, 1991, 1997; Paoli *et al.*, 2002; Gruber & Taiti, 2004; Taiti *et al.*, 1998; Schmidt & Wägele, 2001) (1.2. ábra).



1.2. ábra: A Crinocheta (Oniscidea) csoport morfológiai karaktereken alapuló törzsfája. A vonalak stílusa a légzőszerv szerkezeti tulajdonságait mutatja. Az általunk vizsgált fajok a bekeretezett csoportokba tartoznak (eredeti ábra: Schmidt & Wägele 2001).

A szárazföldi ászkarákok *viselkedésbeni adaptációinak* sokszínű megoldásai is segítik a szárazföldi életet. Ezek között populációs és egyedi szinten a napszakos, évszakos aktivitási mintázat említhető elsősorban, 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. A szükséges humiditás megléte fontosabb minden egyéb környezeti tényezőnél (mint táplálék, fény, hőmérséklet, oxigén ellátottság; Heeley, 1941).

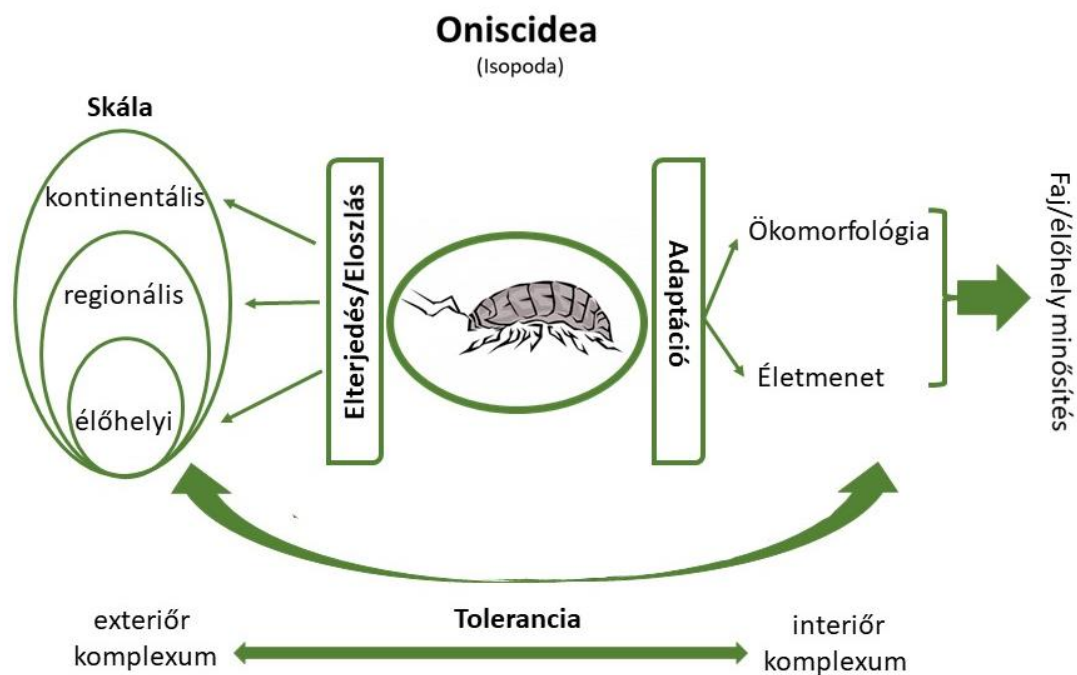
Kis diszperziós képességű, helyhű, de változatos életmenetű, jelző taxon. Fiziológiai okokból (vízvesztés veszélye) főként éjszaka aktív állatok (Wallwork, 1970). Paris (1965) *Armadillidium vulgare*-n végzett, P^{32} radioizotóp jelölést alkalmazó mozgási mintázat követő vizsgálataiból az derült ki, hogy

az egyedek által megtett távolság függ a nedvesség/páratartalom viszonyoktól, a hőmérséklettől, évszaktól: a diszperziós távolság nagyjátlagban 1-1,5 m/napra tehető. A mozgás kiváltója leginkább a menedékhely, vagy a táplálék keresése. Miután legfőbb korlátozó tényező túlélésükre a környezet humiditása (ld. pl. Warburg, 1987), leginkább a mikroklíma szabja meg mozgásukat, diszperziójukat (Tuf & Jeřábková, 2008). Miután a mikroklímát a vegetáció borítottsága, struktúrája meghatározza, így évszakosan diszpergáltságukban a kedvező menedékhelyek, növényzeti foltok kiterjedését követik (Hornung, 1991).

Életmenetük evolúciós stációjukkal, a szárazföldi viszonyokhoz való morfológiai, fiziológiai adaptáció fokával függ össze (Warburg, 1993), és ennek megfelelően igen változatos.

Talaj ökoszisztéma szolgáltatások funkcionális csoportja. Általánosan elmondható, hogy az elhalt szervesanyagoknak nem annyira tényleges lebontásában, mint inkább annak feltárásában, felaprításában ('shredders'), és így a felület növelésében, vagy éppen mikroorganizmusokkal, gomba spórákkal való beoltásában (Wallwork, 1970; Sutton, 1972; Hassall *et al.*, 1987; Rabatin & Stinner, 1988, 1989) van a legfontosabb szerepük. Mindezzel a tevékenységgel az anyag körforgásában (Hanlon & Anderson, 1980; Bardgett, 2005), a lebontó hálózatban egy fontos láncszemet jelentenek ('transformers'): az elhalt szerves anyagot hozzáférhetővé teszik más lebontó organizmusok számára (pl. Collembola, Acarida, alsóbbrendű gombák, baktériumok). De tekinthetjük a csoportot herbivóriájuk, valamint növényi magfogyasztásuk alapján tág értelemben predátornak, amelyek olykor kártevők is lehetnek (Honek *et al.*, 2009; Paoletti *et al.*, 2008; Saska, 2008; Saska *et al.*, 2014; Singer *et al.*, 2012).

A jelen disszertáció tagolása a címben 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. Ez tükröződik a fő fejezetek felosztásában is. A 2. fő fejezetben ('Mintázat különböző skálákon') a fajok Európán belüli, szélességi fokok (Latitudinális Diverzitás Gradiens - LDG) szerinti mintázatát, a Magyarországon előforduló fajok UTM szerinti megoszlását (a dunántúli régió alapján), majd fajok/fajegyüttesek élőhely szintű, és élőhelyen belüli eloszlását és az eloszlás mögött valószínűsíthető háttérváltozókat tárgyalom egy-egy jellemző példa erejéig. A 3. fő fejezetben ('Fajok terjedése, élőhelyválasztása – fajok és élőhelyek minősítése') a fajok elterjedése, élőhely preferenciája, sikeres megtelepedése és a fajok/fajegyüttesek természetességi minősíthetősége a téma, kiemelve az urbanizáció témakörét, azt ászkarák együttesek minőségi fajösszetételén keresztül bemutatva. A 4. fő fejezet ('Ökomorfológia – adaptáció') a szárazföldi körülményekhez való evolúciós alkalmazkodás bizonyítékaival, és annak élőhelyi adottságok szintjén megkülönböztethető megfeleltethetőségével foglalkozik a kutikula, a légzőszerv és a költőtáska (marsupium) ökomorfológiája példáival. Az ökomorfológiához szervesen kapcsolódik az ugyancsak ebben a fejezetben bemutatott tűrőképesség, ökológiai tolerancia kérdésköre. Az ezek szerinti plaszticitásra, a környezeti stressz fluktuáló asszimmetrián keresztüli kimutathatóságára is itt adok példát. Végül az 5. fejezetben ('Populációdinamika – Szaporodási stratégia – Életmenet') az ászkarák populációdinamikai történéseivel, fókuszában az együttélő faji populációk aktivitási denzitásának, ivararány és szaporodási mutatóinak időbeni mintázatával foglalkozom egyes fajok részletes bemutatása mellett. Ezek a témák egymással szoros kapcsolatban vannak, tényezők, folyamataik kölcsönhatásban állnak.



1.3. ábra: A dolgozat tartalmának áttekintése. Főbb egységei és azok összefüggései.
(Az ábrán szereplő ászka rajz forrása: <https://displate.com/displate/759012>)

A dolgozatban bemutatott eredmények legnagyobb része a téma szempontjából legfontosabbnak tartott publikációk (ld. Függelék 9.3.) eredményein alapul. A jelen disszertációban terjedelmi okokból nem szerepelnek a részletes módszertani eljárások, kiegészítő anyagok, alapadatok. Azok az egyes publikációkban megtalálhatók. A felhasznált, és további példákat bemutató publikációk elérhetők a ResearchGate tárhelyén (<http02>).

² https://www.researchgate.net/profile/Hornung_Elisabeth/publications

2. Mintázat különböző skálákon

*'The only things that can be universal, in a sense,
are scaling things'*
(Mitchell Feigenbaum)

A *skálafüggés* világunk hierarchiájának leírásában használatos egyik központi koncepció, ami nélkülözhetetlen sok természeti jelenség, környezeti probléma (pl. ökoszisztémák klímaváltozási hatásainak megítélése, globális klímaváltozás, kontinens skálájú erdőirtás, régió szintű vízellátás stb.) különböző skálájú és skálákon átható folyamatainak megértése szempontjából (Marceau, 1999). Az ökológusok viszonylag későn ismerték fel ennek jelentőségét, de azután gyorsan egy új ökológiai 'buzzword'-é vált (Wiens, 1989), és az 1980-as években paradigmaváltást hozott (Schneider, 2001). Annak ellenére, hogy irodalma nagy, számtalan publikáció, számos könyv foglalkozik vele, nincs általános recept, hogyan lehet, lehet-e egyáltalán pl. egy kisebb skálán kapott eredményeket extrapolálni nagyobb, esetleg globális skálára. Egészen mások lehetnek az eredmények a skála változtatásával, mivel a mögöttük zajló, a mintázatot előállító folyamatok is különbözhetnek. Erre ad szemléletes példákat pl. Wiens a 'Spatial scaling in Ecology' (1989) c. áttekintő munkájában.

A biogeográfiai, makroökológiai munkák skálája a legnagyobb térléptékű, bár az idők során ez is sokat változott, és a hangsúly a földrészek léptékéről (pl. Wallace, 1876; Cox, 2001) az utóbbi időkben inkább áthelyeződött a kisebb, leginkább regionális léptékre (pl. Hengeveld, 1999; Varga, 2019).

A tér-idő skálázás problémája majdnem mindenfajta ökológiai tanulmányban előkerül. A szupraindividuális szerveződés alapvető törvényeinek felfedezése csak több tér- és időlépték mintázatainak, illetve folyamatainak együttes tanulmányozásával lehetséges. Minden ökológiai struktúra és folyamat többszörösen is skálázott ('*multiscaled*'), a megfigyelés szintje határozza meg, annak mely aspektusát látjuk (áttekintés pl. Schneider, 1998, 2001). A különböző ökológiai jelenségek, mintázatok, történések különböző tér-idő skálán értelmezhetők, kérdéseink megválaszolásához szükséges felbontásban, pontossággal.

A populációdinamika hátterében álló mechanizmusok megértésére sincs egyetlen üdvöztető skála. A környezeti problémák, folyamatok több skálát áthatnak (Levin, 1992). Gyakori hiba, amit elkövethetünk, az antropocentrikus skála alkalmazása (Wiens, 1989). A skálát mindig a kutató határozza meg, de mindig valamire vonatkoztatva, a vizsgálat tárgyától függően. A skála a feltett kérdéstől kell függjön, ahhoz kell illeszkedjen. Legéletszerűbb a skálát vizsgálati objektumunk szempontjából megválasztani, annak szupraindividuális szintjéhez igazítani. Egy vizsgálat skálája meghatározza a megfigyelhető, vizsgálható mintázatok és folyamatok körét, ezért nagyon fontos annak megfelelő megválasztása. „A kis térléptékű vizsgálatokat elsősorban annak a felismerése motiválta, hogy az ökológiai mintázatok mögötti finom mechanizmusokat és okokat nem lehetséges az élőhelyi lépték viszonylag durva skáláján tetten érni. Másfelől a skála növelése viszont táji és regionális léptékek 'ökológiai felfedezéséhez' vezetett, ugyanis nyilvánvalóvá vált, hogy legtöbb, az élőhelyeken detektált és leírt ökológiai folyamat táji vagy regionális kontextusban megy végbe” (Gallé, 2013). Az ökológiai skála egy természetes skála, amin az ökológiai folyamatok zajlanak és a fizikai jellemzők megnyilvánulnak egy tájegységben (Marceau, 1999).

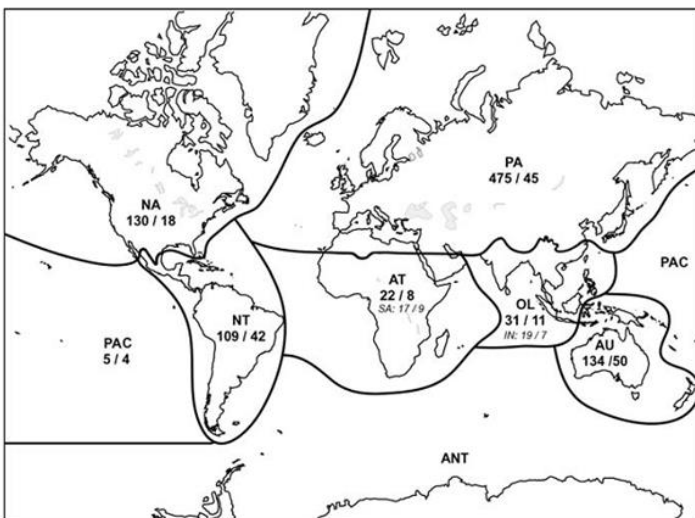
A mintázatok egymásba ágyazottak (ászkákra ld. Hornung & Warburg, 1995a). A tanulmányozható mintázat a választott skálával összefügg: pl. a kontinentális/globális skála a faj elterjedtségének mintázata, a regionális skála a faj populációinak habitat típusok szerinti eloszlása, míg az élőhelyi, lokális skála az adott faj populációjának diszpergáltsága, abundanciája vizsgálatára a legalkalmasabb felbontás.

A jelen munkában a skálázást három (vagy még inkább négy) szinten közelítettem: elemeztem a szárazföldi ászkarákok (1) Európán belüli elterjedtségét egy *latitudinális grádiens* (LDG) mentén, (2) a hazai fajok ismert előfordulási adatait a Dunántúli régió alapján, valamint (3) a fajok előfordulását *habitat* és (4) habitaton belüli, un. *mezohabitat/mikrohabitat* szinten. Azaz a skáláim *geográfiai – regionális – habitat* (intrahabitat = *mezohabitat/mikrohabitat*) szinten jelennek meg.

2.1. Geográfiai mintázat (Európa -LDG)

Biogeográfiai (ökológiai, evolúciós) szempontból kitüntetett vizsgálati téma a fajgazdagság, egyes taxonok eloszlásának globális mintázata. Általános jelenség, hogy a szárazföldeken a szélességi fokok növekedésével és a tengerszint feletti magassággal a fajok száma csökken. Ez a felismerés nagyjából a biogeográfia történetével egyidős. Újabban a magassággal összefüggő biodiverzitás klínek kimutatásának kutatása reneszánszát éli és a fajgazdagság mintázatának egy általánosabb elmélete kidolgozása irányába visz, szigorú statisztikai tesztekkel igazolva, ökológiai és evolúciós folyamatokra alapozva (Lomolino, 2001). Tény, hogy erős fordított korreláció van sok taxon fajgazdagsága és a szélességi övezetek között: minél távolabb vagyunk az egyenlítőtől, annál alacsonyabb a fajszám, még akkor is, ha a Föld magasabb szélességi övei irányába csökkenő felületet kompenzáljuk (!) (Mittelbach *et al.*, 2007). A fajgazdagság/biodiverzitás a pólusoktól a trópusok felé nő. Ez 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; Hillebrand, 2004; 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).

Például az Isopoda taxonon belül az édesvízi fajok globális eloszlásának elemzése (Wilson, 2008; 2.1. ábra) azt a következtetést eredményezte, hogy az eloszlási mintázat összefüggésben van a filogenetikai pozícióval (édesvízivé válás többször, különböző földtörténeli időszakokban), a földtörténeli múlttal (Gondwana – Gondwana feldarabolódása utáni időszak).



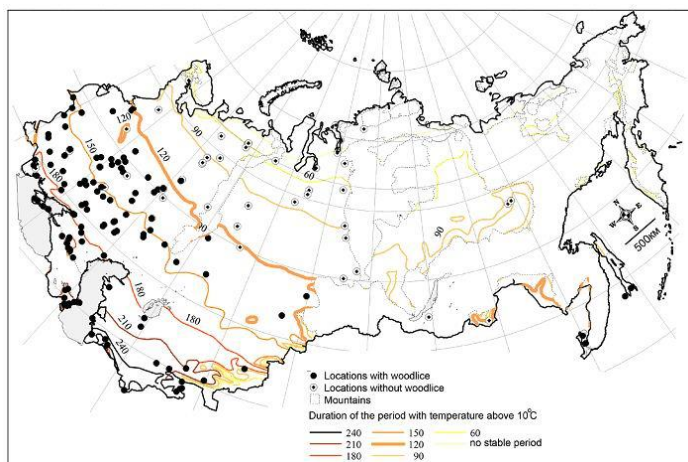
2.1. ábra: Édesvízi Isopoda fajszám/genus szám az egyes állatföldrajzi régiókban (az eddig leírt fajokra). (PA – palearktikus; NA – nearktikus; NT – neotropikus; AT (SA) – afrotropikus (D-afrikai); OL(IN) – orientális (indiai); AU – ausztrálázsiai; PAC – pacifikus óceániai; ANT – antarktikus (ábra eredetije: Wilson, 2008))

A szárazföldi ászkarákok globális eloszlásáról még nem jelent meg átfogó tanulmány, azaz hasonló kép erre a taxonra jelenleg még nem elérhető. Az Oniscidea kutatottság szempontjából messze alulmarad. Az utóbbi évtizedben ugyan megszorodtak azok az adatok,

amelyekből egy-egy faj előfordulásán felül részletesebb információkat is kaphatunk, de messze vagyunk még az „Oniscidea világatlasz” elkészíthetőségétől. Próbálkozások vannak, pl. Sfenthourakis

és mtsi (2007) 3557 szárazföldi ászkafaj globális eloszlásának elemzésével kerestek valamiféle biogeográfiai mintázatot az Oniscidea-n belül. Fő céljuk a biodiverzitás hot-spotok megállapítása, a latitudinális fajgazdagsági grádiens és egy lehetséges Rapoport-féle hatás kimutatása volt. A legfajgazdagabb területek a mediterrán típusú ökoszisztémák régióiban, illetve trópusi szigeteken adódtak. Ez azzal magyarázható, hogy a szárazföldi ászkarákok termo- és hygrofil generalista szaprofág állatok, megjelenésüket, eloszlásukat alapvetően meghatározza a nedvesség (talajnedvesség, páratartalom) és a hőmérséklet értékeinek alakulása (Harding & Sutton, 1985; Hopkin, 1991), aminek megfelelően fajképződési rátájuk ott a legmagasabb, ahol az izoláció az említett körülmények megléte mellett történik. Ilyenek a trópusi szigetek (geográfiai izoláció), illetve a mediterrán típusú régiók heterogén eloszlású kedvező foltokkal (ökológiai izoláció) (Sfenthourakis *et al.*, 2007; Hortal *et al.*, 2009). Így esetükben (Oniscidea) a globális diverzitás hot-spotok nem a trópusokra lokalizálódnak. Nagy motivációt jelentett az Oniscidea eloszlás globális mintázatának tanulmányozására Schmalfuss (2003) interneten szabadon hozzáférhető munkája, ami az ismert, leírt fajokat összegzi, és azok földrajzi elterjedését is magában foglalja. Az említett 'Word Catalog' egy olyan alapmunka, aminek rendszeres bővítésével naprakész állapot lenne fenntartható.

A volt Szovjetunió eddig ismert fajainak elterjedését elemezve egy 2012-ben megjelent tanulmányban Kunetzova és Gongalsky arra az eredményre jutottak, hogy a fajok legészakibb természetes megjelenése a 10 °C feletti hőmérsékletű napok éves számával hozható összefüggésbe. A legmagasabb fajdiverzitást a 180-210 nap/év ($T > 10$ °C) tartományban tapasztalták, míg a legészakibb elterjedés a 120 nap/év 10°C-os izotermánál húzható meg (2.2. ábra) (Gongalsky & Kuznetsova, 2011; Sfenthourakis & Hornung, 2018).



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)

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).

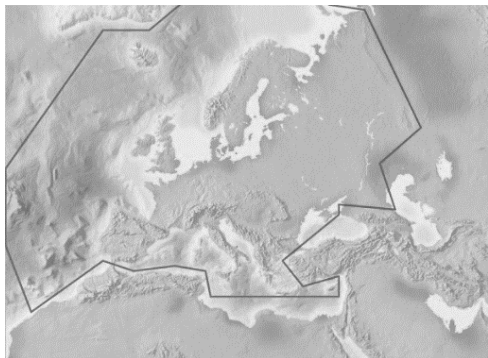
Több gerinctelen csoport (Gastropoda, Oniscidea, Orthoptera, Carabidae, Tenebrionidae) endemizmus centrumainak együttes elemzésével Sfenthourakis és Legakis (2001) ugyanezt bizonyította a mediterrán területen (D-Görögország: Tajgetosz, Ili hágó) 424 faj 3826 adatának felhasználása alapján. A jelen dolgozat modell taxonjaként használt szárazföldi ászkarák fajok (Isopoda: Oniscidea) altitudinális, tengerszint feletti magasság szerinti fajgazdagság eloszlására példák Sfenthourakis (1992), Sfenthourakis és munkatársai (2005), valamint Lopes és munkatársai (2005) esettanulmányai. Kimutatható volt, hogy a fajok száma a tengerszint feletti magassággal csökkent (Sfenthourakis, 1992). A fajok összetétele és denzitása inkább a környezeti tényezőkkel és a történeti háttérrel mutatott összefüggést. Sfenthourakis és munkatársai (2005: Mt. Panachaiko, ÉNy-Peloponnészosz) tengerszint feletti 750-1700 m magasságok között, magassági és a reprezentatív élőhely típusok szerinti grádiens mentén végzett elemzést a csoporton. A fajok és abundanciájuk eloszlása élőhelytípus és idő szerinti mintázatot mutatott.

Kérdéseim : a geográfiai szintű mintázat elemzése során arra voltam kíváncsi, hogy miként alakul az Oniscidea fajgazdagság és annak térbeli mintázata Európán belül; található-e, és ha igen, hol diverzitás 'hot-spot'-ok; mekkora az Oniscidea faunák hasonlósága a régiók, országok szintjén; milyen a régiókkénti/országokénti faunák összetétele állatföldrajzi kategóriák szerint; található-e trend a faji szintű, illetve állatföldrajzi jelleg szerinti európai eloszlásban; megjósolható-e valamilyen trend az eloszlás mintázatban a klímaváltozás várható hatásaként?

2.1.1. Európai fajgazdagság mintázat

Az elérhető adatok még Európán belül is meglehetősen hiányosak, a feltártság kiegyenlítetlen. Például míg Nagybritannia, Hollandia, Belgium szinte naprakész adatbázissal rendelkezik, ahol egy-egy faj élőhelyéről, ökológiai hátteréről is pontos információk vannak különböző projektek jóvoltából [BMIG (<http4>; és Gregory 2009); European Invertebrate Survey, division the Netherland; Berg, 1996; Spinicornis (<http5> De Schmedt *et al.*, 2018)], a legtöbb országból maximum fajlisták állnak rendelkezésünkre. Így az 'Oniscidea fajok európai eloszlási térképe' pillanatnyilag egy jószándékú közelítés. Azért a nem teljes adatsorok is lehetőséget adnak az eloszlási mintázat általános trendjeinek közelítésére Európa viszonylatában (2.3. ábra). De az LDG érvényessége megmutatkozhat fajokon belül is, különböző jellegekben, mint pl. az utódszám gradiensszerű, tendenciózus változásában (Wägele, 1987), vagy éppen a szaporodás időzítésében (Souty-Grosset *et al.*, 1988), és a nagy elterjedésű fajok (biogeográfiai skálán) életmenet jellemzőinek alakulását is befolyásolja (pl. Cardoso & Defeo, 2004; Defeo & Cardoso, 2004; Martinez & Defeo, 2006; Defeo & Gomez, 2005; Sfenthourakis *et al.*, 2006).

Felhasználtam a 'Fauna Europeae' (<http6>) adatbázisát kritikus javítás után, a "World List of Marine, Freshwater and Terrestrial Crustacea Isopoda" (<http7> avagy Boyko *et al.*, 2008-tól) faj eloszlási adatait, valamint az elérhető országonkénti fajgazdagság adatokat. A listákat Schmalfuss (2003) világcatalógusa alapján korrigáltam [World Catalog of Isopoda: Oniscidea (<http7>)]. Az országok fajlistáit –ahol erre mód volt– a jelenleg aktív kutatók publikációi, illetve személyes közlései alapján összegeztem.



2.3. ábra. A Fauna Europeae adatbázisa által lefedett földrajzi terület.

Alapadataim voltak az

- az országonkénti össz-fajszám;
- a családokon belüli fajszám (ahol a fajszám ≥ 20) a 40 kontinentális országban (szigetek kizárva);
- az országok mérete és azok centroidjának koordinátái (az északi és keleti pozíció megállapításához);
- az országok feltártsága 1 (legrosszabb) – 5-ös (legjobb) skálán.

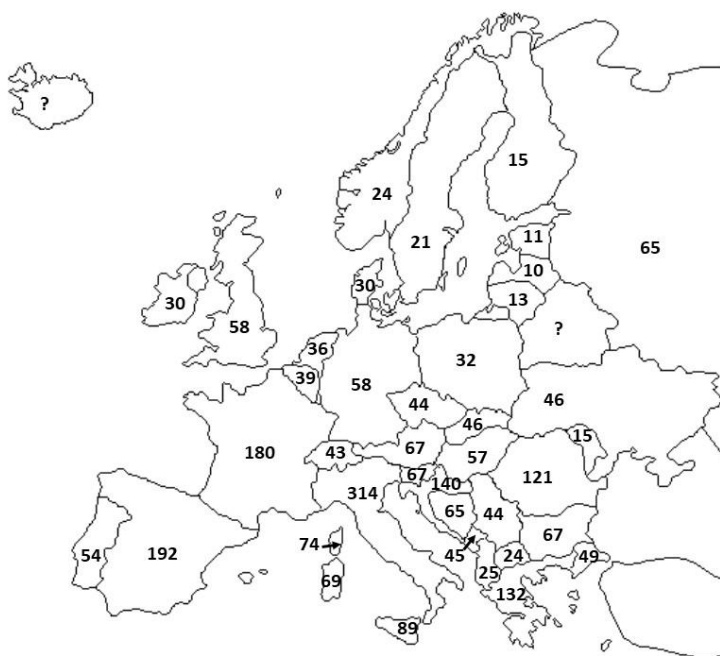
A használt statisztikai módszerek:

- általános lineáris modellek (GLM) (program R, <http9>,
- hierarchikus cluster analízis (SynTax program; Podani, 2001),
- 'maximum difference barriers' analízis (Barrier program; Monmonier, 1973).

A fajok biogeográfiai kategóriák szerinti beosztásához használt besorolásokat a szakirodalomban, főként a határozókönyvekben (Schmölzer, 1965, Gruner, 1966) használt elnevezések szerint alkalmaztam: endemikus, mediterrán, atlanti, kozmopolita, európai, natív, behurcolt, szinantrop.

Az országonkénti fajszámokat Európa térképén feltüntetve az 2.4. ábrán látható képet kaptam. Összesen 1168 faj elterjedési adatait vettem figyelembe. (A pontos számok bármikor változhatnak, de ez nem befolyásolja a trendeket.)

Az egyes országok hiányos feltártsága, és így helyenként alulbecsült fajszáma ellenére világosan kirajzolódik egy *észak felé csökkenő, a szélességi fokok szerinti fajgazdagsági diverzitás grádiens (LDG)*, tekintet nélkül a fajok taxonómiai hovatartozására. Ennek *legmagasabb értékei a Mediterráneumra tehetők*. A nagyobb, a Pleisztocénban refúgiumként szolgáló földrajzi területek jelen ismert fajgazdagsága: Ibériai félsziget és környező szigetvilág – 258 faj; Appenini félsziget és környező szigetek – 400 faj; görög szárazföld és görög szigetek, plusz Albánia, Macedónia – 258 faj.

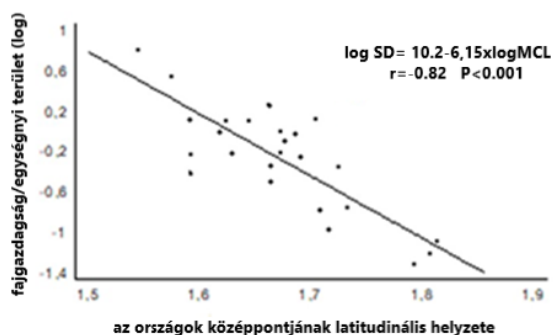


2.4. ábra: A szárazföldi ászkarakok (*Oniscidea*, *Isopoda*) országonkénti fajszám eloszlása Európában (a korrigált Fauna Europaea, nemzeti adatbázisok és személyes közlések alapján; (Sfenthourakis & Hornung, 2018).

A GLM model szerinti elemzés igazolta, hogy

- az 'északiasság' negatívan hat az általános Oniscidea fajgazdagságra;
- a gyűjtési intenzitás szignifikáns hatással volt az eredményekre;
- a terület mérete és a 'keletiesség' nem volt jelentős hatással.

Az 2.5. ábrán egyértelműen (és szignifikánsan) látható a feltételezett trend, azaz *a fajgazdagság csökkenése a szélességi fokok növekedésével*. Ez a mintázat a latitudinális fajgazdaság/diverzitás grádiens klíma kedvezőtlenség hipotézisét (Currie *et al.*, 2004) látszik alátámasztani. Mindez a mintázat a jövőben, a feltártság kiteljesedésével, illetve a klímaváltozás hatására feltehetően módosulni fog. De a trend változása nem várható.



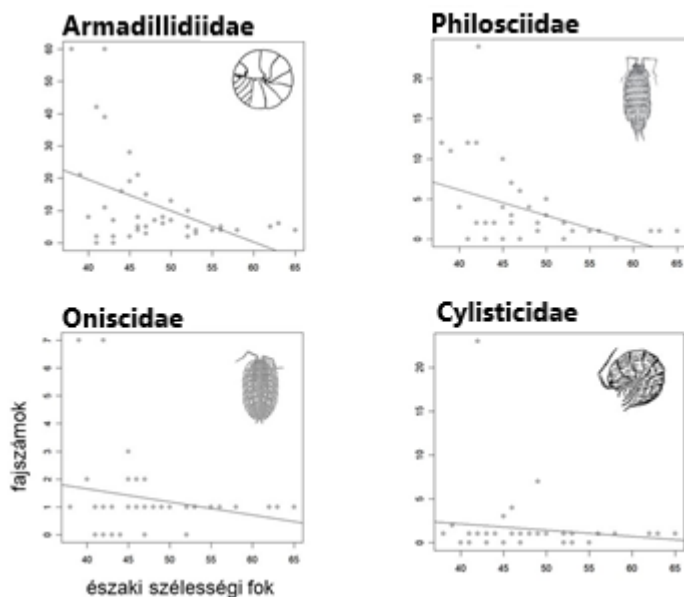
2.5. ábra: Összefüggés az országonkénti össz fajszám (egységnyi területre eső fajgazdagság) és az országok centroidjának latitudinális helyzete között (a faj denzitás és a kutatottság figyelembe vételével). (Kréta és Szicília kihagyásával, ahol extra magas ez az érték.)

A 'klíma kedvezőtlenessége' ('harshness') hipotézis szerint a LDG oka, hogy kevesebb faj képes *fiziológiásan* elviselni/tolerálni a magasabb szélességi fokok *kedvezőtlenebb klímáját* (hidegebb, szárazabb) (Cardillo *et al.*, 2005). Ezt támasztják alá Kuznetzova és

Gongalsky (2012) az előzőekben már említett eredményei, miszerint az Oniscidea fajok északi elterjedését azon napok száma határozza meg, amikor a $>10^{\circ}\text{C}$ fölötti hőmérsékletű napok száma legalább 180-230 (ld. 2.2. ábra). Az alacsonyabb hőmérséklet a fiziológiai folyamatok túlzott lassulásával jár (Hopkin, 1991). A hőmérséklet és a nedvesséviszonyok elterjedést korlátozó hatásáról több publikáció közöl információt (Cloudsley-Thompson, 1959, 1988; Harding & Sutton, 1985; Hopkin, 1991; Warburg, 1987, 1993; Warburg *et al.*, 1984).

Az Európában jelenlévő tíz legnagyobb fajszámú (≥ 20 faj) családra alapozott elemzésünkben (pl. Armadillidiidae, Philosciidae, Oniscidae, Cylisticidae, Armadillidiidae) *a latitudinális fajgazdagság a családok szintjén is konzisztens, fokozatos csökkenést mutatott észak felé minden nagyobb család*

esetén, kivétel a Cylisticidae család volt, ahol a fajszám eloszlás a szélességi fokoktól függetlenül véletlenszerűnek igazolódott (2.6. ábra). Ez utóbbinak valószínűsíthető magyarázata lehet, hogy a csoport legtöbb faja a Kaukázustól keletre és Oroszország európai részén él. Ezen területek fajlistája viszont csak hiányosan elérhető, így nem vehettük számításba. A területek kutatottságának, a faunák publikáltságának növekedésével várhatóan a Cylisticidae-n belül is érvényesül az általános trend.

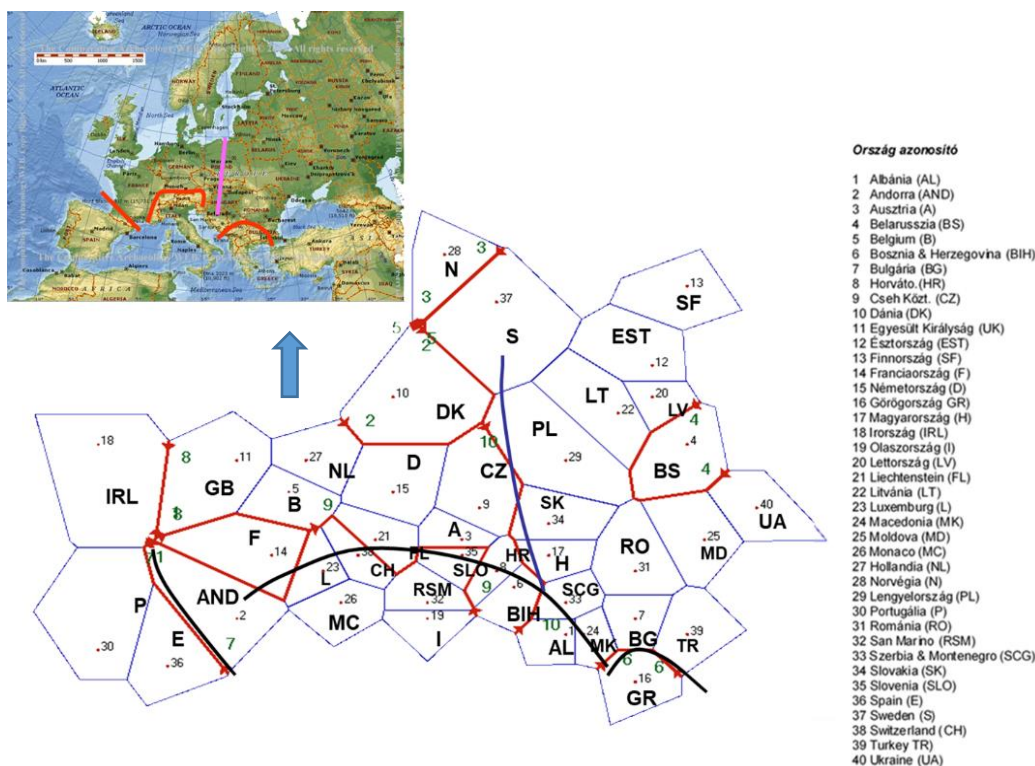
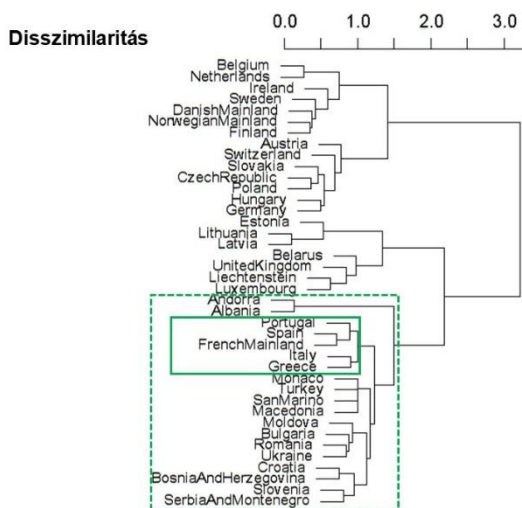


2.6. ábra: Példák a 20 fajnál népesebb családok fajainak szélességi fokok szerinti eloszlására.

A hierarchikus cluster analízis dendrogramjáról (2.7. ábra: zölddel keretezett rész) leolvasható, hogy *a mediterráneum és annak nagy félszigetei (ibériai, appenini, görög) jól elkülönülő, összetartozó csoportot képeznek*. Itt a legmagasabb a faji sokféleség.

2.7. ábra: Az európai országok fajszám, fajösszetétel szerinti hasonlósága.

A 'maximum difference barrier' elemzés nagy különbségeket mutatott ott, ahol a gyűjtési intenzitás túl alacsony, vagy túl magas volt a környező országokhoz képest. Ez műterméknek tekintendő. Valódi barrier mutatkozik Olaszország és a környező alpi országok határán, Spanyolország-Portugália, illetve Görögország északi határán. Egy jelentős barrier adódott Közép-Kelet Európában a nyugati és a keleti országok között, Magyarország – Szlovákia – Lengyelország tengelyjel. Ezt feltehetően az Alpok – Kárpátok és hatóterületeik fauna összetételbeli különbsége okozta (2.8. ábra, bal felső inzett).

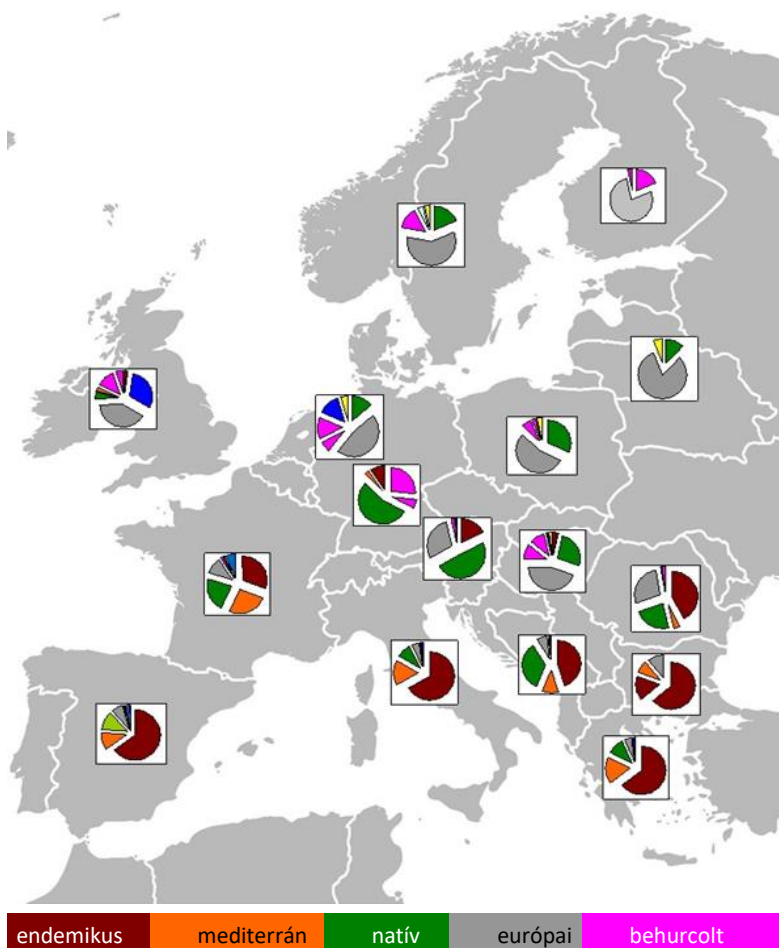


2.8. ábra: A 'maximum difference barrier' elemzés eredménye: valódi barrier alakult ki a mediterráneum nagy félszigetei (Ibériai, Appenini, Görög) és a tőlük északra fekvő országok határán (fekete vonalak), míg egy jelentős barrier adódott Közép-Kelet Európában a nyugati és a keleti országok között (kék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

2.1.2. Biogeográfiai elemek latitudinális mintázata Európában

A fajok elterjedtsége *geográfiai skálán* finomítható *biogeográfiai* aspektusokkal: ugyanaz a faj egy latitudinális grádiens mentén lehet őshonos, de földrajzilag, klimatikusan más helyeken behurcolt eleme egy lokális faunának. Így az egyes földrajzi egységek, régiók (praktikus okokból itt országok) faunája értékelhető nemcsak a fajok száma (fajgazdagság, '*species richness*') de a különböző biogeográfiai elemek részaránya szerint is. Eszerint is vizsgálható a grádiens megléte, és minőségileg értékelhető Európa faunája. Az Európában ismert fajokat régióként/országokként biogeográfiai kategóriákba sorolva ennek alapján is felállítható egy latitudinális grádiens (2.9. ábra). *Biogeográfiai szempontból a Mediterráneum faunája különül el, míg az ezen kívüli európai területekre egy K-Ny irányú különbözőség is kimutatható volt.*

Az országok szintjén készült kördiagramokból leolvasható, hogy az endemikus, és természetesen a mediterrán fajok fő központja a Földközi tenger környéke, a mediterrán területek. A nagy félszigetek (Ibériai, Appenini, Görög félsziget) és a balkáni országok területeitől északra haladva az endemikus fajok száma drasztikusan csökken. Az Alpok, Kárpátok vonalától északra nem találunk endemikus taxont. Ehelyett a széles elterjedésű európai fajok az uralkodók, illetve megjelennek a behurcolt, főként szinatróp fajok, amelyek aránya észak felé nő, mígnem pl. Finnországban csak európai és behurcolt/szinatróp fajokat találunk.



A mediterrán területek fajgazdagságát, az endemizmusok magas fokát, endemizmus centrumok létét bizonyította Sfenthourakis és Legakis (2001), illetve Sfenthourakis (1996) tanulmánya, ami Görögországban, és a környező szigetvilágban készült. Endemizmus centrumok kialakulását segíti elő a szigetek hegyein a tengerszint feletti magasság okozta ökológiai izoláció is (Steinbauer et al., 2013).

2.9. ábra: A különböző biogeográfiai elemek elterjedésének latitudinális grádiense (ábra eredetije: Sfenthourakis & Hornung, 2018)

A fajok terjedésének további alakulását a klímaváltozás függvényében első fokon azok fiziológiai határai szabhatják meg (Leclercq-Dransart *et al.*, 2019; Dixie *et al.* 2015). A környezeti tényezők változásának való megfelelés mind egyedi, mind populációs, mind fajok/leszármazási vonalak mentén hat (Hoffmann, 2010). Dias és munkatársai (2013) a deszikkációs ellenállást igazolták szárazföldi ászkarákokon több jelleg (testfelület, vízvesztés rátája, letális vízvesztés) alapján, mint az ászkarák jelen és lehetséges jövőbeni (ld. klímaváltozással kapcsolatos) elterjedésének fő magyarázó változóját.

3

Legfőbb megállapítások, eredmények, következtetések

- Európában a Földközi tengertől észak felé csökkenő, a szélességi fokok szerinti fajgazdagsági diverzitás grádiens (LDG) ismerhető fel, tekintet nélkül a fajok taxonómiai hovatartozására.
- A latitudinális fajgazdagság a családok szintjén is konzisztens, fokozatos csökkenést mutatott észak felé minden nagyobb család esetén.
- A nagyobb, a Pleisztocénban refúgiumként szolgáló földrajzi területek – a mediterránum nagy félszigetei (Ibériai, Appenini, Görög) – jelen ismert fajgazdagságuk alapján jól elkülönülnek Európa többi részétől ('hot spotok'): Ibériai félsziget és környező szigetvilág (258 faj); Appenini félsziget és környező szigetek (400 faj); görög szárazföld és görög szigetek, plusz Albánia, Macedónia (258 faj).
- A terjedésben/fajgazdagságban/fajösszetételben valódi barrier mutatkozik az Ibériai, az Appenini félsziget és a K-Ny irányú hegységrendszerek (Pireneusok, Alpok, Kárpátok) határán. Egy jelentős barrier adódott Közép-Kelet Európában a nyugati és a keleti országok között is.
- A mediterrán felől északi irányba haladva az endemikus fajok száma erősen csökken. Az Alpok, Kárpátok vonalától északra nem találunk endemikus taxont. Ehelyett a széles elterjedésű európai fajok az uralkodók, illetve megjelennek a behurcolt, főként szinantrop fajok, amelyek aránya észak felé nő.
- Irodalmi tanulmányok alapján prediktálhatjuk, hogy a fajok terjedésének további alakulását a klímaváltozás függvényében első fokon azok fiziológiai határai szabhatják meg. Az ökoszisztémák átalakulásával várhatóan a diszperziós elterjedési terület változása is egyre gyakoribb jelenség lesz.

³ A text-boxokban található "*Legfőbb megállapítások, eredmények, következtetések*" közül a saját (első, ill. utolsó szerzős cikkeimben publikált) eredményeket álló, míg a többi, „team” jellegűbbeket dőlt betűvel jelzem.

2.2. Regionális eloszlási mintázat (Magyarország, UTM skála)

A magyarországi fauna feltártsága

Az Oniscidea fauna kutatásának magyarországi története talán Grossinger János 'Universa Historia Physica Regni Hungariae' című, 1794-ben megjelent munkájával indult (idézi Csiki, 1926). A legkorábbi, áttekintőnek számító munka a 'Magyar Birodalom' területéről Csiki Ernő 1926-ban megjelent publikációja ('Magyarország szárazföldi isopodái'), amiben a szerző a 'Magyar Birodalom' területének 'egyenlő lábú rákjait' összegezte. Így ebben szerepelt Dalmácia, Hercegovina és Bosznia akkor ismert fajainak előfordulása is, ami 22 nem 110 fajt és 24 fajváltozatát említi. (Megjegyzem, ezek között kevés a ma is érvényes faj!). Ebben a munkában ő ad egy történeti 'átpillantást', egyben a csoport taxonómiai felosztását és kutatásuk magyarországi történetét is leírja. A dolgozat ma már értékes tudománytörténeti munkának számít a 'szárazföldi egyenlőlábú rákok vagy ászkák'-ról (Csiki, 1926), más néven 'héjanczok'-, 'pintze-férgek'-ről. Dudich Endre 1942-ben írt összefoglaló munkája ugyancsak kiemelendő.

Mérföldkő volt a hazai faunalista tisztázásában, és az ezzel kapcsolatos irodalom összegzésében Forró és Farkas (1998) 'checklist'-je, valamint Farkas és Vilisics határozója (2013). A 20. század utolsó évtizedeiben és a 21. század elején több kutató munkájának eredményeként tovább bővült a fajlista is. Sokatmondó a szárazföldi ászkákkal kapcsolatosan megjelent hazai közreműködésű, ezen belül is a hazai Isopoda faunával foglalkozó cikkek számának alakulása (főleg középhegységi területek):

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

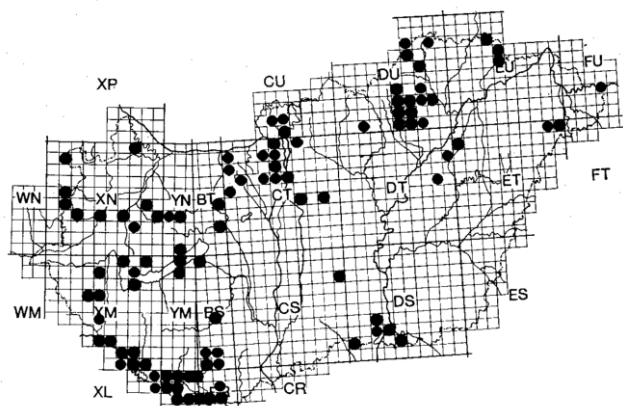
Nem beleszámolva a disszertációkat, szakdolgozatokat, előadások absztraktjait.

Magyarország szárazföldi ászka faunája az elmúlt két évtized alatt 42 fajról (Forró & Farkas, 1998) 50-re (Kontschán, 2004a,b,c), majd 59-re (Vilisics & Hornung, 2010a,b) bővült (**F1** táblázat⁴). (Praktikus okokból gyakran 57-et említünk, mivel a *Trichoniscus* fajok -nehéz elkülöníthetőségük miatt- rendszerint *Trichoniscus* agglomerátumként szerepelnek.) Az ezen időszak alatt előkerült 14, hazánkra nézve új fajból (ld. később: 2.2. táblázat) tízet csak szinanthróp élőhelyen találtak, és ez a tény a fajok széthurcolására, az ember által befolyásolt területek élővilágának változásaira hívja fel a figyelmet (Hornung *et al.*, 2018; Kontschán, 2004a; Korsós *et al.*, 2002; Tartally *et al.*, 2004; Vilisics & Hornung, 2009, 2010a). Ugyanakkor korántsem állíthatjuk, hogy hazánk természetközeli élőhelyeinek ászkafaunájáról pontos képünk lenne (Vilisics, 2005). Magyarország feltártsága is nagyon egyenetlen, a legtöbb lelőhelyi adattal rendelkező, legjobban kutatott régió a Dunántúl. Ennek oka lehet egyrészt a terület változatossága, különösen az Alföld adottságaihoz képest, de sokszor a gyűjtők 'eloszlása', kedvenc terepi célpontjaik. Így érdekes módon a Dunántúl jóval kutatottabb, mint pl. az Északi középhegység, ahonnan származó adatok az utóbbi időben szerencsére szaporodtak és szolgáltatnak érdekes meglepetéseket (Csordás *et al.*, 2005; Kontschán, 2003, 2004b; Kontschán *et al.*, 2006; Vona-Túri, 2012a,b; Vilisics & Hornung, 2010a; Vilisics *et al.*, 2008, 2011).

A gyűjtési egyenetlenségekből adódóan egyes fajok -olykor csak látszólagos- ritkasága olyan okokra vezethető vissza, mint a kutatottság hiánya, az alkalmazott mintavételi módszerek és a határozás pontatlansága, valamint esetenként az egyes fajok szűk elterjedése. E téren sokat javult a helyzet egyes kollégák utóbbi években végzett munkája és publikált (vagy még az előtt álló) adatai jóvoltából (Kontschán, 2001a,b,c,d, 2002a,b,c, 2003; Kontschán & Berczik, 2004; Kontschán & Hornung, 2001; Vilisics, 2005, 2007; Vilisics & Hornung, 2009, 2010a; Vona-Túri & Szmátóna-Túri, 2012a,b).

A hazai Isopoda fauna feltártságára kiindulásként tekinthetjük a Farkas (1999) PhD disszertációjában összegzett elterjedési adatokat (2.10. ábra).

⁴ Az 'F' jelölés a Függelék táblázatait jelenti



2.10. ábra: A magyarországi szárazföldi ászkarákok feltártsága 2000 előtt [Farkas PhD disszertációja (1999) alapján].

Magyarország dunántúli régiójának adatai alapján *kérdésünk* volt, hogy egy nagyobb tájegység skáláján kimutatható-e fajgazdagság-, fajösszetételbeli, illetve életföldrajzi különbözőség, illetve hogyan oszlik meg a fajgazdagság (α diverzitás) az élőhely típusok szintjén (β diverzitás)?

Egy adatbázist állítottunk fel, amelyben Magyarország dunántúli régiójának adatait

gyűjtöttük össze. Az adatokat validáltuk, azokhoz hozzárendeltük az elérhető háttérváltozókat (habitat jellege a növényzet, nedvesség viszonyok alapján; zavartság) és így az egyszerű elterjedési adatokon kívül, sokkal érzékenyebb, finomabb skálájú jellemzőket nyertünk mind az élőhelytípusok jellemző Oniscidea fajairól, mind az egyes fajok élőhely igényeiről, zavarás tűréséről (Hornung *et al.*, 2007b,c, 2008, 2009a). Ennek alapján egy ökológiai szemléletű, ok-okozati összefüggésű értékelést végezhetünk.

Az adatbázis megteremtéséhez Talajzoológiai kutatócsoportunk szisztematikus gyűjtést kezdett a talajhoz kötődő gerinctelen fajok elterjedésének feltérképezésére, korszerű faunisztikai módszereket alkalmazva. Ezek tervezett gyűjtési protokoll szerinti kézi időgyűjtésen alapulnak. Mindehhez megalkottunk egy adatlapot, amiben a terepi felvételezést rögzítjük (leírása a 3.1. fejezetben, és Vilisics *et al.*, 2007a). A fajok elterjedésén kívül a lelőhely elérhető földrajzi és környezeti adatait is ebben rögzítettük (pl. UTM kód, Á-NÉR kód, vegetáció, tengerszint feletti magasság stb.).

A jelen feldolgozáshoz minden egyéb elérhető faunisztikai adatot felhasználtunk, ami az utóbbi 30 évben publikálásra került. Saját, publikálatlan adataink további 260 mintát jelentettek. A feldolgozásba belevettük a budapesti agglomeráció adatait is. Az Isopoda fajok nevezéktana Schmalfuss (2003) munkáját követi. Így az Isopoda adatok végül 785 értékelhető rekordot eredményeztek (525 publikált, 260 publikálatlan), összesen 243 UTM cellából (10 km x 10 km). A statisztikai analízishez ebből 758 volt felhasználható: az olyan irodalmi adatokat, amelyekhez nem tudtunk élőhelyi jellemzőket kapcsolni, kihagytuk.

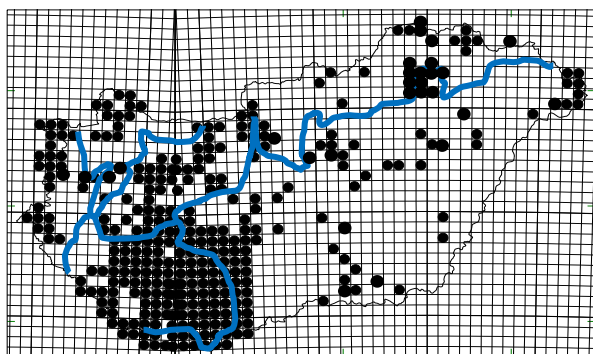
Az élőhelyek kategorizálására a *természetesség* (természetes, degradált), *nedvesség* (nedves, vizes), *tengerszint feletti magasság* (síkvidék, dombvidék), és *vegetáció* típus (erdő, gyeper) szerint történt. Ez utóbbi az Á-NÉR kategóriák alapján (Fekete *et al.*, 1997; Bölöni *et al.*, 2011), amik információt adnak a fő magyar vegetációs típusokról és biotópokról. A természetességet az emberi zavarás mértéke szerint kategorizáltuk. A természetességi skála egyik végpontját a természetes élőhelyek jelentik, amelyek vegetációja őshonos, az emberi zavarás hiányzik vagy minimális, míg a másik végpont a degradált élőhely, ami alatt a településeket, mezőgazdasági művelés alatt álló területeket értettük. Magasság szerinti kategóriák: a síkságok és a dombvidékek, középhegységek (300 – 1000 m tszf). Mivel minimális volt a kifejezetten száraz élőhelyeken történt gyűjtés (2 eset), ezt a típust kihagytuk az elemzésből. A nedves élőhelyek tipikus keményfás erdőket (tölgy, szil) és szűk völgyeket, szakadékokat, míg a vizes élőhelyek a folyómenti füzes-nyáras és égeres erdőket, mlyedéseket jelentettek (elsősorban a nagy folyók menti területek; Duna, Dráva, Rába).

Megközelítőleg azonos számú minta tartozott minden élőhely kombináció osztályba. Fajgazdagságot mind a 758 lokálásra számoltunk, és az általános lineáris modellben (GLM) függő változóként használtuk, ahol a tényezők a természetesség, nedvesség, magasság és vegetáció voltak.

Kérdéseink arra irányultak, milyen az egyes fajok nagy skálájú eloszlása, a lokális ászkarák együttesek fajgazdagsága (α -diverzitás) a dunántúli régióban; a fajgazdagság és a fajkompozíció összefüggésbe hozható-e az élőhely minőségével, jellemzőivel (vegetáció típusa, nedvesség viszonyok, zavartság foka)? Ugyancsak célunk volt a fajok kategorizálásának validálása a dunántúli adatbázis alapján.

2.2.1. Magyarország nagy tájegységeinek (régióinak) fajgazdagsága

Ezideig a magyar szárazföldi ászkarák faunában 13 család 59 (a *Trichoniscus* genus identifikációs nehézségei miatt általában 57-ként kezeljük) faja került igazolásra (**F1** táblázat). Az adatok országos eloszlása nem egyenletes, az alföldi régió és az Északi Középhegység messze alulreprezentált (2.11. ábra). A hazai *Isopoda* fauna a nyugat-, kelet- és dél-európai országokhoz képest általában *alacsonyabb fajszámot mutat*. A bizonyítottan előforduló *Isopoda* fajok száma alacsonyabb, mint a környező országoké, csak Szlovákia, Csehország, Lengyelország *Isopoda* faunája mondható hasonlóknak (< 60 faj). Az elérhető, legfrissebb adatbázisok szerint az ismert Oniscidea fajok száma Szlovéniában 65 (Potočník, 1979), Ausztriában 60 (Schmölzer, 1974), Szlovákiában 50 (Databank of Slovak fauna); Csehországban 47 (Tajovsky, személyes közlés).

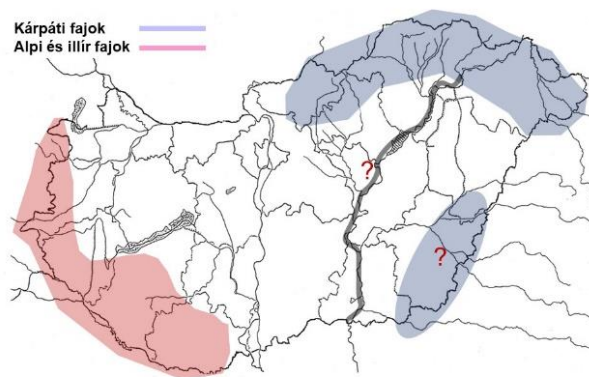


2.11. ábra: Magyarország feltártsága (2010), a nagy tájegységek határai (kék) az Oniscidea elterjedési adatok feltüntetésével.

Magyarország nagytájainak becsült feltártsága a 3.1. táblázatban megadott százalékokkal jellemezhető (Vilicsics & Hornung, 2010b).

2.1. táblázat: A hazai Oniscidea fauna feltártsága az UTM hálótérkép alapján.

tájegység	becsült feltártság
Északi-középhegység	kb. 8%
Alföld	kb. 15%
Kisalföld	kb. 25%
Nyugati-peremvidék	kb. 38%
Dunántúli-középhegység	kb. 63%
Dunántúli-dombság	kb. 96%
Budapest	±100%



2.12. ábra: színező elemek földrajzi eloszlása Magyarország területén.

A hazai *Oniscidea* alapfaunát széles ökológiai toleranciájú európai fajok alkotják, de olykor jelentős állatföldrajzi hatások is érzékelhetők. Ritka, természetes 'színezőelemek' a Dél-Dunántúlra, Északi-középhegységre és a Felső-Tisza vidékre jellemzőek (2.12. ábra). Az alpesi, illír és balkáni faunaelemek mutatják, hogy a régió az ászkarák fajok

számára is egy biogeográfiai 'útkeresztvezető', mint az már annyi más taxonról is kimutatható volt (pl. Vörös, 2014). Újabb fajok felbukkanása várható a keleti határszéleken, a Maros, Körösök és mellékfolyóik völgyeinek fauna közvetítő hatására (2.12. ábra kérdőjele).

A csak a Dunántúlon előforduló őshonos szárazföldi ászka fajok száma faunánk 16 %-a (*Tachysoniscus austriacus*, *Trichoniscus crassipes*, *T. steinboeckii*, *T. bosniensis*, *T. nivatus*, *Hyloniscus vividus*, *Calconiscellus karawankianus*, *Protracheoniscus franzi*, *Porcellium recurvatum*). Emellett számos betelepült fajunk csak ebből a régióból került eddig elő (*Chaetophiloscia cellaria*, *Agabiformius lentus*, *Proporcellio vulcanius*, *Porcellio laevis*, *Porcellio dilatatus*).

A természetes és a szinantrop élőhelyek Isopoda faunája élesen elkülönül (Hornung et al., 2008, 2009a). A Dunántúli khg., Kisalföld és Alföld Isopoda faunáját gyakori európai, nem ritkán zavarást jelző fajok alkotják. A városok ászkafaunája bizonyos lokálisan elterjedt specialisták mellett mediterrán, holarktikus és kozmopolita fajokból tevődik össze (ld. még 3.3.1. fejezet). A behurcolt fajok városokban nem ritkák, de természetes élőhelyeken (még) nincsenek jelen. Az emberi hatás az új fajok megjelenésében jelentős, ezért számítani kell egzotikus fajok feltűnésére, de elsősorban antropogén hatás alatt álló habitatokban (ld. pl. 2.2. táblázat).

A hazai fajok állatföldrajzi értékelése:

Illír és balkáni faunaelemek: *Calconiscellus karawankianus*, *Hyloniscus vividus*, *Porcellium recurvatum*, *Trichoniscus bosniensis*. Előfordulásuk: Vas, Zala, Somogy, Baranya megyék, Őrség, Dráva mente, Mecsek hg.

Alpi fajok: *Tachysoniscus austriacus*, *Trichoniscus steinboeckii*, *T. crassipes*, *T. nivatus*, *Protracheoniscus franzi*

Előfordulásuk: Soproni, Kőszegi hg., Dél-Dunántúl

Kárpáti fajok: *Ligidium intermedium*, *Hyloniscus transsilvanicus*, *Trachelipus difficilis*. Előfordulásuk: Északi-khg., Felső-Tiszavidék

Nyugat- és közép-Európai fajok: *Porcellium conspersum*, *Armadillidium opacum*, *A. pictum*, *A. zenckeri*, *Oniscus asellus*. Előfordulásuk: jellemzően középhegységi fajaink

Mediterrán faunaelemek: *Buddelundiella cataractae*, *Platyarthus schoblii*, *Armadillidium nasatum*, *Agabiformius lentus*, *Chaetophiloscia cellaria*, *Proporcellio vulcanius*, *Cordioniscus stebbingi*, *Paraschizidium coeculum*, *Trichorhina tomentosa*. Előfordulásuk: városokban, zömmel üvegházakban, botanikus kertekben, parkosított helyeken megjelenő, behurcolt fajok.

Trópusi fajok: *Reductoniscus costulatus*, *Trichorhina tomentosa*. Eddig kizárólag üvegházakból kerültek elő (2.2. táblázat).

2.2. táblázat: A hazai faunában új fajok (2000 – 2019) *E: erős emberi hatás érvényesül (település, mezőgazdasági terület, üvegház); T: természetközeli élőhely. Kilenc faj lakott (épületek, kertek, üvegház), öt faj természetközeli területeken.

fajok	közlő	természetesség*
<i>Trichorhina tomentosa</i>	Korsós et al., 2003	E
<i>Armadillidium nasatum</i>	Farkas & Vadkerti, 2000	E
<i>Ligidium intermedium</i>	Kontschán, 2002	T
<i>Protracheoniscus franzi</i>	Farkas, 2003	T
<i>Proporcellio vulcanius</i>	Farkas, 2004	E
<i>Reductoniscus costulatus</i>	Kontschán, 2004	E
<i>Platyarthus schoblii</i>	Tartally et al., 2005	E
<i>Agabiformius lentus</i>	Vilisics, 2007	E
<i>Trichoniscus bosniensis</i>	Vilisics, 2007	T

<i>Trichoniscus steinboeckii</i>	Vilisics, 2007	T
<i>Trichoniscus crassipes</i>	Vilisics, 2007	T
<i>Paraschizidium coeculum</i>	Vilisics, 2007	E
<i>Cordioniscus stebbingi</i>	Vilisics, 2007	E
<i>Chaetophiloscia cellaria</i>	Vilisics, 2007	E

2.2.2. Magyarországi élőhely típusok fajgazdagsága, fajkompozíciója

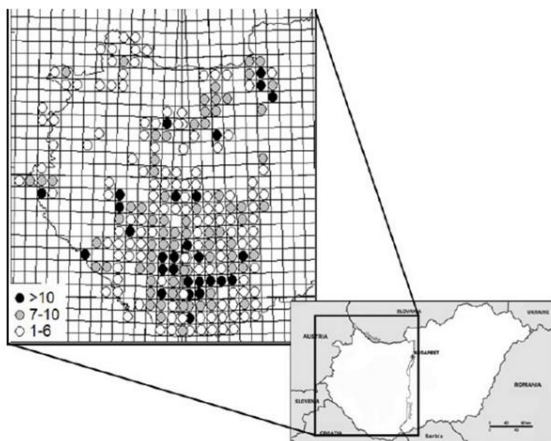
A fajgazdagság eloszlása tovább volt elemezhető a fajok *habitat* szintű megjelenése, a fajok jelenléte, hiánya bináris adatai alapján.

Vizsgálataink *kérdése* volt a fajok habitat típusok közötti megoszlása; van-e a fajoknak preferenciája habitat típusok iránt, lehet-e a fajokat valamilyen, a habitathoz kötődő jellemző háttérváltozó meglétéhez kötni?

Az elemzés a dunántúli régió és Budapest agglomerátum 243 UTM négyzete 785 adata alapján, illetve az azok közül statisztikai értékelésünkhöz is felhasználható 758 adat alapján volt lehetséges.

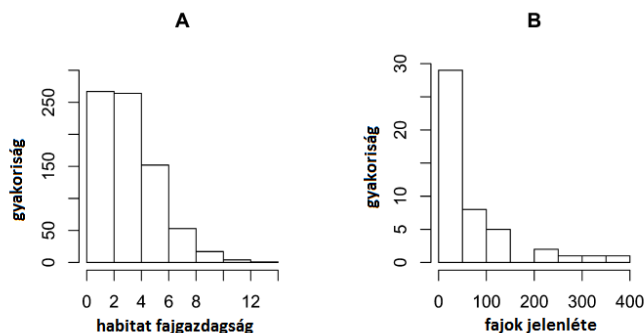
Az együttesek összetételét a sokváltozós regressziós fa (MRT/TöReFa – 'multivariate regression tree') eljárással elemeztük. Főkomponens analízist (PCA - Principal Components Analysis) használtunk a MRT eredmények értékelésére. A fajcsoportokon belüli jelenlét és az élőhely klasszifikáció szerinti összetétel közötti asszociációt a Khi négyzet próbával teszteltük. Az adatok kezelésére a MEFA ([http10](http://10)), míg a MVPART add-on software csomagot (De'Ath, 2002) és R software-t és programozó környezetet vettünk igénybe.

A Dunántúlhoz és Budapest agglomerációs területéhez tartozó földrajzi régióból összesen 47 valid faj előfordulását igazoltuk (**F2** táblázat). Ez a szám a jelenleg ismert magyar terasztrisz aszkarák fauna (**F1** táblázat) 82%-át jelenti. Az adatok értékelése során megállapíthattuk, hogy a diverzitás, hotspot-ok helye különbözik a természetes és a zavarást tűrő fajok esetén (településektől távol, ill. azok közelében, legtöbbször azokon belül). Natív fajok esetében 'forró pontoknak' (> 10 faj UTM négyzetenként; 2.13. ábra) számítanak a Mecsek hegység (22 faj/UTM), a Dráva mente (16 faj/UTM), míg Budapest agglomerátum (összesen 28 faj) és egyes faunisztikailag jól feltárt városok (Pécs – összesen 24 faj; Kaposvár – összesen 21 faj) a főleg behurcolt, szinanthróp vagy habitat generalista fajokból összetevődő együttesekkel jellemezhetők. A legtöbb faj ritkának bizonyult, 1 – max 50 lelőhelyen volt jelen (Σ 758 minta; 2.14.B ábra). A 10 km-es UTM cellák szerinti faj- és fajgazdagság eloszlás aszimmetrikus, 1 és 28 faj között változott: átlagosan 3, és a legtöbb élőhelytípusban alacsony, átlagosan kevesebb, mint 5 faj.



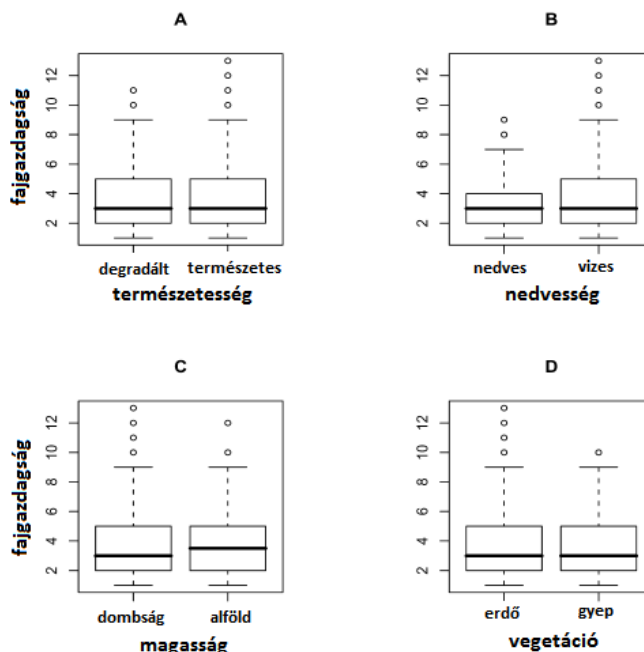
2.13. ábra: Az *Oniscidea* elterjedési adatokkal rendelkező UTM egységek elhelyezkedése és fajszámai. A körök jelzik azokat az UTM egységeket, ahonnan az adatok származnak. A körök színe a fajszámra utal (ld. jelmagyarázat) (Hornung et al. 2008).

Bár az átlagos fajgazdagság (α -diverzitás) alacsony (2.13., 2.14.A, 2.15. ábrák), a fajegyüttesek összetétele magas kicserélődési rátát, magas –helyek közötti–különbséget (β -diverzitás) mutat.



2.14. ábra: A fajgazdagság eloszlása (A) és a fajok lelőhelyenkénti gyakorisága (B) (47 faj a 758 dunántúli lelőhely alapján).

2.15. ábra: A fajgazdagság értékei az egyes habitat osztályokban, amelyek a természetességen (A), nedvessé viszonyokon (B), tengerszint feletti magasságon (C) és a vegetáció típuson (D) alapulnak. (A boxok a mediánt és quartiliseket, a bajusz a minimum-maximum értékeket, a körök a kiugró értékeket jelzik.)



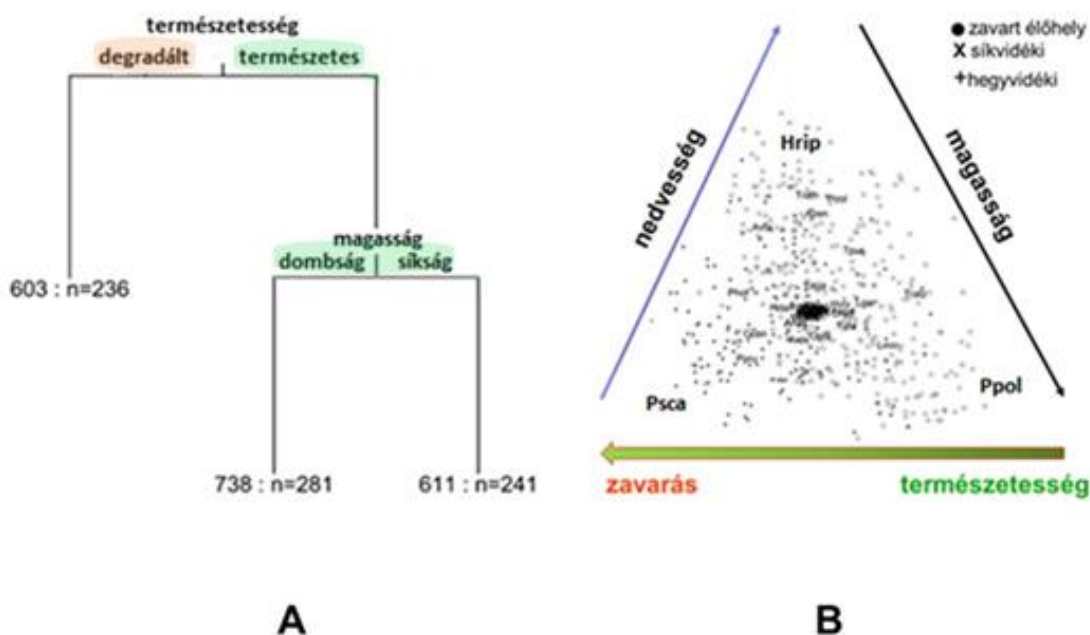
A fajegyüttesek összetétele helyi skálán az élőhelyek zavartságának mértékével (degradált – természetes), a tengerszint feletti magasságukkal (alföldek – középhegységek) összefüggést mutat. A habitatok fajgazdagsága eléggé homogén volt (2.15.A), de a GLM elemzés azt eredményezte, hogy a fajgazdagság szignifikánsan magasabb a természetes, nedves élőhelyeken, mint az ugyancsak nedves, de degradált, zavart habitatokban. Az egyes fajok lokális megjelenésére az *élőhely természetessége és nedvesség viszonya bizonyult a legfőbb befolyásoló tényezőnek*, nem nagy különbségekkel (2.15.A-B ábra). A nyílt növényzet az erdőkhöz képest negatív hatással volt a fajgazdagságra. A természetesség fő hatásként nem, csak a növényzettel kölcsönhatásban volt szignifikáns. A természetközeli gyepterületeken a fajgazdagság magasabb, mint a degradált nyílt élőhelyeken. Zavarást jelző fajok csak a legtermészetesebb, legvédelettebb erdőrezervátumokból nem kerültek elő.

A zavart élőhelyek egyértelműen elkülöníthetők a természetközeliektől Oniscidea faunájuk összetétele alapján. A hazai természetes/természetközeli élőhelyeken az Isopoda együttesek fajszerkezetek (4 – 6 faj). Legnagyobb a fajgazdagság a város – erdő határterületeken (10 – 15 faj). A Dunántúl Oniscidea faunájának összetételében egyaránt jelen vannak a tág tűrésű, elterjedt fajok és a szűk toleranciájú, esetleg ritka fajok.

A sokváltozós regressziós fa elemzés alapján három élőhely csoport különíthető el típusuk szerint (2.16.A ábra), a PCA alapján eléggé elkülönülő faj-együttesekkel (2.16.B ábra). A csoportokon belül, az

együttjáró fajok között szignifikáns asszociáció volt igazolható (Pearson c^2 test, $c^2 = 622.913$, $df = 10$, $p < 0.0001$, vö. rész %-ok, **F3** táblázat). A fajok nagy része a PCA biplot alapján nem mutat határozott preferenciát (2.16.B. ábra). Számos közülük azonban mégis egyértelműen besorolható élőhelyi megjelenése alapján: pl. míg a *P. scaber* a degradált, addig a *H. riparius* a természetes síksági, a *P. politus* előfordulása pedig a természetes, hegységi élőhelyekhez köthető.

A fajgazdagság aggregált képet mutat élőhely típusoknak megfeleltethetően: a legtöbb faj a természetes/természetközeli erdőkhöz kötődik, míg a legalacsonyabb fajszámmal a gyepek jellemezhetők. A nyílt növényzet az erdőkhöz képest negatív hatással volt a fajgazdagságra. A természetesség fő hatásként nem, csak a növényzettel kölcsönhatásban volt szignifikáns. A természetközeli gyepterületeken a fajgazdagság magasabb, mint a degradált, nyílt élőhelyeken. A fajgazdagság csökkenő sorrendjében: természetes erdők > lakott területek (városok > falvak) > mezőgazdasági környezet > természetes gyepek. Fajszám szerint: 33 > 28 > 24 > 18.



2.16. 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 példafajok neveinek rövidítései: Hrip – Hyloniscus riparius; Psca – Porcellio scaber; Ppol- Protracheoniscus politus.[Hornung et al. (2008) ábra módosítása.)

2.3. táblázat: A fajok gyakorisági kategóriái (243 UTM egység alapján).

UTM szerint	összes (adatszintű) előfordulás szerint
1 - 10 UTM = nagyon ritka	1 - 20
11 - 30 UTM = ritka	20 - 50
31 - 60 UTM = szórványos elterjedésű	50 - 100
61 - 100 UTM = elterjedt	100 - 150
101 -165 UTM= nagyon elterjedt	≥ 150

Előfordulásuk alapján a leggyakoribb és földrajzilag a legszélesebben elterjedt kategóriába öt faj sorolható (2.3. táblázat; >101 UTM): *Armadillidium vulgare* (169 UTM), *Hyloniscus riparius* (168 UTM), *Porcellium collicola* (164 UTM), *Trachelipus rathkii* (127 UTM) and *Protracheoniscus politus* (97 UTM). Közülük is kitűnik az *A. vulgare* (358 adat) és a *P. collicola* (312 adat), amelyek gyakorlatilag természetközeli és degradált élőhelyeken egyaránt megjelennek (**F2**, **F3** táblázat). A környező régiókkal való összehasonlításban úgy tűnik, számukra a Kárpát-medence optimális lehetőségeket biztosít mind regionális, mind lokális skálán, mivelhogy minden fő élőhely típusban megjelennek, mind zavart, mind természetközeli, mind nedves, mind mérsékelten száraz állapotok mellett (Korsós *et al.*, 2002; Farkas, 2004b,c, 2005, 2006, 2007; Vilisics & Farkas, 2004, Tuf & Tufová, 2005). A 25 természetes (natív) faj mellett 22 behurcoltat, megtelepültet, illetve kozmopolitát találtunk. Azaz a fajok 47%-a nem jellemzően előforduló eleme natív szárazföldi ászkarák faunánknak. Azonban a természetközeli, nem zavart élőhelyeken a széles elterjedésű fajok elvétele jelennek meg, azokat főként a mérsékelten zavart városi, külvárosi helyeken találhatjuk (pl. *Porcellionides pruinosus*, *Porcellio spinicornis*). Ezekre a 'megtelepült behurcolt faj' elnevezést javaslom. Feltűnő, külön érdekesség, hogy a Porcellionidae család összes hazánkban élő faja (6) zavart, jellemzően nem nedves élőhelyeken jelenik meg, amiből arra következtettem, hogy ökológiai igényeik hasonlóak az ember közvetítette (széthurcolt) fajokéhoz.

A több, mint 50 lelőhelyi adattal rendelkező fajok között vannak olyanok, amelyek az alacsony tengerszint feletti magasságú, alföld jellegű helyekhez kötődnek (*Trachelipus rathkii*, *Hyloniscus riparius* és *Armadillidium zenckeri*). Ezek főként vízparti habitatok, fűz-nyár ligeterdők, vagy égeresek lakói. De a *T. rathkii* és a *H. riparius* emberi településeken is gyakori (pl. Farkas & Vilisics, 2006; Giurginca, 2006; Giurginca *et al.*, 2017; Korsós *et al.*, 2002; Navrátil, 2007). Ez a két faj a közép- és kelet európai természetes életközösségek gyakori faja (Farkas, 1998; Tuf, 2003).

A magasabban fekvő területek gyakori fajainak pl. a *Protracheoniscus politus*, és *Lepidoniscus minutus* fajok bizonyultak. Más közép európai lombhullató erdőkre is jellemzők (Hudáková & Mock, 2006; Mock *et al.*, 2007; Tuf & Tufová, 2005). A kevésbé gyakori fajok, mint a *Ligidium germanicum*, *Hyloniscus vividus* és *Trichoniscus steinboeckii* jellemzően lokális elterjedésűek mind Magyarországon, mind Európa más részein (Gruner, 1966; Schmöller, 1965; Strouhal, 1958). Az említett öt leggyakoribb fajhoz városi és agro-ökoszisztémákban hozzá adódhatnak a *Porcellio scaber*, *Cylisticus convexus* és *Porcellionides pruinosus* fajok. Ezek a világ sok részén közönségesek.

Az *Androniscus roseus* is tipikusnak mondható különböző zavartságú szinanthróp élőhelyeken (Tuf & Tufová, 2008; Riedel *et al.*, 2009), de a Dunántúlon nem túl gyakori. Adataink kvantitatívan igazolták a korábbi tapasztalati alapon alkotott fajminősítéseket (Hornung *et al.* 2007c). Szignifikáns összefüggéseket találtunk fajok, fajcsoportok megjelenése és az élőhely típusok között, bár ez a régió nem minden fajára érvényes. Néhány tapasztalatok alapján javasolt kategória és élőhely szintű faj megjelenése között különbség adódott (**F3** táblázat). Az ilyen eltérésekre adható magyarázat lehet 1) a kérdéses élőhely alacsony zavartsága, 2) kedvező mikroélőhelyek, mint menedékhelyek jelenléte mérsékelten zavart élőhelyeken (*Haplophthalmus montivagus*, *Ligidium hypnorum*, *Orthometopon planum*), vagy éppen 3) a természetközeli és zavart élőhelyek közötti kapcsolat, ökológiai folyosó megléte (*Cylisticus convexus*).

Ritka fajok: < 10 UTM négyzetből került elő a fajok 53% -a. Ha a városi élőhelyeket leszámítjuk, ez az arány <30%. A legritkább fajok a szűk elterjedésű, természetes ökoszisztémákban élő, élőhely specialista fajok, a hazai Oniscidea fauna színező elemei:

Haplophthalmus hungaricus (endemikus, Északi-khg.)

Mesoniscus graniger (Északi-khg., ANP-Baradla barlangrendszer)

Philoscia affinis (középeurópai, Bakony)

Porcellium recurvatum (alpi, DNy Dunántúl)

Calconiscellus karawankianus (illír, Dél-Dunántúl)

Tachysoniscus austriacus (alpi, Soproni hg.)

Trichoniscus crassipes (alpi, Mecsek)

Trichoniscus bosniensis (balkáni, Mecsek)

Egyes régiók fajainak geográfiai léptékű mintázatával a korábbiakban is foglalkoztak a taxon kutatói. Így Herold (1930) a Kelet-balti régió, míg Verhoeff (1931) Németország 10 nagy területét, valamint a környező alpi és mediterrán régiók faunáját jellemezte. Beyer (1964) közép-Németország szárazföldi ászkarájkait próbálta földrajzilag értelmezhető csoportokba rendezni. Taiti és Ferrara (1989) Olaszországban, Toszkána hat fő geográfiai egységének gazdag isopoda faunáját elemezte. Finomabb skálán, különböző hosszúságú transzektek mentén dolgozott Miller (1938) a San-Franciscó-i öböl régiójában, Chelazzi és Ferrara (1978), Schmalfuss és Ferrara (1982) Szomáliában, valamint Warburg és Hornung (1999) É-Izrael mediterrán részén.

Warburg publikálta (2007) hosszú távú (80 év) adatainak elemzését Izrael szárazföldi Isopoda fajai eloszlásáról. Ebben összesen 637 lokalitás és 3349 gyűjtési adatát használta fel. Ennek eredményeként 41 fajt említ (ami fajszám meglepően alacsonynak tűnik a környező régiók fajszám adatai alapján: a szomszédos országokat is beleértve (Szíria, Libanon, Jordánia) 72 faj ismert a régióból (Schmalfuss, 1998); Görögországban a kontinensen 190, míg szigetekkel együtt 242 ismert (Sfenthourakis & Hornung, 2018).

Galilea (Izrael) földrajzi területének főként mediterrán régióján belül, egy Ny-K-i 70 km-es transzekt mentén korábban végzett vizsgálatunk (Warburg & Hornung, 1999) azt eredményezte, hogy a talált 30 szárazföldi ászkarak faj eloszlási mintázata nem volt egyenletes sem habitatok (tengerparti síkság, gyepek, bokros és erdős vegetáció), sem az érintett életföldrajzi régiók (mediterrán, szemi-arid) szerint. Egyetlen faj, a -Magyarországon szinantropként megjelenő, és igen elterjedt- *Porcellionides pruinosus* volt jelen minden vizsgált egységben. A fajgazdagság is eltért mind biogeográfiai, mind habitat skálán. A legtöbb faj a mediterránhoz tartozó Carmel és Gilboa hegységekben (20, ill. 14) volt kimutatható, amit a tengeri hatás alatt álló parti síkság követett 12 fajjal, közülük öt kizárólagosan csak ott jelent meg. A szemi-arid Jordán völgy alacsony fajszámában (4) ugyancsak két jellemzően ott élő faj volt jelen (a Negev sivatagra jellemző *Hemilepistus reaumurii* (Milne-Edwards, 1840) és *Armadillo albomarginatus* Dollfus, 1892). A habitatok közötti β diverzitás alacsonynak adódott, a hasonlóság a legalacsonyabb a biogeográfiai régiók skáláján volt.

Magasság szerinti fajgazdagság *regionális* varianciáját sejtetik Lopes és mtsi (2005) eredményei: egy 1000 m-es magassági gradiens mentén, a tengerparti síkságtól, magashegyi lejtőkön át, magashegyekig (41 gyűjtőhely, egyórás időgyűjtés) azt tapasztalták, hogy a magashegyi lejtők a legfajgazdagabbak, 3 kizárólagos, 2 közös fajjal. Arra a következtetésre jutottak, hogy az ok nem biogeográfiai. A vizsgált élőhelyek nincsenek egymással összefüggésben; a hatótényező talán a talajtípus és a kitettség/lejtő és annak összefüggései a talaj és az avar minőségével, az avar mennyiségével, dinamikájával.

Legfőbb megállapítások, eredmények, következtetések

- A hazai Isopoda fauna a nyugat-, kelet- és dél-európai országokhoz képest alacsonyabb fajszámot mutat.
- A hazai Isopoda alapfaunát széles ökológiai toleranciájú európai fajok alkotják, de olykor (elsősorban földrajzi határ széli helyzetekben) jelentős állatföldrajzi hatások is érzékelhetők.
- A csak a Dunántúlon előforduló őshonos ászka fajok száma faunánk 16 %-a.
- A természetes és a szinantrop élőhelyek Isopoda faunájának összetétele élesen elkülönül. Az emberi hatás az új fajok megjelenésében jelentős, ezért számítani lehet egzotikus fajok feltűnésére.
- Az adatok élőhely típus szerinti értékelése során megállapíthattuk, hogy a diverzitás, 'hotspot'-ok helye különbözik a természetes és a zavarást tűró fajok esetén.
- A 10 km-es UTM cellák szerinti faj és fajgazdagság eloszlás aszimmetrikus, 1 és 28 faj között változott. Átlagosan 3, és a legtöbb élőhely típusban alacsony, kevesebb, mint 5 faj.
- A habitatok fajgazdagságára azok természetessége és nedvesség viszonya bizonyult a legfőbb befolyásoló tényezőknek.
- A fajegyüttesek összetétele helyi skálán az élőhelyek zavartságának mértékével (zavart – természetközeli), a tengerszint feletti magasságukkal (alföldek – hegységek) összefüggést mutat.
- A dunántúli régióra jellemző előfordulásuk alapján leggyakoribb és földrajzilag a legszélesebben elterjedt fajok kategóriájába öt faj sorolható: *Armadillidium vulgare* (169 UTM), *Hyloniscus riparius* (168 UTM), *Porcellium collicola* (164 UTM), *Trachelipus rathkii* (127 UTM) és *Protracheoniscus politus* (97 UTM). Közülük is kitűnik az *A. vulgare* (358 adat) és a *P. collicola* (312 adat), amelyek gyakorlatilag természetközeli és degradált élőhelyeken egyaránt megjelennek. A Porcellionidae család minden tagja (6 faj) bolygatott, jellemzően nem nedves élőhelyeken fordul elő.

2.3. Habitat és habitaton belüli (mezo/mikro-habitat) szintű eloszlási mintázatok

Az ászkák a már említett széles skálájú adaptációs mechanizmusaik révén gyakorlatilag minden élőhelytípusban megjelennek. (Természetesen egy-egy faj előfordulása ennél sokkal korlátozottabb, és annak tolerancia viszonyaitól, életmenet stratégiájától függ.) Egy adott habitaton belül mindig a kriptozoikus mikroélőhelyeken találhatók, mint például kövek, kidőlt fatörzsek, vagy azok leválóban lévő kérge alatt, avarban, a talaj felső rétegében, talajrepedésekben. Ez lehet fajra jellemző tulajdonság (pl. a *Trachelipus ratzeburgii*, *Cylisticus convexus*, *Orthometopon planum* jellemzően a kidőlt fák laza kérge alatt aggregálódnak). Az ilyen fajok a talaj felszínén keveset mozognak, így talajcspadás gyűjtés során alulreprezentáltak. Ennek oka lehet nedvesség-, vagy éppen melegigényük, azaz ily módon igyekeznek elkerülni a kiszáradást (Cloudsley-Thompson, 1956, 1959; Den Boer, 1961). A párologtatás mérséklésére a legegyszerűbb viselkedési mód az éjszakai aktivitás, amikor a levegő páratartalma magasabb, így a vízvesztés veszélye jelentősen csökken. A nappali időszakban az egyedek un. menedékhelyeken, kisebb - nagyobb csoportokban aggregálódnak (Allee, 1926, 1929; Broly *et al.*, 2012, 2013; Cloudsley-Thompson & Constantinou, 1987; Devigne *et al.*, 2011; Drahoukoupilová & Tuf, 2012; Hassall *et al.*, 2010; Hornung, 1984, 1989; Hornung & Warburg, 1995a,b; Takeda, 1984; Tuf & Jeřábková, 2008). A populáción belül az egyedek diszpergáltsága csomós (pl. Gallé *et al.*, 1989; Warburg, 1968). Aggregációjuk az un. menedékhelyeken ('shelter site'), a túlélésüket biztosító kedvező mikroklimájú foltokban lokalizálódnak. Eszerint az élőhelyeket, habitatokat

mikrohabitatokra tagolhatjuk az ászkák 'coarse-grained' típusú környezeti válasza, *heteromorfia érzékenysége* alapján (Hassall, 1996; Hassall *et al.*, 2002; Hornung, 1991; Hornung & Warburg, 1995a).

Az ászkák élőhelyen belüli térbeli eloszlására már a legkorábbi irodalomban találunk utalást (Herold, 1925; Meinertz, 1944; Miller, 1938; Sorensen & Burkett, 1977; Verhoeff, 1931). Azóta is minden, az ászkák ökológiáját célzó dolgozat említést tesz eloszlási viszonyokról. A legtöbb publikált, ászkarákokon történt ökológiai vizsgálat értelemszerűen élőhely, habitat szinten, és azon belül történt (pl. Hornung, 1991; 1994; Hornung & Warburg, 1995b, 1996; Hornung *et al.*, 2011; Judas & Hauser, 1998). Gyakori a különböző típusú élőhelyek összehasonlítása (pl. Farkas *et al.*, 1999; Hassall *et al.*, 2003; Herold, 1930; Hornung & Warburg, 1995b, Warburg & Hornung, 1999), vagy egyedek eloszlása populáción belül (pl. Hassall *et al.*, 2002; Hornung & Warburg, 1996; Araujo & Bond-Buckup, 2005). Habitatokon átívelő, habitat határokat érintő, tájegység szintű, vagy éppen ellenkezőleg, habitaton belüli, mezo-, mikrohabitat skálán történt Oniscidea eloszlást célzó vizsgálat ritkább az irodalomban (Hornung, 1984, 1989, 1991; Hornung & Warburg, 1995a, 1996; Vilisics *et al.*, 2011), nemzetközi vonatkozásban is (De Schmedt *et al.*, 2019).

Gyakran téma az egyedek vertikális mozgása (Brereton, 1957; Cole, 1946; Davis *et al.*, 1977; Den Boer, 1961). A horizontális ('lateral movement') mozgás évszakos jelenségét Den Boer (1961), Hassall *et al.* (1992), Hornung (1991) és Hornung & Warburg (1995a,b), valamint Paris (1963) említik. A populációk términtázatának vizsgálata mellett, a populációk eloszlásának időbeni átrendeződése is az ökológiai vizsgálatok egyik központi témájává vált (Blocker *et al.*, 1972; Denno & Grissel, 1979; Györfly & Kincsek, 1986; Györfly & Karsai, 1991; Hanski, 1989; Hornung, 1991; Hornung *et al.*, 1992; Hornung & Warburg, 1995a,b; Taylor & Taylor, 1983; Raatikainen, 1971). A térbeli átrendeződés logikus velejárója a foltos élőhelyen létező populációk túlélésének, főleg az évszakos biotikus, abiotikus változások fényében. Ennek követése általában igen nehéz mozaikos jellegű élőhelyeken, különösen, ha a mikrohabitat foltok határai nem elég élesek.

A mikro-skálájú ökológiai vizsgálatok létjogosultságát alátámasztják a közösség szerkezet és a fajok abundancia viszonyainak ilyen kisléptékű szignifikáns eltérései, mint pl. csigafajok és más makrogerinctelenek eloszlása kidőlt fák vs avar viszonylatában (Kappes *et al.*, 2007; Solyomos & Páll-Gergely, 2007; Solyomos *et al.*, 2009).

A talajfelszínen mozgó makro méretű gerinctelenek ökológiai értékelési célú gyűjtésére az egyik leggyakrabban használt módszer a talajcsapdák alkalmazása. Ez a talajfelszíni ízeltlábúak gyűjtésére alkalmazott leghatékonyabb technika, amely hosszú távú csapdázás mellett jól tükrözi –a fajösszetétel mellett– a vizsgálni kívánt populációk felszíni aktivitását, annak dinamikáját, alkalmas a különböző területek összehasonlítására és az élőhely jellemzésére (Barber, 1931; Standen, 2000; Topping & Sunderland, 1992). A talajcsapdás mintavételek során tisztában kell lennünk annak korlátaival is (de Oliveira *et al.*, 2019). A fogásokat az aktuális egyedsűrűségen túl befolyásolja az állatok felszíni aktivitása, annak időbeni változása is (Gist & Crossley, 1973; Greenslade, 1964; Samu & Sárospataki, 1995). Tudjuk, hogy ez a módszer szelektív a kisméretű fajokra, illetve a fajok fiatalabb egyedeire (Luff, 1975; Topping & Sunderland, 1992): azok nem, vagy nem arányos reprezentativitással esnek a csapdába. Ugyanakkor, ha ugyanazon faj azonos módszerrel, időben szinkron mintázott populációinak adatait hasonlítjuk össze, a köztük mutatkozó különbség abszolút, és valós okokra vezethető vissza.

Felvételezéseinkben a talajcsapdákat transzekt mentén, vagy csapdacsoportokban, -hálózatban elhelyezve alkalmaztuk. A gyűjtési adatokat gyűjtési periódusonként 1 napra és 1 csapdára standardizáltuk a statisztikai feldolgozáshoz.

Egy-egy közösség minőségi, faji összetételének feltárása, legfinomabb skálájú (mikro-élőhelyi) mintavételezése kézi gyűjtéssel történt (Aggtelek-töbrök; Budapest, Budatétény) (20 perc/minta, vagy 60 perc/habitat: Pest-Buda projektek). A fajösszetétel eloszlása, faji populációk abundanciája alapján a mezohabitat szinthez kapcsolhatóan diverzitást számoltunk [fajgazdagság, diverzitás indexek (Shannon, Simpson), egyenletesség].

A heterogén élőhelyfoltok közti eloszlásviszonyok összehasonlítását az adott fajok éves összesített abundancia adatai alapján végeztük. A sokváltozós módszerek közül a különböző esettanulmányokban a Czekanovski index -csoportátlagon alapuló- cluster analízisét, és főkomponens (PCA, CCA), redundancia analízis (RDA) ordinációs technikákat alkalmaztuk a hasonlóságok, különbségek, a fajok és háttárváltozók (talajparaméterek, növényzeti jellemzők) kapcsolatának kimutatására. További felhasznált értékelési módszerek: Rényi diverzitás, Sørensen index, Indikátor faj (IndVal) elemzés.

A fajok populációinak habitat szintű vizsgálata adott esetekben tovább bontható, és mezo-, sőt olykor mikroélőhelyek skáláján is értelmezhető. Saját tapasztalataim arra a felismerésre vezettek, hogy a vizsgált szárazföldi ászkarák (Oniscidea) populációk eloszlása legegységesebben a cönológiai skálát követi, azaz nagyon jól összefüggésbe hozhatók a növénytársulások, növényzeti foltok kiterjedésével (Hornung 1991, 1995/96, Hornung & Warburg, 1995a, 1996). A fajok heteromorfia érzékenysége, skálázó képessége tükröződik azok egyedeinek eloszlási mintázatában. Az apriori, az ászkák heteromorfia érzékenységeire vonatkozó vizsgálatokból levonható tapasztalataink alapján a mezo-skála érzékenységük létezésének bemutatására egy, a Budai Tájvédelmi Körzetben végzett esettanulmányunk adatait használtuk fel (ld. 2.3.1. fejezet). A több példa közül azért erre esett a választás, mert a későbbiekben bemutatandó faji szintű, populációdinamikai eredményeink is erről a helyszínről származnak. A mikroskála érzékenység bizonyítására az aggteleki karszt töbreiben végzett vizsgálatunk alapján volt lehetőség (ld. 2.3.2. fejezet).

Kérdéseink voltak, hogy 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, annak időbeni változását? A jelentős mikroklimatikus különbségek (mikroklimatikus menedékhelyek megléte) befolyásolják-e az ászka együttesek összetételét, a fajok dominancia viszonyait?

2.3.1. Habitat, mezohabitat szintű skála

A bemutatásra kiválasztott példa lokalitása a Budapesttel határos Solymár község melletti terület (Budai Tájvédelmi Körzet), a Paprikás patak menti Jegenye völgy, valamint a Felső-patak hegy (47° 35,098'N 18° 56,749'E; 47° 35,094'N 18° 57,164'E). A területről két különböző évben (2007 és 2013) különböző módszerek alkalmazásával összesen kimutatott 14 ászkarák faj egy hasonló jellegű élőhely átlagos fajgazdagságához viszonyítva magas értéknek számít, a Magyarországról eddig ismert 57 fajnak 25%-a. [Hazánk lombos erdeire általában 5-6 szárazföldi ászkarák faj együttes előfordulása jellemző (Loksa, 1966), a városi és nem városi habitatokban a fajok száma általában 10-nél kevesebb (Farkas *et al.* 1999, Vilisics *et al.* 2008a)]. Vizsgálati területünk fajgazdagságának okai a terület elhelyezkedésében (patak völgy – hegytető), illetve az azt érő hatásokban (természetközeli – zavart, urbánus átmenet) kereshetők.

A mintavételi helyeken azonban a talajcsapdák anyaga alapján kevesebb fajt, az alábbi 12-t tudtuk kimutatni, de ezek közül is az aláhúzottak voltak statisztikailag is értékelhető mennyiségben:

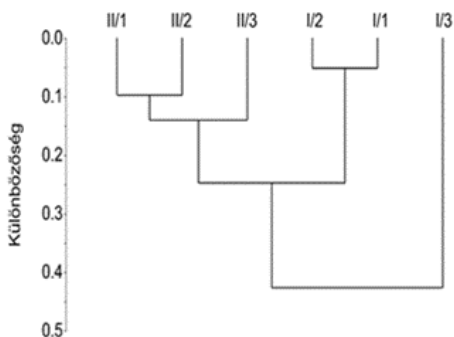
Androniscus roseus, *Armadillidium vulgare*, *Cylisticus convexus*, *Haplophthalmus danicus*, *Haplophthalmus mengii*, *Hyloniscus riparius*, *Orthometopon planum*, *Porcellionides pruinosus*, *Porcellium collicola*, *Protracheoniscus politus*, *Trachelipus nodulosus*, *Trachelipus rathkii*.

Mikroklimatikus adataink alapján a vizsgált időszakban, a 2 vizsgált mezohabitat közül az I-es területen kijelölt (Jegenye-völgy) élőhelyfoltokon alacsonyabb maximum hőmérséklet és magasabb páratartalom volt jellemző. A vizsgálati periódus alatt a talaj feletti hőmérséklet napi minimum-maximum értékei min. 5-6 ill. max. 31-33 °C, a páratartalom min. 35-45 és max. 93-100% (a folttól függően) közötti különbségeket mutattak időben. Ugyanezek az értékek a hegytetőn 5-6 és 37°C, 28-

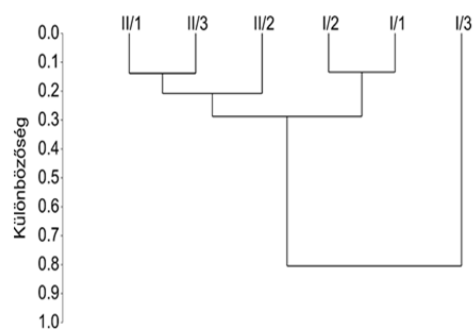
33 ill. 88-90%. A vizsgált talajparaméterek alapján elmondható, hogy a gyűjtési területeken a kis mennyiségű mészes ellenére a magas szervesanyag és magas agyag tartalom miatt a talaj kissé savanyúvá válik, elsősorban a völgyi helyzetű mintavételi foltokban (pH völgy: 6 – 6.7; hegytető 7 – 7.3). A növénycönológiai felvételezés alapján az I-es mezohabitatban a *Carpinus betulus* és az *Acer campestre* fajok domináltak, míg a II-es területen a *C. betulus* és a *Quercus robur* volt túlsúlyban. Aljnövényzetük is jelentősen különbözött mind kompozícióban, mind borításban.

A mikroklima adatok alapján a hierarchikus klaszteranalízis eredményeként kapott dendrogramok (2.17. ábra) szemléltetik, hogy az egyes területek mennyire különböznek egymástól. Megállapítható volt, hogy kezdeti elképzelésünk, miszerint az általunk kijelölt területek élőhelyfoltjai két különböző mezohabitatnak feleltethetők meg, csak részben igazolódott. A hőmérséklet és a relatív páratartalom szélsőséges értékei alapján az I/3-as mintaterület kiugróan távol áll a többtől. Csapdahelyszíneink eszerint három mezohabitat típusba sorolhatók a háttérváltozók alapján: a Paprikás-patak mellett lévő öntésterület (I/3); az I-es mezohabitat lejtős részein lévő területek (I/1,2) és a II-es területen kijelölt élőhelyfoltok (II/1-3).

A talajcsapdázás adatai alapján a gyűjtési időszakban, a területről egyébként kimutatott 12-ből összesen 5 faj került elő. Szuper domináns volt a *P. politus* (66,6%). Az *A. vulgare* (22,4%) az I/3 élőhelyfoltban dominált. Sorrendben következő a *P. collicola* (8,6%) volt, míg az *O. planum* és a *H. riparius* hasonló egyedszámmal képviseltette magát (1,2% - 1,2%). A fajok élőhelyfoltok közötti megoszlása eltérő, ami kapcsolatba hozható környezeti igényükkel és az élőhely abiotikus, biotikus heterogenitásával.



2.17. ábra: Az egyes területeket a mikroklimatikus háttértényezők alapján (hőmérséklet és a páratartalom kéthetenkénti min.-max.) összehasonlító dendrogram (Alsó-Jegenye-völgy: I/1,2,3; Felső-patak-hegy: II/1,2,3).



2.18. ábra: Az egyes területeket az ászkarák fajok abundanciája alapján összehasonlító dendrogram (a jelölések megegyeznek a 2.17. ábrán feltüntetettekkel).

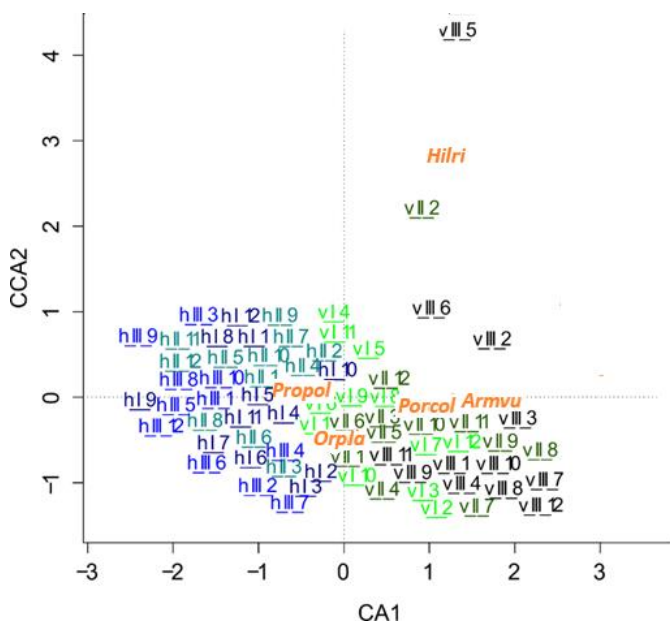
Az egyes ászkaráffajok abundanciáján alapuló hierarchikus összehasonlító klaszteranalízis dendrogramja tükrözi a mikroklimatikus háttértényezők foltonkénti összehasonlításából kapott képet (2.17-18. ábra). A fajok száma és abundanciája alapján itt is elválik a Paprikás-patak mellett lévő öntésterület (I/3); az I-es mezohabitat lejtős részein lévő másik két mintavételi hely közötti hasonlóság 80% felett van (I/1,2). A harmadik típust a II-es mezohabitatban kijelölt élőhelyfoltok képviselik, amelyek között a különbség 25% alatt marad (II/1-3) (2.17-18. ábrák).

A Shannon-féle diverzitás értékek alapján a patak mentén mintázott területek (I/1,2,3) egyértelműen fajgazdagabbak. A fajokon belüli egyedszám eloszlásban a II-es mezohabitat mutat alacsonyabb értékeket. Az I/3-as terület –az *A. vulgare* dominanciája mellett– elkülönült abban is,

hogy itt mind az 5 faj jelen volt, és az összegyedyszám is itt volt a legmagasabb (a teljes csapdázás során fogott ászkarákok egyedszámának a harmada). Minden más helyen a *P. politus* faj fordult elő legmagasabb egyedszámmal.

Korábbi vizsgálatok is igazolták, hogy a szárazföldi ászkarák fajok ugyanazon habitaton belül különböző mikrohabitatokat részesítenek előnyben (Brereton 1957, Hornung 1984, Hornung & Warburg 1996). Az ászkarákok megjelenését alapvetően klimatikus és edafikus tényezők határozzák meg (Riedel *et al.* 2009; Warburg *et al.* 1984). Ezeken kívül a már említett megfelelő mikroélőhely és táplálékforrás is fontos (Rushton & Hassall 1983, 1987; Sutton 1972).

A kanonikus korrespondencia analízis (CCA) eredménye azt mutatta, hogy az *A. vulgare*, a *P. collicola* és a *H. riparius* fajok leginkább preferált élőhely típusa az I-es mezohabitat mintavételi területei (2.19. ábra: 'v' jelzésű pontok). Utóbbi két faj a I/3 élőhelyfoltból került elő legmagasabb egyedszámban (VIII). Az *O. planum* faj esetében az alacsony egyedszámok miatt nem lehetett egyértelmű preferenciát kimutatni.



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*)

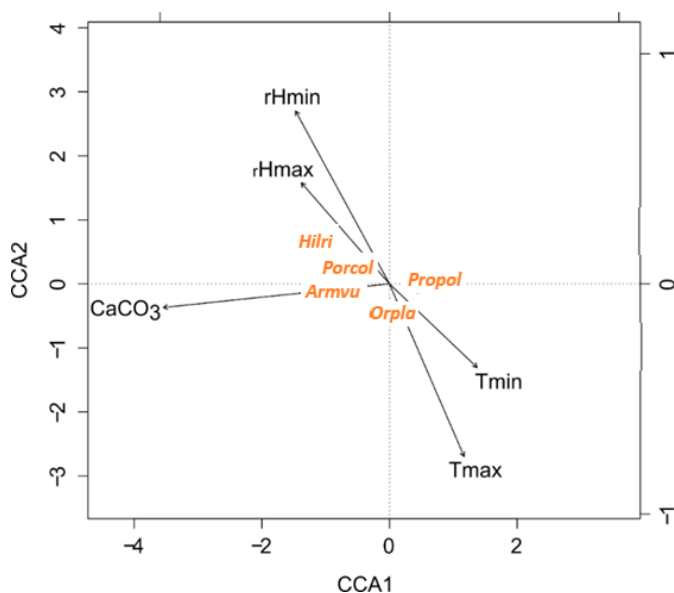
Az ábráról leolvasható, hogy a völgy (v) – hegy (h) pozíciójú mintavételi helyek 1-1 nagy, elkülönülő csoportot alkotnak.

A kanonikus korrespondencia elemzés (CCA) eredményeként kapott ábra (2.20. ábra) alapján a vizsgált háttértényezők közül az *A. vulgare* faj jelenléte leginkább a talaj CaCO_3 tartalmával függ össze. A szárazföldi ászkarákok kemény exoskeletonját mészberakódások erősítik

(Paoletti & Hassall 1999; Ziegler 2004), ez magyarázatot adhat arra, miért előnyös a kalcium-karbonát nagyarányú jelenléte. A páratartalom értékei a *P. collicola* és a *H. riparius* fajok jelenlétét befolyásolják. Az *O. planum* megjelenése a hőmérséklettel lehet összefüggésben. A *P. politus* a vizsgált területek mindegyikében nagy egyedszámmal fordult elő, ezért az elemzés nem mutatott kapcsolatot egyik háttértényezővel sem. Mindezek az eredmények összhangban vannak a fajok országos előfordulási helyei, élőhely preferenciái ismeretében kialakult képpel (ld. fajok minősítése, 3.2. fejezet).

Az említett tényezők mellett a habitatok strukturális heterogenitása is növeli az erdei ökoszisztémák ízeltlábú csoportjainak biodiverzitását (McGee *et al.*, 1999; Sulkava & Huhta, 1998).

A CCA elemzés alapján a fajösszetételt esetlegesen befolyásoló tényezők közül kiválasztottuk az általánosított lineáris modellekbe (GLM) beépíthető magyarázó változókat, melyek az élőhelyfoltok hőmérsékletének és páratartalmának kéthetenkénti minimuma és maximuma, valamint a talaj CaCO_3 mennyisége voltak (2.20. ábra). A GLM eredményei alapján a talaj szénsavas mésztartalma az *A. vulgare*, a *P. collicola* és a *H. riparius* fajok abundanciáját szignifikánsan ($p < 0,05$) növeli. Az utóbbi két faj egyedszámát rH minimum értékei marginálisan szignifikánsan befolyásolták ($0,076 < p < 0,067$).



2.20. ábra: A kanonikus korrespondencia analízis (CCA) grafikus ábrázolása. A vizsgált háttértényezők: Tmin/Tmax – hőmérséklet értékek kéthetenkénti minimuma/maximuma; rHmin/rHmax – páratartalom értékek kéthetenkénti minimuma/maximuma; CaCO₃ – talaj kalcium-karbonát tartalma. (A fajnevek rövidítése megegyezik az előző ábrán használtakkal)

A fajgazdagság minőségi összetételére jellemző, hogy mind az igényesebb, természetközeli élőhelyekre jellemző, mind ökológiaileg toleráns, széles elterjedésű, habitat generalista fajok, mind pedig az emberi közvetítéssel behurcolt/megtelepedett, vagy kifejezetten szünantróp előfordulással jellemezhető fajok megjelentek. Az

előforduló fajok közül az *A. vulgare*, *H. riparius*, *P. collicola*, *P. politus* és *T. rathkii* Magyarország leggyakoribb ászka fajai közé tartoznak (Farkas, 2005, 2006, 2007; Farkas & Vilisics, 2013; Vilisics & Hornung, 2008a).

A korábbi, hasonló szintű esettanulmányaim (Szeged-Maros ártér, Szeged-Kiskundorozsma szikese) is a populációk faji szintű, vagy abundancia különbségekben látványos megoszlását mutatták mezohabitat szinten, a háttérváltozókkal szignifikáns korellációban (mint talajnedvesség, talajhőmérséklet, talajszint feletti páratartalom, hőmérséklet, humusz- és karbonáttartalom) (pl. Hornung, 1989, 1991).

2.3.2. Mikroélőhelyi skála

Az Aggteleki Nemzeti Park Alsó hegy töbreiben, kis skálájú, vertikális környezeti grádiens mentén végzett vizsgálatunk eredményeként a fajok eloszlása egymásba ágyazottnak adódott. Számos, a karsztok lebontó gerinctelen faunájával foglalkozó tanulmány (pl.: Giurginca *et al.*, 2006; Kovács *et al.*, 2005; Mock *et al.*, 2007; Raschmanová *et al.*, 2008; Vilisics & Lapanje, 2005) ellenére munkánk volt az első, ami a szárazföldi ászkarákok finom skálájú térbeli eloszlását töbrök vertikális grádiense szerint vizsgálta. Nem ismerünk olyan tanulmányt, ami ezeknek a jelentős mélyedéseknek a természetes talajfauna megőrzésében játszott szerepét hangsúlyozta volna. A magyar erdei ászkafauna meglehetősen fajszegény, átlagosan négy fajt lehet kiemelni a jellegzetes tölgy- vagy bükkerdőkben (Hornung *et al.*, 2007b, 2008).

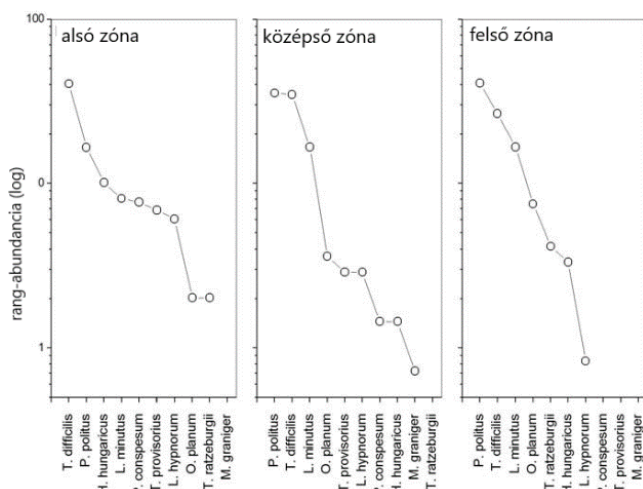
A vizsgált 16 töbrő 6-6 (összesen 96) mintája alapján az 505 gyűjtött egyed 10 fajhoz tartozott:

Haplophthalmus hungaricus, *Lepidoniscus minutus*, *Ligidium hypnorum*, *Mesoniscus graniger*, *Orthometopon planum*, *Porcellium conspersum*, *Protracheoniscus politus*, *Trachelipus ratzeburgii*, *Trachelipus difficilis*, *Trichoniscus provisorius*.

Az abundancia átlagosan legmagasabb a töbrök alján volt (ΣN 247), amit a középső (138), majd a felső zóna (120) követett. A ZIP modell szerint az össz abundancia csökkent alulról felfelé. A várt abundancia értékei: 15.4 alul, 8.6 középpütt és 7.5 a felső zónában. A nulla értékek valószínűsége 0.5 volt (részletek: Vilisics *et al.*, 2011).

A tíz faj között volt endemikus (*Haplophthalmus hungaricus*), troglafil/endogeikus (*Mesoniscus graniger*) és ritka kárpáti endemikus faj is (*Trachelipus difficilis*), amelyek külön figyelmet érdemelnek. A legabundánsabb fajok sorrendben a *T. difficilis* (35.6%), *Protracheoniscus politus* (27.5%) és a *Lepidoniscus minutus* (12.5%) voltak. Magyar viszonylatban, az általunk alkotott természetességi besorolás szerint, valamennyi a 'természetes-gyakori', vagy a 'természetes-ritka' kategóriákat képviselte (Hornung *et al.*, 2007b). Így az aggteleki karszt terület dolináiról elmondható, hogy azok igen gazdag Oniscidea fajegyüttessel bírnak, amelyek között számos ritka faj is jelen van. A dolinák diverzitása magasabb az azokat befogadó mátrixénál, a fajok eloszlása egyenetlen. Más tanulmányok akár Magyarországon (Hornung *et al.*, 2008), akár más országokban, mint Svájc (Vilisics *et al.*, 2012) és Dánia (Vilisics *et al.*, 2007b) is messze kiegyenlített fajeloszlást mutattak az együtteseken belül függetlenül a vizsgált terület természetességétől.

A vizsgált grádiensen belül a fajgazdaság magas hasonlósága ellenére a rang-abundancia görbék különbségeket mutattak a fajegyüttesek egyenletességi eloszlásában (2.21. ábra). Ezt az eredményt erősítik a Shannon H' és J' értékei, amelyek a törők aljától a felső széléig fokozatosan csökkentek. A



domináns fajokra érzékeny indexek a legalacsonyabbak az alsó zónában, jelezve a fajok abundancia eloszlásának egyenletlenségét, és bizonyítva azt, hogy a török alján nem volt igazán domináns faj. Ez annak tulajdonítható, hogy relatíve sok faj kizárólag az alsó zónában volt jelen, míg a középső és felső zónákban a habitat generalista fajok domináltak, igazolva hipotézisünket.

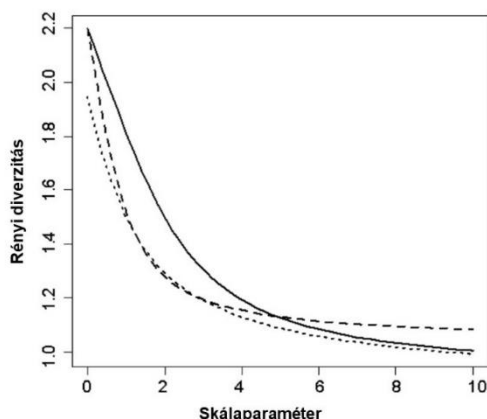
2.21. ábra: A dolinák három zónájának rang-abundancia görbéi ($\log_{10}$) adott együttesek egyenletességét, az egyes ászkafajok együttesen belüli rangját jelezve (Vilisics *et al.* 2011 nyomán).

A Rényi diverzitás ábra (2.22. ábra) szemlélteti, hogy az alsó zóna a legdiverzebb az alsóbb skála paramétereknél. A középső zónában $\alpha = 0$, hasonló fajgazdagságot mutat ($\log S$) az alsó zónájához, de a diverzitás értékek csökkennek a magasabb skála paramétereknél. Ez jelzi a felső zóna magasabb diverzitását a középsőhöz képest azaz az index érzékenységet az abundáns fajokra. Magasabb skála paramétereknél a diverzitás a középső zónában a legmagasabb, míg az alsó és felső zóna mutat hasonlóságot (alacsony diverzitás értékek).

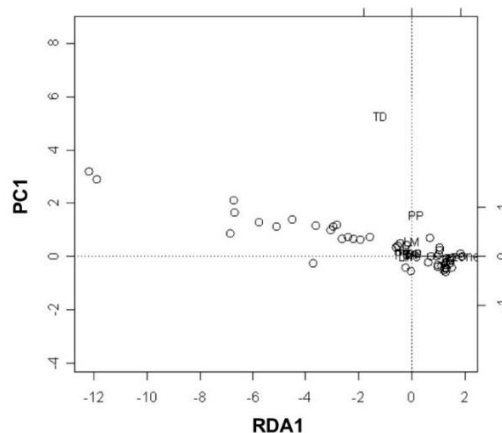
A Sørensen index az össz fajgazdaságban mutatott magas hasonlóságot a dolinák alsó és középső zónájára (99%), míg a legalacsonyabbat (52%) az alsó és felső zónára.

Az RDA analízis biplotja (2.23. ábra) a fajok megjelenésének hasonlóságát világítja meg, a vertikális grádiens hatása csak 27%-ban bírt magyarázó erővel.

Négy faj volt kimutatható minden zónából. Ezek a *P. politus*, *T. difficilis*, *L. minutus*, *O. planum*. A középső és felső zónának nem volt 'saját' faja, sem más zónával közös karakter faja. Az IndVal elemzés négy fajt mutatott (*L. hypnorum*, *H. hungaricus*, *T. provisorius*, *P. conspersum*) szignifikánsan specifikusnak az alsó zónára. Ezek mindegyike jelen volt más zónában is, tehát a felső zónára asszimmetrikus karakter fajoknak tekinthetők (IndVal > 55%).



2.22. ábra: Rényi diverzitás profilok a dolinák három zónájára: folytonos vonal – alsó zóna; szaggatott vonal – középső zóna; pontozott vonal – felső zóna (az ábrák (Vilisics et al. 2011 nyomán módosítva).



2.23. ábra: A redundancia analízis (RDA) biplotja mutatja a zonalitás hatását a fajok eloszlására. Jelmagyarázat: körök – mintavételi helyek; PP – *Protracheoniscus politus*; TD – *Trachelipus difficilis*; LM – *Lepidoniscus minutus*; HH – *Haplophthalmus hungaricus*; PC – *Porcellium conspersum*; OP – *Orthometopon planum*; TP – *Trichoniscus provisorius*; TR – *Trachelipus ratzeburgii*; LH – *Ligidium hypnorum*; MG – *Mesoniscus graniger*.

Az Aggteleki Nemzeti Park mezo-skálájú vizsgálata szerint (Kontschán 2003; Vilisics et al. 2008) az Alsó-hegy töbreinek együttese elkülöníthetők a környező, azokat magukba záró területektől. Következtetésként elmondható, hogy az Alsó-hegy Oniscidea együttese hasonló mintázatot követnek, mint ami a nagyobb, regionális skálán kimutatható volt (Hornung et al. 2008): több, széles elterjedésű faj mellett bizonyos (mikro)habitat típushoz kötődő fajok vannak jelen. Mindez jelen esetben a minden zónában jelenlévő 'habitat generalistákat', illetve a dolinák alján élő 'specialistákat' jelenti. Hiányoztak a gyakori európai és kozmopolita fajok (amelyek Magyarországon az ember közelségében jelennek meg). De jelen esetben még a helyileg gyakori közép-európai és kárpáti erdei fajok is magas természetességi értékkel bírnak. A fajeloszlás és a fajok dominancia struktúrája felhívja a figyelmet a vizsgált terület konzervációbiológiai értékére. A hiányzó vagy elhanyagolható emberi zavarás ezekben az erdőkben megakadályozza a kozmopolita/invazív fajok megjelenését. A természetes közösség igen különböző ökológiai toleranciájú fajokból tevődik össze, a ritka és érzékeny fajok megléte a kis térbeli skálán létező menedékhelyek meglététől függ. Összegzésként elmondhatjuk, hogy az ászkarákok természetvédelmének alapja a jó minőségű, komplex, menedékhelyekben gazdag élőhelyek fenntartása, ahol mind a gyakori, mind a speciális igényű fajok túlélése biztosított.

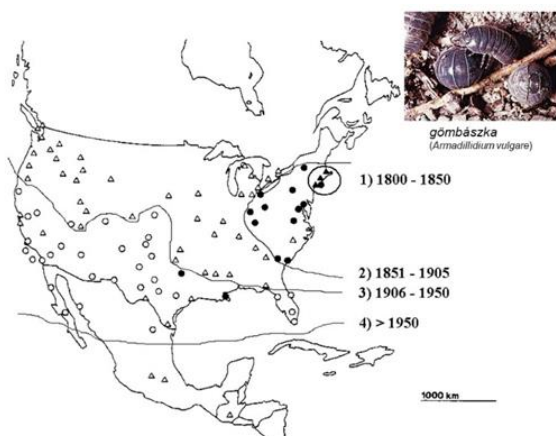
Kifejezetten a szárazföldi ászkarákok különböző skálájú mintázatáról szól egy korábbi munkánk (Hornung & Warburg, 1995a). Itt a skála egy földrajzi régió belül, élőhelyek közötti (makro-), élőhelyen belüli, 1 m²-es mintavételi egységek közötti (mikro-) és azon belüli menedékhelyek (kövek) közötti faj/egyedszám eloszlást (mini skála), kohabitációt jelentett.

Legfőbb megállapítások, eredmények, következtetések

- Az Isopoda populációk diszpergáltsága egy habitaton belül szoros kapcsolatban van az élőhely heteromorfiájával, azaz a talajfelszín, a talaj és a növénytársulások jellemzőit, változásait tükrözi, az ászkafajok a növényzettel (és az által biztosított mikroklimával) összhangban, többé-kevésbé azonos skálán képezik le a környezet heteromorfiáját.
- Elkülönülésük habitat, mezohabitat szinten fajösszetétel, és/vagy abundancia alapján nyilvánul meg.
- Az Aggteleki Nemzeti Park mezo-skálájú vizsgálata szerint az Alsó-hegy töbreinek együttese elkülöníthetők a környező, azokat magukba záró területektől, a dolinák diverzitása magasabb az azokat befogadó mátrixénál.
- A mikro-skálájú, töbrön belüli, vetikális környezeti grádiens mentén a fajok eloszlása egymásba ágyazottnak („nested”) adódott. Az összábundancia csökkent alulról felfelé. A fajok eloszlása egyenetlen, relatíve sok faj kizárólag az alsó zónában volt jelen, míg a középső és felső zónákban a habitat generalista fajok domináltak.

3. Fajok elterjedése, élőhelyválasztása – fajok és élőhelyek természetességi minősítése

A fajok terjedése alapvető biogeográfiai folyamat, amelynek három fő típusát (diszperzió, ugrásszerű terjedés, szekuláris migráció), és sok-sok módját ismerjük (pl. Pielou, 1979; Varga & Rácz, 1996, Varga, 2019). A fajok biogeográfiai elterjedését a geológiai, éghajlati, ökológiai és történeti tényezők mellett ma egyre inkább az emberi tevékenység befolyásolja meghatározóan, a világkereskedelem és utazások ugrásszerű növekedésével. Így gyakori az ugrásszerű terjedés, de a klímaváltozással a diszperziós elterjedési területváltozás is egyre hangsúlyosabb jelenség. Számos faj elterjedési területe lecsökkent vagy szigetszerűvé vált az eredeti élőhely megváltoztatása következtében, míg másoké kiterjedt. A szándékosan betelepített vagy véletlenül behurcolt, és sikeresen kolonizáló élőlények tömegesen elszaporodva súlyos természeti és anyagi károkat okozhatnak. A helyi társulások összetételét és működését megváltoztatva természetvédelmi problémát jelenthetnek. A fajok akaratlan vagy szándékos terjesztése a biotikus globalizáció problémaköréhez, és a biodiverzitás növekvő veszélyeztetéséhez vezet, a globális biodiverzitás változások fontos elemének tekintjük.



3.1.ábra: Az *Armadillidium vulgare* faj 50 évenkénti terjedése É-Amerikában [Garthwaite et al. (1995) nyomán módosítva].

A teresztis ászkák között napjainkban leggyakrabban a kertészetekből, üvegházakból kiültetett exotikus dísznövények földlabdájában találhatunk nem natív, jövevény fajokat, amelyek –ha megfelelő stratégiával bírnak (pl. ászkák esetén iteropár, multivoltin szaporodás, szűznemzés)– igen gyorsan terjedhetnek, olykor dominánssá válhatnak egy natív közösségben [pl. *Armadillidium nasatum* Baltimore

környékén (Hornung et al., 2007c; Szlavecz et al., 20008b); az *A. vulgare* az ausztrál-ázsiai régióban (Parker & Minor, 2015; Scott, 1984)]. A ma natív/bennszülött/endemikus fajok megítélése is relatív: feltételezhető, hogy egyes esetekben jelenlegi elterjedésük prehisztorikus inváziók eredménye [‘tandem aliquando invasore fiunt vernaculi’]. Exotikus fajaink lehetnek történelmi idők invázióinak lenyomatai. Az egyes inváziók nem megjósolhatók (Kornberg & Williamson, 1987). A szárazföldi ászkarakok között jól dokumentált, rekonstruálható eset a kozmopolita *Armadillidium vulgare* terjedése É-Amerikában (Garthwaite et al., 1995; 3.1.ábra).

Minden nagyobb skálájú konzerváció-biológiai célú kutatás elengedhetetlen kiindulási alapja egy átfogó, faji szintű adatbázis összeállítása (Schmalfuss, 1998; Sólymos & Fehér, 2005; Sutton & Harding, 1989; Taiti & Ferrara, 1989). Magyarországon az utóbbi évtizedben fellendült a szárazföldi ászkarakok kutatása, és számos új fajjal, valamint a fauna tagjainak új elterjedési adataival bővültek ismereteink mind természetes, mind urbánus élőhelyeken (Farkas, 2003, 2004a; Hornung et al., 2018; Kontschán, 2004a; Korsós et al., 2002; Vadkerti & Farkas, 2002; Vilisics, 2005; Vilisics & Hornung, 2010a). Így mára lehetővé vált annak összegzése, áttekintése, különböző célú értékelése pl. jelen esetben a környezeti tényezőkkel szembeni toleranciájuk, életmenet stratégiájuk és ökomorfológiai sajátságok alapján.

Célunk volt egy, a terepi adatok rögzítésére alkalmas, sokszempontú (térinformatika, ökológiai háttérváltozókat is tartalmazó), egységes adatlap kidolgozása, annak tesztelése.

3.1. Elterjedés - Terepi adatlap – Országos Isopoda Adatbázis

Elsősorban a felszíni aktivitású, epigeikus gerinctelen állatok adatainak, gyűjtési körülményeinek, élőhelyük jellemző háttértényezőinek rögzítésére létre hoztuk a terepi adatlapot, aminek részletes leírását publikáltuk magyar nyelven, hogy minden érdeklődő számára hozzáférhető legyen (Sólymos *et al.*, 2008). Az így összegyűjtött adatok átvihetők egy számítógépes adatbázisba, ahonnan sokoldalúan lekérdezhetők, és elemezhetők. Ennek eredményeként fontos információk nyerhetők az egyes fajok élőhelyi preferenciájáról, az egyes élőhelyek, élőhely típusok fajgazdagságáról, a fajösszetételt meghatározó háttértényezőkről valamint a fajok különböző skálájú földrajzi elterjedéséről.

Az adatlap validálásához a 2.2. fejezet Anyag és módszertanában említett elektronikus adatbázist használtuk fel (243 UTM cella 525 publikált, 260 publikálatlan Oniscidea előfordulási adat Magyarország dunántúli régiójából). Az adatlap előzményei a malakológusok és külföldi ászkarák kutatók által szerkesztett terepi adatlapok (pl. André, 1984; Bába, 1988; Harding & Sutton, 1985), amelyek egyedi különbségeik mellett tartalmazzák a gyűjtési alapszabványokat (pl. dátum, hely), mintavételi módszereket és a gyűjtés helyének növényzeti és domborzati adottságait is.

Az adatlap (ld. Függelék 2.) szerkezetileg a *Biotikai alapadatok*, a *Mintavétel és körülményei* valamint az *Élőhelyi jellemzés* részekből áll. Ezek tartalmazzák a minták egyedi azonosításához szükséges alapadatokat a mintavételi protokollról és a gyűjtés hatékonyságát befolyásoló tényezőkkel kapcsolatos kérdéseket, majd végül a gyűjtés helyszínére vonatkozó élő és élettelen környezeti háttéradatokat. A hagyományos jellemzésen -mint pl. növénytársulások megnevezése- kívül több olyan jellemzőre rákérdezzünk, amelyeket terepi tapasztalataink alapján fontosnak tartunk. Ilyenek pl. a formációra, az alapkőzetre, talajra és avarra vonatkozó kérdések. A biotikai leíráshoz használjuk a Nemzeti Biodiverzitás-monitorozó Rendszer szerinti általános élőhely osztályozási rendszer (Á-NÉR) élőhely kategóriáit (Bölöni *et al.*, 2011; Fekete *et al.*, 1997). Ugyanakkor van lehetőség a domináns növényfajok, borítási adatok megadására is. Az abiotikus jellemzők sorában a topográfiai, geológiai jellemzők szerepelnek, amelyek sokszor utólag is kideríthetők a megfelelő térképek segítségével.

Legfőbb megállapítások, eredmények, következtetések

- Munkánkban feldolgoztuk a Magyarországon, illetve ezen belül Budapesten a közelmúltban előkerült új fajok adatait, amihez egy, az előfordulási adatokat, háttértényezőket, gyűjtési információkat tartalmazó adatlapot állítottunk össze.
- Igazoltuk, hogy a fajok előfordulási adatai és az élőhelyi kategóriák adatbázisa (itt 243 UTM négyzet 785 adata) megfelelő térinformatikai, ökológiai háttérváltozókkal kapcsolatos biztos alapul szolgálhat a fajok és élőhelyek biogeográfiai, konzerváció biológiai és ökológiai kérdéseket felvető elemzéséhez.
- Ezzel a munkával egyben korábban összeállított adatlapunkat és gyűjtési protokollunkat is sikerült validálni, azaz a gyűjtött adatok megfelelően használhatónak bizonyultak. Az adatlap felhasználhatóságát a jelen disszertáció „Magyarországi élőhely típusok fajgazdagsága, fajkompozíciója” című 3.2.2. fejezetének eredményei, következtetései igazolják.

3.2. Természetességi minősítés

A hazai fajok minősítési rendszerének kidolgozása megtörtént különböző taxonok esetében [gerincesek: Báldi & Csorba, 1997; Báldi *et al.*, 2001; cincérek: Medvegy, 2001a,b; egyenesszárnyúak: Rácz, 1998; méhfélék: Sárospataki *et al.*, 2003a,b, 2005; csigák: Fehér *et al.*, 2006; Mollusca ritkasági

index Molluscan Rarity Index (MRI): Sólymos, 2004, 2007; Sólymos & Fehér, 2005; Heteroptera: Kondorósy, 2011]. Ezek konzervációbiológiai célok alapként tekinthetők (Williams & Osborne, 2009).

Az Oniscidea-hoz tartozó fajok kisméretű, főként a talaj felszínén mozgó (epigeikus), olykor endogeikus életmódú gerinctelenek, amelyek kis diszperziós képességgel rendelkeznek, helyhűnek tekinthetők. Ismert, hogy fajaik jelenlétét az élőhelyi sajátosságok meghatározhatják (Warburg, 1993). Környezeti toleranciájuk amplitúdója életmenet jellemzőiként alapul (Sutton *et al.*, 1984).

Feltételeztük, hogy ha a fajokat jellemző élőhely típusokhoz tudjuk rendelni, lehetővé válik – ismerve a habitat típus háttérváltozóit – környezeti igényeik alapján történő csoportosításuk. Ha ez a tipizálás az élőhely zavartsága és a fajok előfordulása, ritkasága – gyakorisága alapján történik, a fajokat '*természetességi kategóriákba*' sorolhatjuk egy, a jellemző élőhelyük jellegét tükröző, az élőhely természetközeli – zavartsági foka szerinti skálán. Azaz megállapítható és pontrendszerbe foglalható a fajok ún. '*természetességi értéke*'. A magyarországi szárazföldi ászkarákat (Oniscidea) modellként használva kísérletet tettünk arra, hogy fajukat minősítsük, és egy, a környezeti toleranciájukat, igényességüket, zavarás/stressz tűrésüket magába foglaló pontozási rendszert ('*scoring*'), és azon alapuló *faji és közösségi indexeket* javasoljunk. A pontrendszer segítségével célunk volt olyan mutatók kifejlesztése, amelyek segítségünkre lehetnek egy-egy *faj, élőhely természetvédelmi jellegű minősítésében*. Az Oniscidea-ra vonatkozó minőségi indexek kifejlesztésének voltak előzményei, amelyek bizonyították, hogy ilyesfajta mutatók felhasználhatók természetvédelmi megítélésre (pl. Kemencei *et al.*, 2011).

A magyar Oniscidea fauna elemeinek minősítéséhez azok eloszlási adatait használtuk fel, *globális, regionális elterjedésük, habitat preferenciájuk* alapján.

A fajok *globális* eloszlásának besorolásához –interneten is elérhető, már korábban említett– nemzetközi adatbázisokat használtunk (Fauna Europaea, 2004; [http6](http://6); Schmalzfuss, 2003; [http8](http://8)).

A *regionális* kategóriákat az általunk revideált és összeállított magyar adatbázis alapján hoztuk létre (ld. 3.1. fejezet; Hornung *et al.*, 2008; Vilisics & Hornung, 2008a). Az irodalomban leírt előfordulási adatok esetében a fajok ökológiai minősítéséhez csak azokat a rekordokat vettük be a statisztikai elemzésbe, ahol az élőhelyi adottságok egyértelműen meghatározhatók voltak. A fajok természetességi besorolásához korábbi munkáink kategóriáit, és a 2.2.2. fejezet eredményeit használtuk fel (Hornung *et al.* 2007c; ld. még Hornung *et al.* 2008). A fajokat a gyűjtési helyek talajának jellemzői (nedvességtartalom, pH), Borhidi (1993, 1995) és Ellenberg (1992) rendszere, ill. a Flóra Adatbázis (Horváth *et al.*, 1995) és az ÁNÉR kategóriáknál leírtak alapján soroltuk be. [Ezek a növénytakarást jellemző fajok igényei alapján állítottak fel 10 (talaj) ill. 12 (növény - talajnedvesség) kategóriát.] Az *életmenet jellemzőket* (Sutton *et al.* 1984) és az *ökomorfológiai típus* szerinti besorolásokat (Schmalzfuss 1984) használtuk a fajok jellemzése során.

Az élőhelyek szerinti minősítés azok abiotikus, biotikus háttértényezői (geográfiai pozíciójuk, tengerszint feletti magasságuk és biotikus/abiotikus jellemzőik: pl. vegetáció típus, nedvesség viszonyok) és Oniscidea együtteseik fajainak tipizálása alapján történt egy- és többváltozós statisztikai módszerekkel (ld. 2.2.2. fejezet eredményei).

A pontozás kialakításának alappillérei:

Az élőhely típus kategóriái

a) *Élőhelytípus* = az adott faj előfordulási habitat típusának nedvesség -szárazság szerinti besorolása

- 1 -est kap a faj, ha kifejezetten nedves élőhellyel jellemezhető (pl. láprét, patakpart)
- 2 -est, ha üde a habitat típusa (nedvesség állandóan biztosítva)
- 3- ast, ha száraz (pl. egy akácerdő, száraz, homoki gyepek)
- 4 -est, ha 1+2 érvényesül,
- 5- öst, ha 2+3

6- ost, ha 1+2+3 kritériumok teljesülnek.

b) *Élőhelytípus* = az élőhely zártsága/borítottsága

1 zárt (pl. erdő)

2 nyílt (pl. rét, gyepek)

3 mindkettő (pl. az erdős sztyepp)

A fajgazdagságot 761 lokalitás/gyűjtőhely esetén elemeztük általánosított lineáris modell (GLM) segítségével. A GLM szerinti elemzést Poisson eloszlás és log-link függvény alkalmazásával végeztük. A fajgazdagság eloszlása túlszóródást mutatott, ezért a modell illesztését 'quasi-likelihood' módszerrel végeztük és becsültük a túlszóródás mértékét. Ez a becsült koefficiensek standard hibájának (és az ezen alapuló p értékek) korrekciójához szükséges. Az összes független változót (főhatások és első rendű kölcsönhatásaik) tartalmazó modellből kiindulva a modellt a nem szignifikáns tagok visszafelé történő eltávolításával szűkítettük.

A fajösszetételre ható tényezők vizsgálata a 2.2.2. fejezet (Magyarországi élőhelytípusok fajgazdagsága, fajkompozíciója) módszertanában leírtak szerint történt (TöReFa, PCA). A PCA 'biplot'-on a minták tere és a fajok tere egymásra vetítve látható, így azonosítható, hogy bizonyos fajok milyen élőhely kategóriákhoz kötődnek (bináris adatokra a PCA módszer nem igazán alkalmas, de esetünkben a minták és fajok viszonyát érzékletesen szemlélteti).

Az így nyert természetességi besorolás lehetővé tette, hogy a fajokhoz több szempontból pontértékeket rendeljünk, és azokból egy additív indexet állítsunk elő (→ 'Terrestrial Isopod Naturalness Index' - TINi).

A magyar fauna tipizálása mellett összehasonlító példaként Budapest és Baltimore faunáját használtuk. Esettanulmányunkhoz *Budapest és környéke* [Kontschán & Hornung, 2001; Kontschán, 2004a; Korsós *et al.*, 2002; Tartally *et al.*, 2004; Vilisics, 2005], valamint *Baltimore és környéke* (USA, Maryland) (Hornung & Szlavetz, 2003; Jass-Klausmeier, 2000) Isopoda előfordulási adatait használtuk fel.

Az ászkarák közösségek vizsgálatával foglalkozó hazai kutatások nagy része a Dunántúl területeire fókuszált (Farkas 2004a,b,c, 2007, Farkas és Vilisics 2006, Hornung *et al.* 2008, Otártics *et al.* 2014). Így ezekre az adatokra alapozhattunk, és a 2.2.2. fejezetben (regionális skála) is használt adatbázis alapján, a Dunántúl régiójának fajkészletén, és a fajok habitatjaiból visszakövetkeztetett háttértényezők alapján körül tudtuk határolni ökológiai igényüket, és értékelni tulajdonságaikat. A fajok minősítése az élőhely jellege és az elterjedés foka/gyakorisága alapján természetességi kategóriáink szerint történt.

Megállapítottuk, hogy a környezeti kulcsfontosságú tényezőkkel (pl. nedvesség viszonyok, élőhely szerkezet, zavarás) szembeni eltérő érzékenységet ismerv a fajok jelenléte indikációs értékkel bír (Hornung *et al.*, 2007c, 2009a; Vilisics *et al.*, 2007a).

A fajok besorolására kialakított kategóriák (ld. 3.1. táblázat):

1. **TR:** Természetközeli élőhelyeken, kisebb izolált foltokban, alacsony egyedszámban megjelenő, un. ritka fajok. Ezek általában speciális környezeti igényekkel rendelkeznek (Pl. troglobiont fajok), zömmel reliktum(-nak tartott) fajok - **előfordulásuk < 5 UTM** (Függelék **F3** táblázat)

2. **TGY:** Természetes, természetközeli élőhelyeken, gyakori fajok. Jelzik élőhelyük zavartalanságát.

3. **ZR:** Az emberi hatás alatt álló, urban/szuburban élőhelyeken, kisebb izolált foltokban, kis egyedszámban megjelenő, 'ritka' fajok. Zömmel behurcolt fajok, amelyek speciális környezeti feltételeket igényelnek (Pl. üvegházban élők), vagy speciálisan más fajhoz való kötődés a jellemzőjük (Pl. *Platyarthus* spp. és bizonyos hangyafajok együttélése) - **előfordulásuk < 5 UTM**

4. **ZGY**: Zavart, urbán / szuburbán élőhelyeken gyakori fajok Legtöbbször vagy sok szempontból tág tűrésű, jó diszperziós képességű fajok, vagy nem őshonosak, de sikeresen megtelepedettek és terjedőben lévőek, amelyek a szinantrop körülményeket ugródeszkaként használják adaptációjukhoz.

5. **G** : Zavart és természetközeli élőhelyeken, gyakori, habitat generalista fajok.

6. **B**: Bizonytalan besorolást kapnak azok, amelyekről még kevés előfordulási adatunk van, illetve amelyek rekordjairégiek, revideálandók: kevés előfordulási adat, urbánus és term.közei élőhelyekről is közölték.

3.1. táblázat: A fajok megoszlása természetességi kategóriáink szerint (a Dunántúli régióra alapozva, az élőhely jellege és az elterjedés foka/gyakorisága alapján)

kategória	rövidítés	jellemzők	UTM gyakoriság	megjegyzés, példák
Természetközeli élőhelyen-ritka fajok ('rural-rare')	TR (RR**)	kis, izolált foltokban; speciális ökológiai igényekkel; gyakran reliktum fajok	< 15 UTM	pl. <i>M. graniger</i> , <i>T. bosniensis</i> , <i>C. karawankianus</i>
Természetközeli élőhelyen-gyakori ('rural-frequent')	TGY (RF)	a jellemző habitat típusban általánosan elterjedt	> 15UTM	Nem jár feltétlenül magas abundancia értékekkel! pl.: <i>O. planum</i> , <i>P. politus</i>
Zavart, városi, város-közei élőhelyen, kis, izolált foltokban ('disturbed-rare')	ZR (DR)	speciális ökológiai igényekkel (pl. troglófil, myrmekofil fajok)	< 15 UTM	Általában behurcolt fajok (domicol is*) pl.: <i>Platyarthus</i> spp, <i>A. roseus</i> , <i>P. major</i>
Zavart, városi, város-közei élőhelyen, gyakori fajok ('disturbed-frequent')	ZGY (DF)	antropogén hatás alatt álló élőhelyeken általánosan elterjedtek	> 15 UTM	Gyakran szinantrop fajok pl.: <i>P. pruinusosus</i> , <i>P. scaber</i>
Sokféle élőhelyen előforduló, gyakori fajok ('generalists')	G	széles ökológiai tűrőképesség	> 60 (100) UTM	gyakran kozmopolita fajok pl.: <i>A. vulgare</i> , <i>T. rathkii</i>
Bizonytalan fajok ('uncertain')	B (U)	túl kevés előfordulási adat, nem tipizálható, v. taxonómiai kérdéses	?	pl.: <i>A. dentiger</i> , <i>P. dilatatus</i>

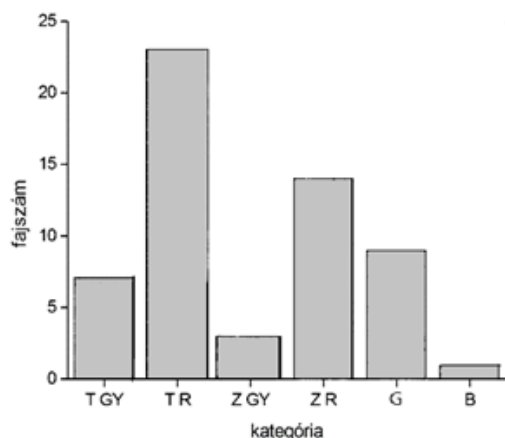
*domicol – lakóházakban, épületekben élő faj (in sensu Csuzdi *et al.*, 2008).

** a zárójeles rövidítések az angol nyelvű publikációkban szerepelnek.

A fajokra vonatkozó besorolásokat, a kategóriák gyakoriságait a Függelék **F3**, ill. **F4** táblázataiban adom meg. Az egyes kategóriák fajainak összesített megoszlása (3.2. ábra):

- Természetközeli élőhelyek ritka fajai (**TR**) közé 23-faj tartozik. Előfordulásuk elenyésző hányadát (4,8%) a zavart élőhelyek kategóriájába soroltuk.
- Hét faj tartozik a természetközeli élőhelyek gyakori fajai (**TGY**) közé. Előfordulásuk nagy része (65%) dombvidéki természetes élőhelyekhez köthető.
- Zavart élőhelyek ritka fajait (**ZR**) 14 taxon jelenti. Ezek között található a *Platyarthus schoblii*, (a *Lasius neglectus* invazív hangyafaj fészkeiben), a *Protracheoniscus major* és a *C. cellaria* (kifejezetten és kizárólagosan csak emberi építményekben, házakban, pincékben előforduló, ún. 'intramurális' (Loksa, 1958), vagy domicol (Csuzdi *et al.*, 2008) fajok). Rekordjaik 71,4%-a zavart élőhelyekként volt minősíthető.
- A zavart élőhelyek gyakori fajai (**ZGY** kategória) főként szinantrop előfordulásúak (3 faj): *Cylisticus convexus*, *Porcellionides pruinusosus*, *Porcellio scaber*. A lokalitások 68,6%-ban tartoznak a degradált kategóriába, míg a maradék közel azonos arányban, hegy- és síkvidéki, természetközeli élőhelyekkel azonosítható.
- A habitat generalista fajok (**G**) gyakran kozmopoliták, természetközeli és zavart élőhelyeken egyaránt megjelennek: összesen 9 faj. Előfordulásuk közel egy harmada (27,5%) degradált, míg

nagyobb hányada természetes jellegű élőhelyekkel azonosítható (hegyvidék: 29,4%; sík terület: 43,1%).



3.2. ábra: A fajok eloszlása a habitat természetessége alapján (Hornung et al., 2007 alapján)

TGY: Természetes, gyakori (7 faj)

TR: Természetes, ritka (23)

ZGY: Zavart, gyakori (3)

ZR: Zavart, ritka (14)

G: Zavart és term.k. gyakori, habitat generalista (9)

B: Bizonytalan (1)

Az összesen 30 ‘természetes’, nem emberi közvetítéssel elterjedt, zavarásra érzékeny faj mellett 26 volt a kozmopolita, behurcolt, illetve behurcolt megtelepedett. Ennek alapján kijelenthető, hogy a Dunántúl ászkafaunájának közel fele (46%) vagy globálisan széles elterjedésű, vagy nem természetes elem. A Porcellionidae család képviselői előfordulásuk, élőhelyük alapján kifejezetten zavarástűrők (pl. *P. pruinosus*, *P. spinicornis*).

Értékelésünk alapján megállapítható volt, hogy a fajok élőhely szerinti eloszlására ható legfőbb tényező a habitat természetessége. A tengerszint feletti magasság másodrendű (bár ebben valószínűleg közrejátszik az is, hogy nincsenek magas hegyeink, ahol a vertikális klimatikus grádiens erősen hatna). Habitat választásuk sokfélesége szerint a fajokat egy élőhely generalista és specialista skála két végpontja közé helyezhetjük.

A fajokhoz természetességi értékük kifejezésére rendelt pontszámok segítenek azok eszmei értékének érzékeltetésében. Állatok ritkaságon, gyakoriságon, természetvédelmi értéken alapuló rangsorolására több példa van mind a nemzetközi (Williams & Osborne, 2009), mind több hazai munkában, mind a gerincesek (Bakó & Korsós, 1999; Báldi & Csorba, 1997; Báldi et al., 2001), mind a gerinctelen állatcsoportok (Dévai & Miskolczi, 1987; Medvegy, 2001a, 2001b; Rácz, 1998; Sárospataki et al., 2003a,b, 2004, 2005; Schmera, 2004; Schmera & Kis, 2004; Sólymos, 2004; Sólymos & Fehér, 2005) esetében. Ezen próbálkozásokat céloztuk bővíteni jelen munkánkkal, amely a szárazföldi ászkarákok élőhelyi sajátosságai, jellemző abundancia- és elterjedési adatai alapján vállalkozik egyfajta természetvédelmi szempontú felosztásra.

3.2.1. Isopoda fajok természetességi indexe (Terrestrial Isopod Naturalness Index)

A jelenleg ismert magyarországi fajokat (Hornung et al., 2008; Vilisics & Hornung, 2010b) jellemeztük biogeográfiai eloszlásuk, regionális megjelenési gyakoriságuk (UTM egységek szerint) és egy természetes – zavart/városi élőhelyi skálán elfoglalt pozíciójuk szerint (Hornung et al., 2007b). Mindezek alapján tettünk javaslatot egy pontozási rendszerre, ami lehetővé teszi a fajok természetességi minősítését. Ezt egy indexben foglaltuk össze:

TINI - ‘Terrestrial Isopod Naturalness Index’ - szárazföldi ászkarákok természetességi indexe

Az index összetevői:

TINI = GD+LD+DT, ahol

- (1) **GD** – a faj globális eloszlása (**G**lobal **D**istribution) biogeográfiai skálán (1-5 pont);
- (2) **LD** – lokális előfordulás (**L**ocal **D**istribution), ami az adott faj megjelenési gyakoriságára utal a vizsgált régióban (1-5 pont)(itt a pozitív UTM egységek aránya az összes vizsgálthoz viszonyítva);
- (3) **DT** (**D**isturbance **T**olerance) – a faj zavarás tűrése (max. 10 pont) – az adott faj – korábbiakban említett (3.2.2. fejezet) élőhelyválasztása alapján.

Így a **TINI** index maximálisan 20 pontot tehet ki összességében. Az egyes fajok jelenléte az élőhely természetességi állapotára indikátor értékkel bírhat (Hornung *et al.* 2007b). A magas pontszámot kapott fajok természetvédelmi szempontból a legértékesebbek. Jelenlétük felhívhatja figyelmünket életközösségük, élőhelyük esetleges különlegességére, megerősítheti a más taxonokon alapuló megállapításokat.

3.2. táblázat: Természetességi index kategóriái és pontértékei, a fajok pontozási szempontjai (globális, regionális biogeográfiai felosztás, regionális gyakoriság, regionális természetességi jellemzők).

I. Globális biogeográfiai elterjedési típus (GD) szerinti felosztás

	Biogeográfiai kategóriák	pontok 0-5
C	Kozmopolita (C osmopolitan)	1
H	Holarktikus (H olarctic)	2
E	Európai (E uropean)	3
CE	Közép-kelet európai (C entral- E ast E uropean)	4
End	Endemikus (E ndemic)	5
IM	Behurcolt, mediterrán eredetű (I ntroduced, of M editerranean origin)	0

II. Gyakorisági kategóriák (LD; 5.1.3. táblázat; F2 táblázat)

	UTM szerinti regionális gyakoriság (Magyarországra érvényes)*	1- 5
	66 – 100 %	1
	33 – 66 %	3
	0,1 – 33 %	5

III. Természetességi állapot: zavarástűrés - természetességi szempontok szerinti pontozás

	Természetesség ('Naturalness – Disturbance Tolerance' = DT)	0-10
I	Behurcolt (I ntroduced)	0
S	Szinantróp (S ynanthropic)	1
Est	Megtelepült, 'honosodott' (E stablished/naturalized)	3
T	Toleráns (humán és természetes zavarásokra)	5
N	Természetes elem (N atural)	10

I. A felsorolt biogeográfiai kategóriák mindegyike képviselt a magyar ászka faunában. A behurcolt, szabadban élő fajok mindegyike mediterrán eredetű (*Agabiformius lentus*, *Paraschizidium coeculum*). A csak üvegházakban előforduló fajokat, amelyek főleg trópusi régiókból származnak, nem vettük tekintetbe: *Cordioniscus stebbingi*, *Reductoniscus costulatus* és *Trichorhina tomentosa*. Ezek 0 pontot kaptak.

II. A fajok gyakoriságára vonatkozó értékek itt Magyarország dunántúli régiójának értékelése alapján születtek. Ennek alapján határoztuk meg az egyes kategóriáktól-ig értékeit is. Mindezt más régiók (országok) értékelésénél értelemszerűen kell és lehet adaptálni. (Ld. 3.2.II., valamint **F2**, **F4** táblázat).

III. A magyar Oniscidea fauna besorolásának fő kategóriái (3.2. III. táblázat): behurcolt (**I**), megtelepedett (**Est**), szinanthróp (**S**), zavarástűrő, toleráns (**T**) és természetes, 'rurális' (**N**). Ez utóbbi adja az alapfaunát. A zavarástűrők főként kozmopolita, élőhely generalista fajok. A szinanthrópok kizárólag emberi környezetben találhatók, köztük a szélsőséges, csak épületekben előforduló, un. 'domicol' avagy 'intramurális' (in sensu Csuzdi *et al.*, 2008, ill. Loksa, 1958) fajokkal. A szinanthróp fajok adaptálódhatnak, később szétterjedhetnek és un. megtelepedett ('Established' – **Est**) fajokká válhatnak.

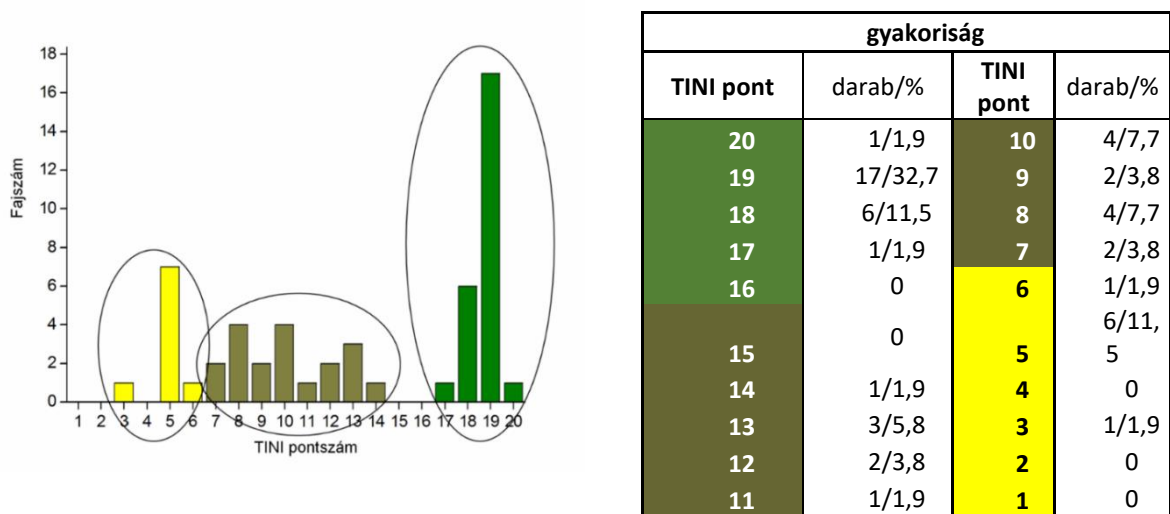
A megtelepedett (**Est**) fajok a szuburbán – természetközeli élőhelyek szegélyzónájában abundánsan kimutathatók (pl. *Cylisticus convexus*). A behurcolt (**I**) fajok zöme az utóbbi évtized intenzív feltárásának eredményeként került kimutatásra. Elterjedésük sporadikus, megtalálásuk esetleges és urbán, szuburbán körülmények között várható (pl. *Plathyarthus schoblii* - Hornung *et al.*, 2005).

Osztályozásunk szerint a kozmopolitának tekinthető, UTM szerint gyakori fajok (*Porcellio scaber* Latreille, 1804), a kozmopolita, de ritka fajok (*Porcellio laevis*, *Agabiformius lentus*, vagy a ritka, behurcolt fajok (*Buddelundiella cataractae*, *Chaetophiloscia cellaria*, *Paraschizidium coeculum*, *Plathyarthus schoblii*, *Proporcellio vulcanius*) alacsony pontértékeket kaptak (1-6 pont; N=8 faj).

A közepes pontértékű fajok (7-15) listája a behurcolt, kozmopolita, holarktikus vagy európai fajoktól a közép-kelet európai, zavarástűrő de UTM szerint ritka fajokig terjed (N=19) (**F3** táblázat).

A magyarországi fajok 46%-a a legmagasabb pontszámot (16-20) kapta (3.3. ábra és 3.3. táblázat). Ez a legnagyobb fajszámú kategória (N=25). Az ide tartozó fajok természetes, természetközeli élőhelyekhez kötődnek. Biogeográfiai szűkebb elterjedésűek: európaiak, közép-kelet európaiak, vagy éppen színezőelemnek számító ritka fajok, esetleg endemizmusok. Kivétel a *Protracheoniscus politus*, ez szintén természetes eleme a magyar faunának, de dombvidékeinken általánosan elterjedt, általában alacsony denzitással.

A leggyakoribb fajok egyben a legszélesebb elterjedésűek is, több mint 100 UTM-ben fordultak elő (a vizsgált 243 UTM-ből). Ezek a: *A. vulgare*, *H. riparius*, *P. scaber*, *P. collicola*, *P. politus*, *T. nodulosus*, *T. rathkii*. Jellemzően felszínaktív (E-epigeikus) fajok, egy kivételével (*H. riparius*).



3.3. ábra és 3.3. táblázat: A fajok eloszlási gyakorisága a TINI pontszámok értékei szerint.

A különböző típusú, illetve a különböző természetességi - degradáltsági fokú élőhelyek fajösszetételének különbözőségét a zavarástűrésben, ökológiai igényeikben eltérő fajok jelenléte/hiánya magyarázza. Ez teljesen összhangban van korábbi munkáinkban publikált megállapításainkkal, besorolásainkkal (Hornung *et al.*, 2007c; Vilisics *et al.*, 2007a). Az ott közltekhez képest egyetlen faj státusa változott, amennyiben az *Armadillidium versicolor* fajt az előkerülési adatok számának jelentős gyarapodása alapján időközben a 'bizonytalan' (B) kategóriából a 'zavart-ritka' (ZR) csoportba sorolhattuk át.

A Porcellionidae család behurcolt megtelepülői jelentős hányadát teszik ki az un. homogenizáló fajoknak, amelyek Európa, sőt, a világ nagyvárosaiban, legtöbbször szinantrop körülmények között, megjelennek (ld. pl. Farkas & Vilisics, 2006; Korsós *et al.*, 2002; Navrátil, 2007).

3.2.2. Élőhelyek minősítése Oniscidea fajgyűjtéseik összetétele alapján

A 20. század második felétől megszorodtak azon ökológiai, természetvédelmi problémák felismerései, amelyek a fokozott emberi természetátalakító tevékenység szükségszerű következményei. Úgy, mint az élőhelyek fragmentációja, átalakítása, valamint az urbanizáció hatásai (ld. pl. Anthromok; konvergencia; homogenizáció). Új tájtípusok alakultak, jelentek meg és a természetes tájelemek aránya rohamosan csökken (Niemelä 1999; Mabelis 2005). A városok terjeszkedése, az antropogén hatások alatt álló élőhelyek kialakítása világszerte hasonló tendenciákkal jár, aminek következménye az érintett területek ökoszisztéma folyamatainak globális konvergenciája, biotikus homogenizációja (Perring *et al.*, 2013; Pouyat, *et al.*, 2010). Egyre több és több faj jelenik meg behurcoltként, betelepítettként az egyes régiókban, és közülük több invazívvá válik. A fajok véletlen megtelepedése, vagy szándékos betelepítése új területeken, az urbanizáció hatásai, és ezek következményeként a bióták homogenizációja, a természetközeli területek rovására történik, és a fajösszetétel változását befolyásolja minden skálán. Egyes lokális közösségek diverzitása nőhet, fajgazdagabbá válhatnak (Niemela *et al.*, 2000; Vilisics & Hornung, 2009), de ez amolyan 'szürke diverzitás'. Az 'α' diverzitási indexek értékei, azok értelmezései sokszor vitathatók: a magasabb érték nem feltétlenül jobb! Egy adott élőhely közösségeinek leírására, jellemzésére, élőhelyek összehasonlítására használt különböző fajdiverzitás indexek értelmezését segíti a homogenitás/ekvitabilitás (Lloyd & Ghelardi, 1964), ami az egyedszámok fajok közti eloszlását tükrözi. A faji sokféleség, illetve az egyedszámok fajok közötti eloszlása (egyenletesség; Sheldon, 1969) azonban nem szolgáltat információt a vizsgált közösség fajainak természetéről, azoknak a különböző természetes és antropogén zavarással szembeni érzékenységről, toleranciájáról. Konzervációbiológiai nézőpontból az említett paraméterek magas értékei azonban nem jelentenek egyben magas természetességi értéket is. A fajgazdagság (a közösség faji minősítésű populációinak száma), a fajdiverzitás mutatók bizonyos értelemben félrevezetők ebben az esetben. Az említett indexek egyike sem képes kifejezni az alkotó faji populációk környezeti érzékenységét, tolerancia tartományuk korlátosságát, azok zavarással szembeni érzékenységét. A fajok természetességi értékére nem adnak utalást (e.g. Hornung *et al.*, 2007c; Vilisics & Hornung, 2009). Egy önmagában fajszáma alapján diverznek tekintett közösség természetességi értéke megkérdőjelezhető. Példaként említhetjük a jól feltártnak mondható budapesti ászkafaunát, ami a magyar össz fajszám felét eléri, mégsem nyugtázhatjuk elégedetten: egyaránt előfordulnak behurcolt, kozmopolita és natív fajok (Hornung *et al.*, 2018; Vilisics & Hornung 2009, 2010a). A fauna 30%-a 'csendes betolakodók'ból áll, ami annyit jelent, hogy egyharmadát véletlenül behurcolt és megtelepedett fajok alkotják (Hornung *et al.*, 2007c; Vilisics & Hornung, 2009). Hasonló lehet a helyzet más nagyvárosokban is, ami azok

faunájának konvergenciájához, homogenizálódásához vezet. Például egy Budapest – Baltimore (US, Maryland) összehasonlításban kimutattuk, hogy az óceánon túli vizsgált terület faunája teljes egészében behurcolt fajokból áll (11 faj, 100% behurcolt), aminek geológiai, földtörténeti és történelmi okai vannak. Budapesten ez az arány 30% (a 28 fajból) (ld. 4.10. táblázat). Ha mindezt finomabb skálán, élőhely típusok szintjén vizsgáljuk, úgy egyértelmű összefüggést mutathatunk ki az élőhelyek természetessége, zavartsága/urbanizáltsága és a fajok elterjedtsége, tolerancia jellemzői, zavarás tűrése között (Hornung *et al.*, 2018; Vilisics & Hornung, 2008a,b).

A fajok minősítése alapján, ismerve egy élőhely faunáját, a fajok természetességét kifejező, előzőkben (3.2.1. fejezet) említett pontértékeiket alapul véve lehetővé válik, –jelen esetben– az ászkarak együttesek minőségi értékelése, és azáltal magának az élőhelynek a minősítése is (ld. TINi index). Tudjuk, hogy az ászkák gyorsan reagálnak mind az emberi eredetű, mind a természetes zavarásra (Paoletti & Hassall, 1999). A faji összetétel tükrözi az élőhely zavartságai állapotát, természetességét. Így lehetővé válik a diverzitás ilyen megközelítésű, 'trait based' finomítása. Lévéen az ászkarakok legtöbbje meglehetősen helyű, kis diszperziós képességgel rendelkező, rosszul terjedő faj, az élőhelyek együttesei nem könnyen alakulnak át, ezt a természetességi mutatót jól alkalmazhatjuk az élőhelyek állapotának és így természetességi állapotának megítélésében. Ennek komoly információ tartalma lehet természetvédelmi vonatkozásban (Hornung *et al.*, 2007c). Kvalitatív és kvantitatív adatok megléte esetén az eddigiekben használtuk a jól ismert Shannon diverzitás indexet (H'), ami azonban nem ad jelzést fajaink/fajegyüttesünk minőségére. *Célunk* volt olyan mutatók, indexek kifejlesztése, amelyek segítségünkre lehetnek egy-egy élőhely természetvédelmi célú minősítésében, a Gastropoda-ra készült élőhely minőség jelző index (Kemencei *et al.*, 2011) mintájára. Segítségünkkel információt kaphatunk az adott közösség természetéről: jól kiegyenlített, kvázi egyensúlyi, természetközeli együttes, ami inváziós fajoknak is ellenáll (Case, 1990).

Klasszikus közösségi és újonnan fejlesztett indexeket használtunk a különböző (természetes, természetközeli, urbán) együttesek értékelésére, összehasonlítására. Klasszikus indexekként alkalmaztuk a

- fajgazdagságot ('species richness'), ami a ritkaságra nem érzékeny,
- a Shannon diverzitás indexet (H'), ami helyi skálán a ritkaságra érzékeny.

Emellett kialakítottunk

- új, ritkaság alapú indexeket a magyar Isopoda fauna tagjainak korábbi jellemzésére alapozva (Hornung *et al.*, 2007c). Javasolunk egy mind a fajok, mind az élőhelyek természetességi minősítését (pl. zavartságai fok jelzését) lehetővé tevő rendszert. Ismerve egy élőhely ászka együttesének faji összetételét, az alkotó fajok természetességét kifejező pontértékeiket alapul véve jelen esetben lehetővé vált azok minőségi értékelése, és ezáltal magának az élőhelynek a minősítése is.

A habitat minősítésére javasolt új indexek:

Az előzőkben a fajok minősítésére javasolt TINi index felhasználható az élőhelyek jellemzésére is az alkotó fajok index értékeinek felhasználásával, azok különböző szempontú súlyozásával, a jelenlévő ászkafajok additív indexei (TINI) összegének a fajszámmal (ARI), valamint faj- és egyedszámmal [abundancia ($RR_{1,2}$)] történő standardizálásával. Négy, részletesen feltárt, fajgazdag ászka együttest (Aggtelek, Babarcszőlős, Budatétény, Solymár) használva mutatunk be példákat a szuburbán, természetközeli és természetes közösségek jellemzésére a TINi és ARI indexekkel alátámasztva minősítésüket, publikált és saját adatok alapján (Vilisics *et al.*, 2008; Vilisics & Farkas, 2004).

Az általunk javasolt ritkasági indexek:

Kvalitatív adatok esetén az

ARI – átlagos ritkasági index ('Average rarity index'), ami a fajok minőségi/természetességi besorolásra (TINI) alapuló pontozási rendszerére épül, a fajszámmal standardizált: $\Sigma TINI_i/S$ (S = fajszám)

Kvantitatív adatok megléte esetén a

RRI - Regionális Ritkasági Index ('Regional Rarity Index')

Ezek közül az **RRI₁** – a relatív gyakorisággal súlyozott: a kevés, ritka fajra érzékeny

$$\frac{\Sigma TINI_i \cdot N_i}{\Sigma N_i}$$

a **RRI₂** – a helyi ritkasággal súlyozott (a relatív gyakoriság reciproka): a több, ritka fajra érzékeny

$$\frac{\Sigma TINI_i \cdot x(1/N_i)}{\Sigma (1/N_i)}$$

Példák az indexek használhatóságára

Az indexek bemutatására, összehasonlítására az alábbi, példaként szolgáló Oniscidea együttesek élőhelyeik jellege alapján urbán, szuburbán, természetközeli, és természetes típusokat képviseltek. Habitat szinten feltűnően nagy fajgazdagságot sikerült kimutatni mindegyik részletesen vizsgált élőhelyen. Ez magyarországi viszonylatban messze meghaladta az átlagos fajszámot (~5) (3.4. táblázat).



3.4. ábra: A példához felhasznált élőhelyek földrajzi elhelyezkedése.

A példaként szolgáló referencia élőhelyek (3.4. ábra térképén):

Városi 1 (urbán-U1): Székesfehérvár (Vilisics Ferenc adatai alapján);

Városi 2 (szuburbán-U2): Budatétény (saját publikálatlan adatok);

Természetközeli/zavart 1: Babarc-szőlős [az alapadatok Vilisics & Farkas (2004) publikációja alapján];

Természetközeli /zavart 2: Solymár

(habitat, ill. mezohabitatokat; publikálatlan saját adat);

Természetes: Aggtelek, Alsó-hegy (Vilisics *et al.*, 2008).

További példák városi együttesek ARI indexeire az 3.3. fejezetben.

Budatétény

A talált fajok: *Androniscus roseus*, *Haplophthalmus danicus*, *H. mengii*, *Hyloniscus riparius*, *Oniscus asellus*, *Cylisticus convexus*, *Porcellio scaber*, *Porcellionides pruinosus*, *Orthometopon planum*, *Protracheoniscus politus*, *Porcellium collicola*, *Trachelipus nodulosus*, *Trachelipus rathkii*, *Armadillidium vulgare*

Solymár

Habitat szint:

Az össz fajszám (S): 13+1 species, *Armadillidium vulgare*, *Protracheoniscus politus*, *Porcellium collicola*, *Hyloniscus riparius*, *Ortomethopon planum*, *Cylisticus convexus*, *Trachelipus rathkii*, *T.*

nodulosus, *Androniscus roseus*, *Haplophthalmus mengii*, *H. danicus*, *Platyarthrus hoffmannseggii*, *Porcellionides pruinosus*, (+) *Oniscus asellus*.

Mezohabitat szinten:

Patakpart: *A. vulgare* >> *P. collicola* > *P. politus*; *H. riparius*, *T. rathkii*, *C. convexus*, *O. planum*, *A. roseus*, *H. mengii*, *H. danicus*, *P. pruinosus* (+*Oniscus asellus*)

É-i lejtő: *A. vulgare* >> *P. collicola* > *P. politus*; *O. planum*, *H. riparius*, *C. convexus*, *A. roseus*, *H. mengii*, *T. rathkii*

Hegy: *P. politus* >> *P. collicola* > *O. planum*

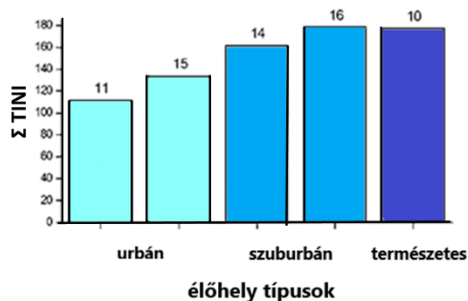
Aggtelek-Alsóhegy

A gyűjtött fajok a következők: *Protracheoniscus politus*, *Lepidoniscus minutus*, *Trachelipus difficilis*, *Haplophthalmus hungaricus*, *Ligidium hypnorum*, *Orthometopon planum*, *Trichoniscus provisorius*, *Porcellium conspersum*, *Trachelipus ratzeburgii*, *Mesoniscus graniger*.

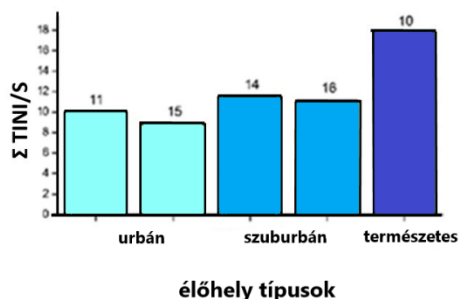
A fajok mindegyike natív, természetes eleme a magyar faunának, köztük több, országosan ritka, illetve egy endemikus fajjal. Azaz a talált Oniscidea együttes tagjai között nem szerepel sem kozmopolita, sem szinantrop, vagy behurcolt faj. Ilyen, 100%-ban natív fajokból álló együttesre még nem találtunk más, publikált példát Magyarországon.

3.4. táblázat: Összehasonlító példák a fajgazdagság, diverzitás, habitat indexekre: S – fajszaám (Species number); H' – Shannon diverzitás; ARI – átlagos ritkasági index (Average Rarity Index); RRI_{1,2} – regionális ritkasági indexek (Regional Rarity Indices)

Együttesek jellege	S	H'	ARI	RRI ₁	RRI ₂
Urbán 1	11	-	8.92	-	-
Urbán 2	15	-	10.18	-	-
Természetközeli 1	15	-	11.87	-	-
Természetközeli 2	11	1.2	11.57	10.72	10.77
Solymár lejtő	9	1.04	12.33	11.82	15.73
Solymár patak	11	1.2	12.91	8.06	10.77
Solymár hegy	4	0.53	13.75	15.48	11.88
Természetes (ANP)	10	1.76	17.9	18.12	18.62



3.5. ábra: A különböző zavartságú referencia élőhelyek összegzett TINI pontjai (az oszlopok felett a fajszaámok láthatók) (Világoskék – urbán; középkék természetközeli; sötétkék természetes élőhelyek.)



3.6. ábra: Átlagos ritkasági indexek ($ARI = \Sigma TINI/S$) (referencia élőhelyek; oszlopok fölött a fajszámok – S) Színek: ld. 3.5. ábra

A 3.4. táblázatból és az 3.5. és 3.6. ábrákból világossá válik, hogy a fajok összesített természetességi indexe a fajszámmal súlyozva sokkal világosabb és egyértelműbb képet ad a közösségek összehasonlító minősítéséhez. A legalacsonyabb fajszámú (10), de természetvédelmi oltalom alatt álló, antropogén befolyástól gyakorlatilag mentes Alsóhegy (BNP, Aggtelek) faunája indexének értéke közel kétszerese akár a 15-16 fajból álló városi, vagy természetközeli, de zavart együttesének, ami betudható annak ritka, szűk elterjedésű fajokból álló összetételének.

Legfőbb megállapítások, eredmények, következtetések

- A fajok gyakorisági és természetességi jellemzésére 6 kategóriát alakítottunk ki, és azt felhasználtuk a dunántúli régió fajainak minősítésére [**TGY**: természetes, gyakori (7 faj), **TR**: Természetes, ritka (23), **ZGY**: Zavart, gyakori (3), **ZR**: Zavart, ritka (14), **G**: Zavart és természetközeli gyakori, habitat generalista (9), **B**: Bizonytalan (1)](**F3** táblázat).
- A fajokat egy pontrendszer szerint osztályoztuk, a kategóriákat a magyar faunára értelmezve (**TINI** index; **F4** táblázat).
- A zavarástűrés – természetességi szempontok szerint létrehozott kategóriákat [behurcolt (**I**), megtelepedett (**Est**), szinantrop (**S**), zavarástűrő, toleráns (**T**), kozmopolita (**C**) és természetes, 'rurális' (**N**)] validáltuk, és a fajokat ennek alapján besoroltuk (**F5** táblázat).
- Megállapítottuk, hogy a fajok élőhely szerinti megjelenésére –elterjedtségükön túl– ható egyik legfőbb tényező a habitat természetessége.
- A fajok **TINI** értékeire alapuló, az élőhelyet Oniscidea faunája alapján természetességében minősítő, a szokásos diverzitás indexeken túlmutató ritkasági indexeket hoztunk létre (**ARI**).
- Megállapítottuk, hogy a habitat természetessége kimutatható az adott élőhely fajösszetételével.

3.3. Urbanizációs hatások

Napjainkra a világ népességének több, mint 50%-a városokban lakik (http11). Ez természetesen alapjaiban megváltoztatta a területhasználat módját, az élőhelyek jellegét, és ezzel együtt a biodiverzitás mennyiségi és minőségi jellemzőit. A városiasodás folyamata, mint az már említésre került, együtt jár az eredeti élőhelyek megváltozása és fragmentálódása mellett fajok behurcolásával, mások eltűnésével, a fajösszetétel biotikus homogenizációjával, és részben ennek következményeként, a természetes közösségek ökoszisztéma-szolgáltatásainak módosulásával, megváltozásával (Magura *et al.*, 2008a,b; McKinney, 2006; McPherson, 1998; Pouyat *et al.*, 2007, 2010, Tóthmérész & Magura, 2009; Tratalos *et al.*, 2007; Whitford *et al.*, 2001). Városiasodó világunkban a szupraindividuális kutatások fókuszja az urbán élőhelyek ökoszisztéma szintű tudományos vizsgálata irányába fordult: globálisan egyre több vizsgálat irányul az urbanizáció hatásainak megismerésére (Niemelä *et al.*, 2000; McKinney, 2008; Richter & Weiland, 2012; Wang *et al.*, 2012).

A városok talajainak használata drasztikus fizikai, biológiai változásokat hozott, köztük a biodiverzitás, közösség szerkezet szempontjából is (Szlavecz *et al.*, 2018a). Mivel az urbanizációval érintett talajok jellege alapvetően változik (tömörítés, feltöltés, keveredés, a felső talajréteg eltávolítása, utak sózása, különböző kemikáliák használata, mesterséges burkolatok, a vízgazdálkodás változása, a lefedettség növelése), a talajállatok életlehetőségei átalakulnak, megszűnnek, ill. új lehetőségek teremthetnek. Az ember tájalakító tevékenysége, épületek emelése, utak építése, a légkör szennyezése, gépek és különböző vegyszerek használata mind hozzájárulnak a városi talajok fizikai és kémiai degradációjához, csökkentve annak tápanyag- és humusztartalmát, növelve a megkötött nehézfémek mennyiségét, kalcium tartalmát, tömörítve a talajt, ami megnehezíti az ott élő talajlakó, lebontó szervezetek túlélését (Pouyat *et al.*, 2008; van der Putten *et al.*, 1918). A jellemzően felhasznált építési törmelék (pl. beton maradványok, aszfalt, téglák) emeli a CaCO_3 szintet (Alexandrovskaya & Alexandrovskiy, 2000), ami a talaj pH értékének emelkedéséhez vezet (Pouyat *et al.*, 2015). Mindez közvetlenül hat a talajlakó gerinctelenekre is, behatárolva azok életlehetőségeit a talaj szerkezetén, szerves, szervesetlen alkotóin, mikroklimatikus sajátosságain keresztül. Természeteshez közel álló növényzet legfeljebb nagyobb, a város által körülzárt erdő/gyep foltokban maradhat fenn. Az exurbán, szuburbán, urbán jellegnek megfelelően nő a zavarás, változik a vegetáció, vele a talajgerinctelenek számára legfontosabb források, a táplálék mennyisége, minősége, a menedékhelyek elérhetősége.

A városi élőhelyek gyakran célpontjai a kereskedelem folytán történő véletlen behurcolásnak, új, exotikus fajok megtelepedésének is (Vilicsics & Hornung, 2009). Tájidegen fajok behurcolása, megtelepedése manapság az ökológia, konzervációbiológia egyik központi problémaköre. A behurcolt fajok kiszoríthatnak őshonosokat, ökoszisztémák struktúráját, funkcióját változtathatják meg, jelentős gazdasági károkat okozhatnak [Elton, 2000(1958); Mooney & Drake, 1987; Pimentel *et al.*, 2000]. Ember által lakott, erősen bolygatott, zavart területek, köztük különösen a városok gyakran ún. 'forró pontjai' az ilyen történéseknek (McDonnell & Pickett, 1990; Sukopp, 2004; Vilicsics & Hornung, 2009).

A könnyebben megfigyelhető, városokban is fellelhető gerinctelen és gerinces taxonok, mint például csigák (Domokos, 2014), lepkék, madarak (Blair, 2001; Liker *et al.*, 2008) és emlősök (Gomes *et al.*, 2011; Russo & Ancillotto, 2014) mellett az utóbbi időben előtérbe került a talaj és a talajban élő lebontó szervezetek kutatása (pl. Bogyó *et al.*, 2015; Magura *et al.*, 2008a,b; Pouyat *et al.*, 2010). A talaj biodiverzitás vizsgálata még óriási hiányosságokkal terhelt, nagy lemaradásban van a látványosabb vegetációs, növényi és gerinces csoportok mögött. A legtöbb talajhoz kötődő gerinctelen élőlény érzékeny a zavarásra és környezete változásaira (Barbercheck *et al.*, 2009). Többek között ezért is jól alkalmazhatók a városi talajok minőségének indikálására (Santorufó *et al.*, 2012). Ez vonatkozik a makrodetritívör talajfauna (köztük a szárazföldi ászkarák) elemeire is (Bogyó *et al.*, 2015; Hornung *et al.*, 2009a).

3.3.1. Városi Oniscidea fauna

A szárazföldi ászkarák (Isopoda: Oniscidea) az egyik csoport, ami szerepet kaphat a városi talajok változásainak indikálására (Anderson, 1988; Paoletti & Hassall, 1999). A taxon élőhelyválasztása, ismert heteromorfia érzékenységének megfelelően (pl. Hornung *et al.*, 1988, 1992; Hornung & Warburg, 1995a, 1996), sokkal finomabb skálán dől el, mint pl. a gerinceseké, vagy akár a röpképes makrogerinctelen fajoké. Jelenlétükkel, abundanciájukkal reflektálnak környezetük növényzeti összetételére, a holt fa és az avar mennyiségére és minőségére, mivel az egyszerre szolgál számukra élelemként és búvóhelyként (Rushton & Hassall, 1983). Kijelenthetjük ugyan, hogy az ászkarák túléléséhez, a minimális populációs létszám fennmaradásához kis kiterjedésű foltok, mikroélőhelyek is elegendők (sokszor pl. egy korhadó farönk, avarkupac, komposzt halom), de a megváltozott életfeltételek következtében fajok tűnnek el, ugyanakkor új fajok kapnak lehetőséget a

megtelepedésre. Sikeres megtelepedés ökológiai hátterének valószínűsítése elsősorban az urbanizáció, a városokba behurcolt, betelepült fajok kapcsán kerül elő, és válik fontossá.

A városok Oniscidea faunájának kutatása a mindenkori tudományos érdeklődés szerinti korszakokra és témacsoportokra osztható világszerte. Az első időszakban (1850 – 1950, és máig) a különböző, érdekesnek tűnő élőhelyek (parkok, botanikus kertek, üvegházak) fajainak felderítése; második korszak (1970 – 2000 – jelen) az ökotoxikológiai vizsgálatok a környezetszennyezés, elsősorban nehézfémek vonatkozásában; a harmadik időszak (1990 és a jelen) a városszintű felmérések, és urbanizációs grádiens szerinti vizsgálatok; és az utóbbi két évtized (2000 – jelen) az ászka fajok diverzitás és abundancia változásainak kiváltó okai álltak, állnak a kutatások középpontjában (Szlavecz *et al.* in press).

Ezeknek a változásoknak, folyamatoknak a vizsgálatára –más nagyvárosok mellett– Budapest ideális helyszín mérete, sokszínűsége, geológiai sokfélesége okán. Budapest és közvetlen környékének Oniscidea faunájáról az 1900-as évek első felétől léteznek szórvány adatok (pl. Dudich, 1928; Loksa, 1958; Margó, 1879). Mára a város lebontó makroarthropoda (Oniscidea és Diplopoda) faunája elég jól ismert (Kontschán, 2004a; Kontschán & Hornung, 2001; Korsós, 1992; Korsós *et al.*, 2002; Tókési, 2000; Hornung *et al.* 2018; Vilisics, 2007; Vilisics & Hornung, 2008a,b, 2009).

A városi fauna alakulásának globális skálájú összehasonlítására elsősorban az É-Amerikában, (a Baltimore Ecosystem Studies Long Term Ecological Research (BES) – [http12](http://12)), illetve Budapesten végzett fauna feltárások szolgáltak. Kutatócsoportunknak lehetősége volt –a BES programhoz csatlakozva– Baltimore (US Maryland) különböző városi élőhelyei talajfaunáját felmérni, és párhuzamba állítani Budapest agglomerációjának makrodekomponáló együtteseivel. (Köztudott, hogy É-Amerika ezen szélességi fokán és ettől északra –a Pleisztocén kori szárazföldi jégborítás következtében– a talajfauna a jégkorszak utáni bevándorlókból áll össze. (Ld. pl. Hornung & Szlavecz, 2003; Jass & Klausmeier, 1990, 2000; Lindroth, 1957; Schultz, 1963; Vandel, 1949; Van Name, 1936, 1940, 1942).

A másik, Magyarországon történt kutatás amelyben részünk volt, Debrecenben, a GLOBENET projekt (Hornung *et al.*, 2007b; Magura *et al.*, 2008a,b; Niemelä 1999; Niemelä *et al.*, 2000) részeként történt. Ez a természetközeli (ex-urbán) – szuburbán – urbán skálán tárta fel a közösségek összetételét és az egyes fajok abundancia eloszlását.

Adataink forrása:

Esettanulmányainkhoz az előzőekben említett Budapest és környéke (pl. Vilisics & Hornung 2009), Baltimore és környéke (BES, USA, Maryland) valamint a debreceni GLOBENET projekt Isopoda előfordulási adatait (ld. Hornung & Szlavecz, 2003; Hornung *et al.*, 2007c, 2015) használtuk fel.

Kérdéseink arra vonatkoztak, hogy milyen Budapest, illetve a baltimori 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 szerepe lehet a városi élőhelyeknek a fajok terjedésében? 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?

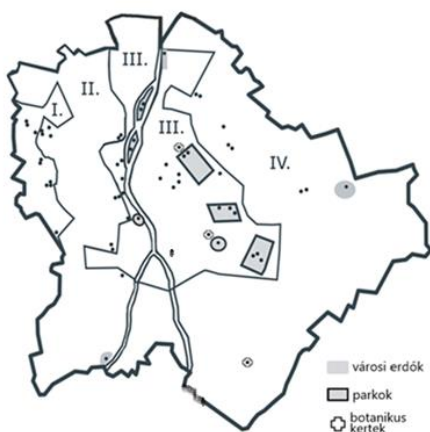
Budapest

Budapest Oniscidea faunájának áttekintésén belül két különböző nézőpontból közelítettük a főváros faunáját: (1) a fajok eloszlását vizsgáltuk élőhely típusokhoz köthetően, illetve (2) a fás jellegű élőhelyek együtteseinek összetételét, természetességét elemeztük a talaj jellemzőinek, illetve a zavartság (urbanizáltság) fokának függvényében.

(1) *Budapest faunájának általános képe (fajgazdagság, fajeloszlás)*

Mostanra budapesti szórvány adatokból, és Budapest agglomerátumban folytatott különböző projektek mintavételi helyeinek módszeres kézi gyűjtéseiből (Gregory *et al.*, 2009; Hornung *et al.*, 2018; Kásler, 2017; Korsós *et al.* 2002; Tóth, 2017; Vilisics & Hornung, 2008a,b, 2009) 141 helyszínről származik saját adatunk. Emellett az MTM Crustacea Gyűjteményéből 32 mintavételi helyről származó adatot vehettünk alapul (Vilisics & Hornung, 2009).

Az eddig Budapestről kimutatott érvényes fajok száma 28, ami Magyarország ismert Oniscidea faunájának 49 %-a (Korsós *et al.*, 2002; Vilisics & Hornung, 2009). Természetesen a fajok eloszlása nem homogén. Különbőség tehető a Duna, mint választóvonal két oldala (ld. később 3.7. táblázat), de az élőhelyek jellegének megfelelően is, mind fajsza, mind taxonómiai szinten (**F5** táblázat). A fővárosban belül, módszeresebb, élőhelyi háttértényezőkkel rendelkező gyűjtéseket 2016-ban kezdtünk. Ezek alapján a fauna fajgazdagságán felül az egyes élőhely típusok együtteseinek összetételéről, azok természetességi minőségéről is képet alkothatunk, és párhuzamba állíthatjuk az urbanizáltság fokával. Kijelölhetjük az urban diverzitás 'hot-spot'-okat, és képet alkothatunk a fajgazdagság – fajok természetessége nézőpontból is (Korsós *et al.*, 2002; Kontschán & Hornung, 2001; Kásler, 2017; Hornung *et al.*, 2018; Vilisics & Hornung, 2008a,b, 2009, 2010a,b; Hornung *et al.*, 2018). Természetesen meg kell hagyni annak lehetőségét is, hogy bármikor feltűnhetnek új fajok, vagy az eddig elszigetelt kis foltokban élők eltűnhetnek.

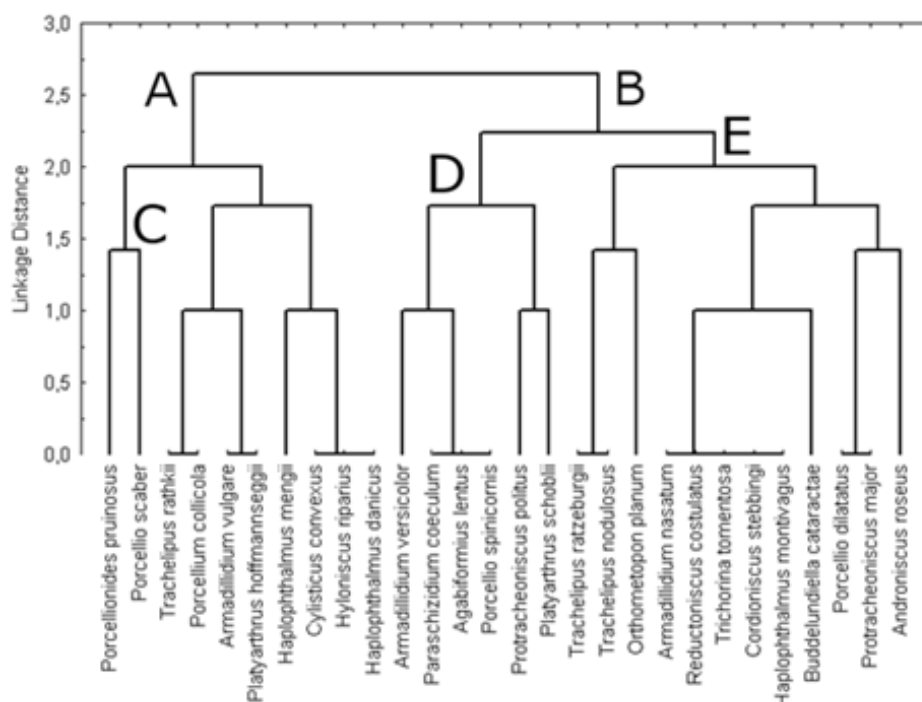


Az élőhelyeket típusuk (a mintavételi helyek zöld területeinek topográfiai, természetességi és zavartsági állapota) alapján –a priori– az alábbi kategóriákba oszthattuk (3.8-9. ábrák): természetközeli területek, városi erdők, közparkok, budai kertek, pesti kertek, sűrűn beépített területek, botanikus kertek.

3.7. ábra: Budapest térképvázlata a gyűjtési helyekkel. I – természetközeli erdők; II – Budai kertek; III – sűrűn beépített városmag; IV – Pesti kertek; szürke terület: városi erdők; keretezett szürke: városi közparkok; keresztek: botanikus kertek.

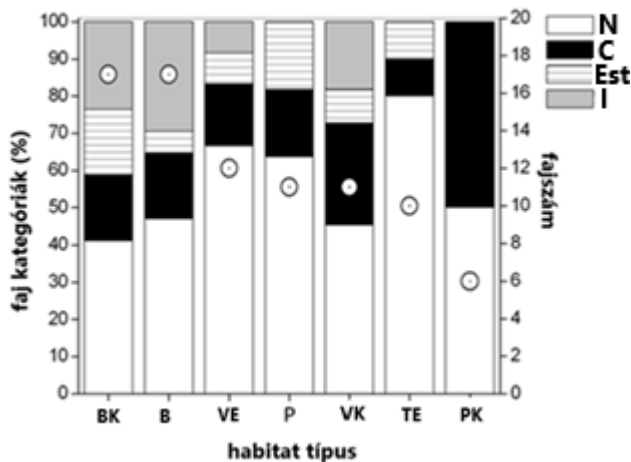
A Budapesten kimutatott fajokat négy csoportba soroltuk: őshonos fajok (**N** = „natív”), meghonosított betelepítők (**Est**), kozmopolita fajok (**C**) és nem natív (**I**) fajok (Hornung *et al.*, 2007c, 2008, 2018; Vilisics, 2007) (**F5**. táblázat).

Az őshonos fajok alatt alapvetően a természetközeli élőhelyeken, autochton megjelenésű ászkákat értjük. Mindemellett ezen fajok olykor szinantrop habitatokban is fennmaradhatnak. A 'meghonosított betelepítők' mérsékelt városkedvelő fajok, azaz a jellemzően alacsonyabb beépítettségű helyeket (parkok, kertek) kedvelik, és csak ritkán vagy egyáltalán nem fordulnak elő természetes élőhelyeken. A kozmopolita fajok csoportjába azon – akár őshonosnak tekintett – fajokat soroltuk, amelyek elterjedése több kontinensre is kiterjed és Magyarországon is gyakoriak. Nem natív fajok azok, amelyek szórványos előfordulásuk és kizárólag szinantrop élőhelyekről kerültek elő, eredetük szerint trópusi/szubtrópusiaknak bizonyultak.



3.8. ábra: A fő budapesti élőhely típusok fajösszetételének hasonlósága (jelenlét – hiány adatok alapján). A: élőhely generalisták; B: ritka fajok; C: szinanthrópok; D: Buda ritka fajai (kertek, erdők); E: parkok, üvegházak, botanikus kertek, sűrűn beépített területek fajai.

A legtöbb ászkafajt a budai kertekben (17) és a botanikus kertekben találtuk (17), míg a A legkevesebb faj a pesti kertekből (6) került elő.

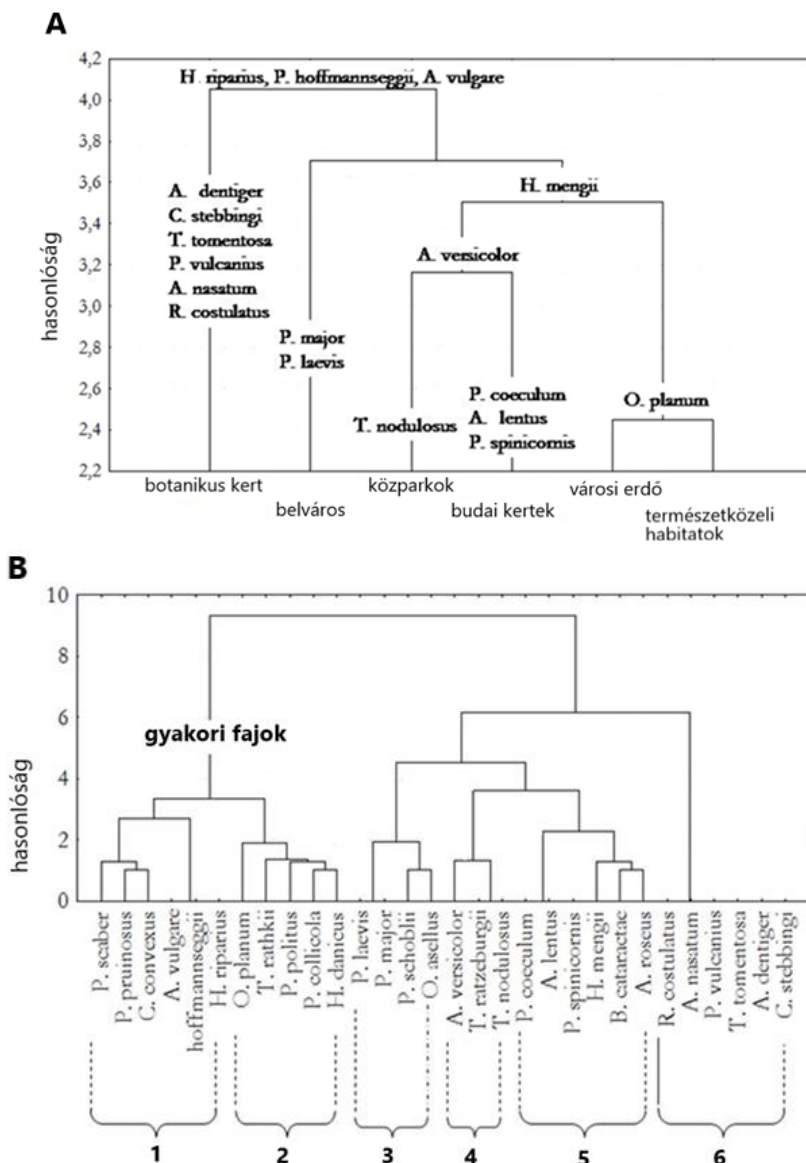


3.9. ábra: Budapest fő élőhely típusainak fajgazdagsága (fajszám szerint sorbaállítva), a faj kategóriák megoszlása. (Rövidítések 3.2 táblázat alapján: N – natív; C – kozmopolita; Est – megtelepedett behurcolt; I – behurcolt.) A körök a fajszámra utalnak. Élőhely kategóriák: TE – természetes erdő; VE – városi erdő; BK – budai kertek; PK – pesti kertek; P – közparkok; VK – városközpont; B – botanikus kertek

Az élőhely típusok ászkaegyütteseinek hasonlósági értékei olvashatók a 3.5. táblázatban. Az egyes élőhely típusokhoz hozzárendelhetők az azokban tipikusan előforduló fajok (3.10. ábra). A legnagyobb hasonlóság a természetközeli és a városi erdők között van (81%), míg a legnagyobb különbséget a belváros és a pesti kertek (47%) mutatják (3.5. táblázat, vastagított értékek). Jelentős hasonlóság volt a budai kertek és a városi erdők között (73%). (A fajok listája és természetességi státuszuk az F5 táblázatában olvasható.)

3.5. táblázat: Budapest fő élőhely típusainak hasonlósága (Sørensen index)

	természetközeli	városi erdők	budai kertek	pesti kertek	belváros	botanikus kertek
természetközeli						
városi erdők	0,81					
budai kertek	0,64	0,73				
pesti kertek	0,5	0,56	0,52			
belváros	0,57	0,7	0,55	0,47		
botanikus kertek	0,6	0,7	0,6	0,5	0,7	
közparkok	0,67	0,61	0,64	0,59	0,55	0,6



3.10. ábra: **A:** A budapesti fő élőhelytípusok hasonlósága jellemző fajaikkal (Sørensen index alap); **B:** A fajok hasonlósága együtt előfordulásuk (élőhelyeik) alapján: **1:** gyakori szinatróp; **2:** természetközeli területeken gyakori; **3:** urbánus területek, bizonytalan státusz; **4:** közparkok; **5:** kertekben, ritka; **6:** botanikus kertek és üvegházak (fajnév rövidítések: ld. F1 táblázat)

Budapest agglomerátum ászkái ökológiai és eloszlási típusok szerinti képviselete a magyar faunán belül (3.6. táblázat) azt mutatja, hogy a zavart élőhelyen élő, ritka előfordulású fajok (ZR) a teljes ismert budapesti fauna felét kiteszik. Az országos fauna összetételben a természetes élőhelyek ritka fajai vannak legnagyobb arányban jelen, bár ugyancsak jelentős a ZR fajok jelenléte. Ld. még az F3 táblázatot.

3.6. táblázat: *Budapest Oniscidea faunájának jellege a magyar faunához képest (rövidítések: ld. 3.1. táblázat) az egyes kategóriákba eső fajszámokkal.*

	ZR	ZGY	TR	TGY	M	B	Σfajszám
Budapest	14	3	4	3	7	2	28
Magyarország	16	3	19	7	7	5	57

Az eredmények szerint a fajszám: 28 (ill. 34, azokat is beleszámítva, amelyekről van adat az utóbbi 30 évből, de gyűjtéseink során nem sikerült kimutatni), ez három csoportra osztható: natív, kozmopolita, behurcolt. A natív fajok lehetnek egyben kozmopoliták, illetve a behurcoltak lehetnek egyben megtelepedettek is.

Natív fajok: pl. *Orthometopon planum*, *Porcellium collicola*, *Trachelipus rathkii*

Elsősorban *természetközeli élőhelyek fajtái*, de egyes képviselőik lakott területeken is előfordulhatnak. Ez a csoport teszi ki a Budapestről kimutatott összefajszám 39%-át.

Kozmopolita fajok: Ebbe a csoportba azon fajok tartoznak, amelyek jó kolonizáló képessége és tűrőképessége a többi fajnál szélesebb elterjedést tett lehetővé. Ez indokolja a külön csoportba sorolásukat. Ilyen fajból Budapesten ötöt találtunk (14%; *Armadillidium vulgare*, *Porcellio scaber*, *Porcellionides pruinosus*, *Cylisticus convexus*, *Hyloniscus riparius*). Ezek a fajok a leggyakoribbak közé tartoznak és a legtöbb élőhely típusban (=élőhely generalista) megtalálhatók voltak. Kozmopolita elterjedésük azonban nem zárja ki, hogy egyben natívnak is tekinthessük azokat! Globálisan is a legelterjedtebbek közé tartoznak, un. *homogenizáló fajok*.

Behurcolt fajok: Behurcolt fajnak azokat nyilvánítottuk, amelyek szórványos előfordulásuk és kizárólag szinantrop élőhelyekről kerültek elő, illetve az irodalomban trópusi/szubtrópusi fajként vannak számon tartva. Pl. *Buddelundiella cataractae*, *Agabiformius lentus*, *Reductoniscus costulatus*. Ez a csoport Budapesten az összefajszám 28 %-át adja.

Legmagasabb fajszám: botanikus kertek (20, pálmaház nélkül 16) és budai kertek (16). Legalacsonyabb fajszám (9): természetközeli erdők és sűrűn beépített területek. A natív, illetve a kozmopolita fajok száma az élőhely típusokban megközelítőleg azonos volt.

Kivételek:

- természetközeli erdők - hiányoznak a behurcolt fajok, és csak egy kozmopolita volt;
- sűrűn beépített területek - alacsony natív fajszám, de a kozmopolita fajok jelen vannak.

A fentebb is felsorolt korábbi munkákból 18 ászkafaj jelenléte volt publikált a fővárosból. Ezek között a budapesti faunában régről ismert szinantrop (pl. *A. vulgare*, *C. convexus*) és erdei (*P. politus*) fajokat is találunk, ám többségük a városból korábban ki nem mutatott ászkafaj volt. Vizsgálataink során további fajok kerültek elő. Ezek főleg nem őshonos ászkák, amelyek előfordulása szorosan kötődik az emberlakta vagy zavart élőhelyekhez.

Jelenlegi ismeretek szerint az ismert hazai fajoknak (57) több, mint a fele (36) megtalálható Budapesten és annak agglomerátumában. Az utóbbi években előkerült számos behurcolt faj alapján feltételezzük újabbak várható előfordulását, kimutatását is.

A budapesti Isopoda fajok között a tipikusan szinantrop fajok (pl. *C. convexus*, *P. scaber*, *P. pruinosus*) és az öt ismert leggyakoribb magyarországi faj (*H. riparius*, *P. collicola*, *T. rathkii*, *P. politus*, *A. vulgare*) mellett a szűkebb elterjedésű, természetközeli növénytársulásokhoz köthető fajok (*H. montivagus*, *O. planum*, *T. nodulosus*, *T. ratzeburgii*) életképes populációinak jelenléte is igazolható. A város fajgazdagságát nagyban növelik a csak itt előforduló, egzotikus fajok is (pl. *P. coeculum*). A *P. schoblii* megjelenése elsődlegesen a *Lasius neglectus* invazív hangyafaj terjedéséhez köthető (Hornung et al., 2005).

A magánkertek és botanikus kertek kiemelkedő fontosságú behurcolási gócpontoknak tekinthetők. A budapesti élőhelytípusok közül a budai kertek jelentősége abból fakad, hogy azok sokszor szinte

átmenet nélkül érintkeznek a természetes vegetációval, így feltételezhető az őshonos és a behurcolt faunaelemek keveredése és a magas fajgazdagság. A kertek a gondozás és a hőszigeteffektus hatására kedvező körülményeket biztosítanak a tágabb tűrésű natív, valamint az idegenhonos fajok számára (McKinney, 2006). Adataink és terepi tapasztalataink alapján egyértelműnek látszik az a sokszor ellentmondásosnak tűnő jelenség, hogy ászkarákok szinte minden, relatíve zavartalan élőhelyen előfordulhatnak. Az ellentmondás abból fakad, hogy ilyen zavartalan hely lehet a város legforgalmasabb útjától 10 méterre tartósan felhalmozott téglakupac, de egy sűrűn lakott bérház zsebkezdőnyi udvara is. Mindebből az következik, hogy a rendszeres és lelkiismeretes gondozás hiánya, vagy a sűrű aljnövényzet megléte segíthet a talajfauna sokféleségének fenntartásában a nagyvárosi környezetben is.

Egy –100 publikáción alapuló– metaanalízisünk eredményeként kimutattuk, hogy globális kitekintésben a leggyakrabban előforduló városi fajok száma 10. Ezek mind ember által terjesztett, szinantrop fajok, amelyek hozzájárulnak a városi faunák homogenizálódásához (Szlávecz *et al.*, 2018).

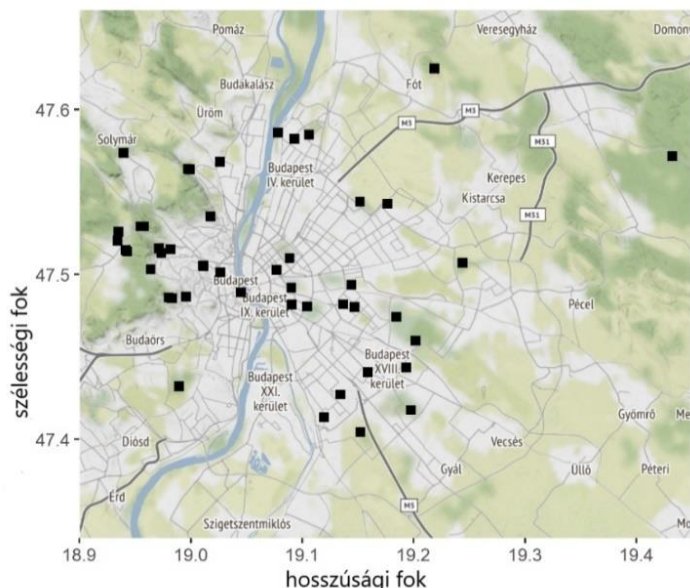
(2) Esettanulmány Budapest fás élőhelyeinek Oniscidea faunájáról (2016 – 2018)

Finomabb felbontásban és módszeresebben, Budapest budai, majd külön a pesti oldalának erdős foltjaiból 2016, illetve 2018 tavaszán és őszén vett minták, kézi időgyűjtésen (1 óra/élőhely/alkalom) alapuló, Oniscidea fajok jelenlét – hiány adatai alapján végeztünk összehasonlítást, vegetációs, talaj fiziko-kémiai paraméterek és az egyes mintavételi helyek urbanizációs (UI) fokának figyelembe vételével. A fajok (összesen 13) **TINI** indexei alapján számított, az élőhelyek minősítésére alkalmas átlagos ritkasági (**ARI**) indexet az urbanizáció mértékével vetettük össze. A két oldal szétválasztását nemcsak a Duna, mint barrier, terjedési gát indokolja, de az eltérő alapkőzet, eltérő eredeti vegetáció-történet, eltérő biogeográfiai hovatartozás is [a Középdunai-faunavidéken belül a pesti oldal a Pannonicum faunakörzet Eupannonicum faunajárásához, míg a Budai hegység a Matricum faunakörzet Pilisicum faunajárásához tartozik (Dudich, 1954)].

Az urbanizációs indexet (**UI**; Seress *et al.*, 2014) az eredeténél (1 km²) kisebb, a makro-ízeltlábuak méretéhez, diszperziós képességéhez jobban illeszkedő skálára adaptáltuk (400x400 m).

Az ászkarák fajok felosztása jellemző élőhelyeik ismeretein és eddigi elterjedési adataikon (legalapvetőbb referenciák: Forró & Farkas, 1998; Gregory *et al.*, 2009; Hornung & Tartally, 2004; Hornung *et al.*, 2005; Hornung *et al.*, 2007c; Kontschán, 2004a; Korsós *et al.*, 2002; Loksa, 1958; Margó, 1879; Szlavecz *et al.*, 2018b; Vilisics, 2005, 2007; Vilisics & Hornung, 2008a,b, 2009 + publikálatlan adatok), valamint a fajok életmenet jellemzőin (Sutton *et al.*, 1984) és ökomorfológiai típusain (Schmalfuss, 1984) alapul.

A 2016-18. években folytatott módszeres gyűjtési adataink Budapest budai és pesti oldalának különböző zavartságú fás élőhely típusaiból származnak (városi erdők, parkok, temetők – 3.11. ábra). Így a felmérés nem volt teljeskörű, ez az oka a korábban kimutatottnál alacsonyabb fajszámnak (Korsós *et al.*, 2002; Vilisics & Hornung, 2008a,b) (3.7. táblázat). A zavartság fokát az urbanizáltsággal közelítettük és annak indexével (**UI**) számszerűsítettük.

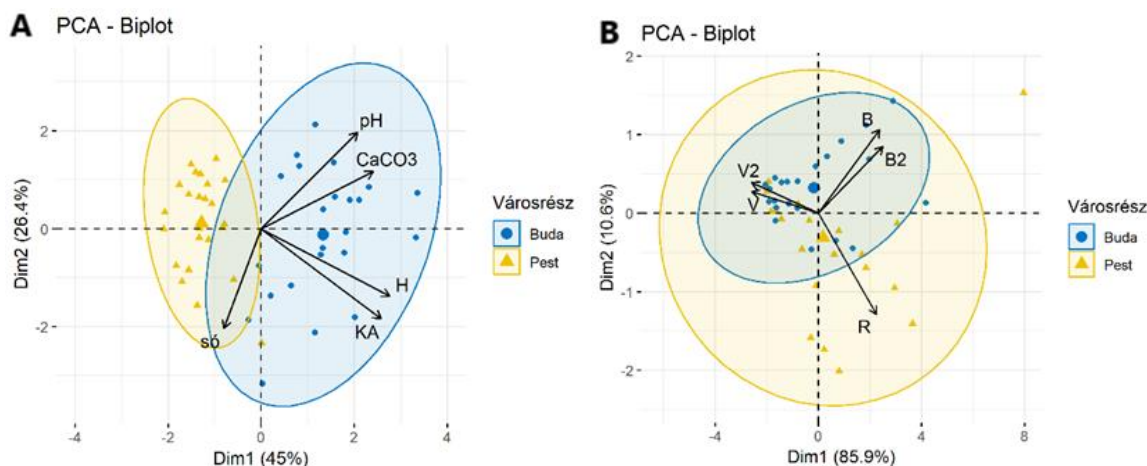


3.11. ábra: A Buda és Pest erdős élőhely-foltjai mintavételi helyeinek eloszlása

Abiotikus tényezők

A 3.12. ábrán a mintavételi helyeink talaj jellemzők és urbanizáltság szerinti eloszlása látható. Világosan kitűnik, hogy míg a talaj paraméterek alapján jól elkülöníthető a két városrész, a talaj fizikai, kémiai jellemzői alapján a város két része határozottan szétválk, szignifikáns különbségek állnak fenn a budai és pesti oldal értékei között (3.12.A), addig a mintahelyek urbanizáltsága ugyanabba a tartományba esik, az urbanizáció foka nem befolyásoló tényező (3.12.B). (A színezett területek a 95%-os

konfidencia intervallumok határait érzékeltetik.) Más városi tanulmányok eredményeivel összhangban (Craul & Klein, 1980, Short *et al.*, 1986) magasabb CaCO_3 tartalom, magasabb pH, de alacsonyabb humusz tartalom és talaj kötöttség (K_A) volt jellemző a magasabb urbanizációs index-el jellemezhető helyeken.



3.12. ábra: A budai és pesti mintavételi helyek különbségei és hasonlóságai a talaj jellemzőinek (A), illetve az urbanizáltság fokának (B) főkomponens analízise (PCA) alapján. A színes területek a 95%-os konfidencia intervallum tartományát jelzik. (H – humusz tartalom; K_A – Arany-féle kötöttség; pH – kémhatás; CaCO_3 – karbonát tartalom; B – átlagos beépítettség; B2 – magas beépítettség; R – burkolt felszínek; V – átlagos növényzeti borítottság; V2 – magas növényzeti borítottság)

3.7. táblázat: Buda és Pest: A gyűjtött szárazföldi ászkarák (*Oniscidea*) fajok, természetességi besorolásuk, TINI indexük értéke és gyakoriságuk (%), n=élőhelyek száma.

család	faj	kategória	TINI	előfordulás	
				Buda % (Σn=23) %(előhely szám)	Pest % (Σn=24)
Agnaridae	<i>Orthometopon planum</i>	natív	19	48 (11)	-
	<i>Protracheoniscus politus</i>	natív	17	43 (10)	-
	<i>Protracheoniscus major</i>	domicol	8	-	4 (1)
Armadillidiidae	<i>Armadillidium vulgare</i>	kozmodolita	9	56 (13)	100 (24)
	<i>Armadillidium versicolor</i>	natív	14	-	4 (1)
Cylistidae	<i>Cylisticus convexus</i>	megtelepedett	10	4 (1)	46 (11)
Platyarthridae	<i>Platyarthus hoffmannsegi</i>	kozmodolita	12	22 (5)	0,4 (1)
Porcellionidae	<i>Porcellio scaber</i>	kozmodolita	3	39 (9)	21 (5)
	<i>Porcellio spinicornis</i>	nem natív	8	9 (2)	-
	<i>Porcellionides pruinosus</i>	kozmodolita	7	13 (3)	29 (7)
Trachelipodidae	<i>Porcellium collicola</i>	natív	10	22 (5)	54 (13)
	<i>Trachelipus rathkii</i>	natív	10	4 (1)	12 (3)
	<i>Trachelipus nodulosus</i>	natív	11	-	4 (1)
Trichoniscidae	<i>Androniscus roseus</i>	natív	13	4 (1)	-
	<i>Haplophthalmus danicus</i>	natív	13	-	12 (3)
	<i>Haplophthalmus mengii</i>	natív	13	4 (1)	4 (1)
	<i>Hyloniscus riparius</i>	natív	10	22 (5)	33 (8)
fajszám				13	13
Σ fajszám				17	
Jaccard index				0,53	
ARI				10,85	10,5
RRI1				11,43	9,18
RRI2				11,87	10,77

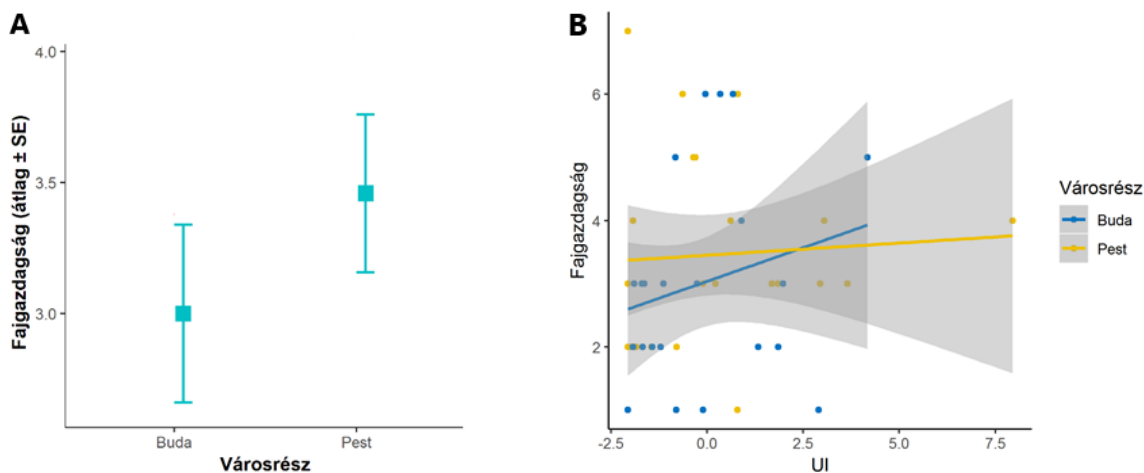
Fajgazdagság

Felmérésünkben az össz fajszám azonos volt a Duna két oldalán (13-13), annak megoszlásában szignifikáns különbség nem adódott (3.13.A ábra). Azonban a fajösszetételben markáns különbségek adódtak: a korábbi, szélesebb élőhely skálát felölelő adatokat is alapul véve (ld. Budapest általános képe fentebb) megállapítható, hogy az *O. planum* és a *P. politus* fajok csak a budai oldalon fordultak elő, ami azok szilvikol és zavartalan élőhelyet kedvelő jellegével magyarázható. Ugyanígy a fajgazdagság és az urbanizáltság fokának összefüggései sem mutatnak különbséget a két városrészben (3.13.B ábra).

A 23 budai élőhelyből 6-ban (26%) 4-6 faj volt kimutatható, míg a pesti oldalon 24 lokalitásban élőhelyenként átlagosan 3 faj fordult elő (min 1, max 5 ill. egy-egy élőhelyen 6, 7). Ezek az átmeneti (Buda), vagy zavartabb pesti temetők, parkok [Rákosszentmihályi temető (4 faj), Új Köztemető és Újtelepi parkerdő (5 faj), Palotai erdő, Megyeri temető (6)] és a habitat típusokban változatos Soroksári Botanikus kert (7) (Pest) zónák élőhelyei közé tartoztak. A 2-3 fajjal rendelkező élőhelyek az összesnek 50%-át tették ki. A pesti oldalon az élőhelyek szintjén leggyakoribb faj az *A. vulgare* (100%), amit a *P. collicola* (54 %) és a *C. convexus* (46 %) követ. A budai oldalon is az *A. vulgare* a leggyakrabban előforduló faj, de ez az élőhelyeknek csak alig több, mint a felét jelenti (56 %) (4.7. táblázat). Budapest és környékének állatvilágáról egy 1958-as kötetben Loksa Imre –bevallottan nem teljes fajlistaként– néhány akkor gyakori és jellemző szárazföldi ászka fajt említ. Tipikus városi fauna tagokként a *Porcellio scaber*, *Oniscus asellus* és *Protracheoniscus asiaticus* (szinonim = *P. major*) fajokat pincékből, míg a Budai hegyekből, mint leggyakoribbat, a *Protracheoniscus politus*-t. Ezek közül mára az *O. asellus* csak elvétve fordul elő. A Budai hegység természetes karsztbokor erdőiből ugyancsak Loksa (1966) a domináns *P. collicola*, a gyakori *P. politus* (nála *P. amoenus*), a ritkábban előforduló *O. planum* és a járulékos *T. nodulosus* (Loksánál *Protracheoniscus balcanicus*) fajokat igazolta. A *P. collicola* ma is

domináns a fajgyűttesekben, de talajcsapdával és kézi gyűjtéssel a *P. politus* és *O. planum* állandó és gyakori jelenléte is igazolt a természetes erdőkből (F4 táblázat).

A Duna két oldala fás élőhelyei jelen faj-összetételének hasonlósága a Jaccard index alapján 0,53: míg az összesen 17 talált fajból 9 volt közös, mindkét egységben volt 4-4 nem átfedő faj (3.7. táblázat; 3.13.A,B ábrák alapja).

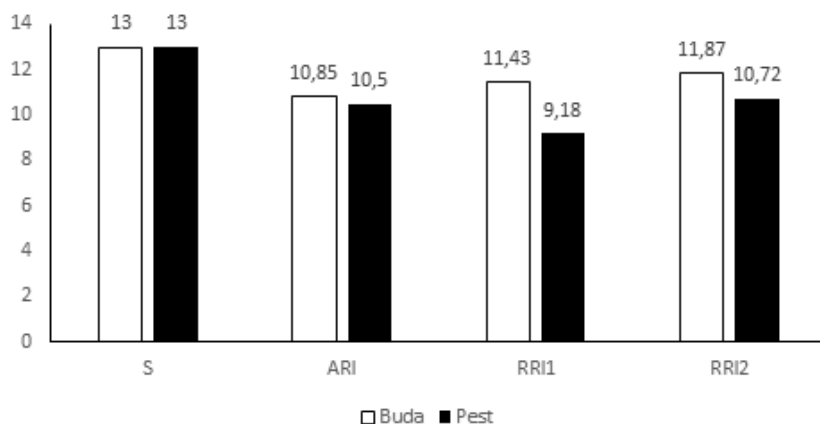


3.13. A,B ábra: A budai és pesti oldal fajgazdasága (A), és (B) a fajgazdagság – beépítettség intenzitása (UI) és a fajgazdagság összefüggései.

Fajgyűttesek minősítése

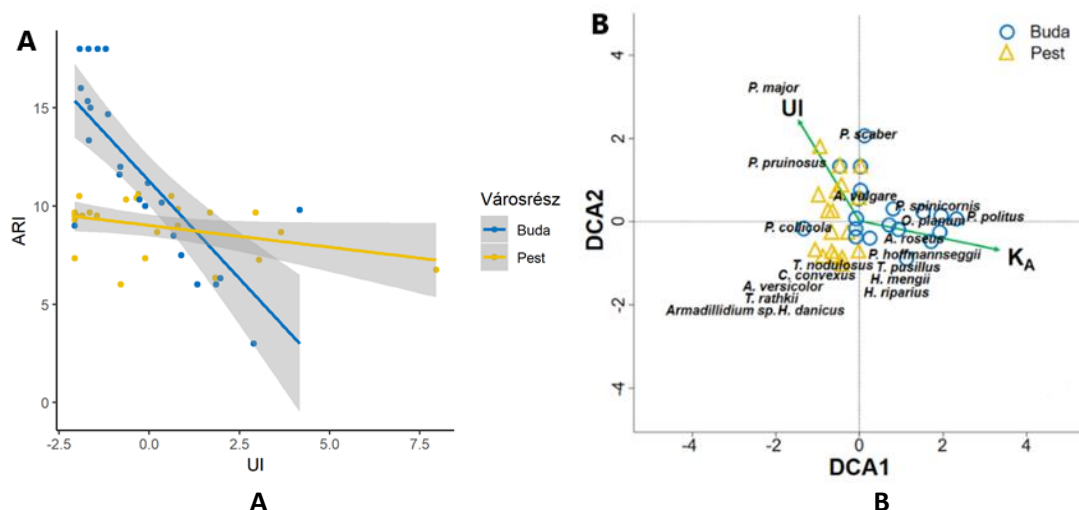
További részleteket, és más képet kaphatunk, ha fajgyűtteseinket a korábban bevezetett fajgyűttes minősítési indexek (3.2.2. fejezet: **ARI** indexek) segítségével értékeljük. A fajsza-mok (**S**) és a fajgyűttestek minősítő indexek összehasonlítása alapján látható (3.14. ábra), hogy míg a fajsza-m a Duna két oldalán a vizsgált élőhelyeket alapul véve azonos, az egyes, a fajok természetességét (**TINI**) is magába foglaló mutatókban a pesti oldal minden esetben alacsonyabb értékeket ér el. Ez legkifejezettebb az **RRI₁** (a relatív gyakorisággal súlyozott: a kevés, ritka fajra érzékeny) index esetében.

Ennek hátterében a csak a budai oldalon előforduló, magas **TINI** pontszámú fajok állhatnak.



3.14. ábra: Budapest két, a Dunával elválasztott oldalának összehasonlítása fajsza-m, és a közösségek természetességi indexeinek alapján

Ha a két városrész felvételi helyei fajösszetételének **ARI** indexeit az urbanizáltság fokának mutatója (**UI**) függvényében értékeljük, a 3.15.A ábrán bemutatott adatokból kitűnik, hogy míg a budai oldalon meredeken csökken az ARI értéke a beépítettség növekedésével, addig –bár a trend megvan– a pesti oldalon ez a csökkenés nem oly látványos. Ennek magyarázata ugyancsak a fajok élőhely toleranciájának, zavarástűrésének jellege, mértéke: a pesti faunában a *habitat generalista*, *zavarástűrő* fajok dominálnak.



3.15. ábra: **A:** A fauna (fajegyüttesek szintjén) minőségi összetételének (**ARI**) függése az urbanizáltság fokától (**UI**) és **B:** a talaj minőségétől (**KA**).

A DCA (detrendált korrespondencia analízis) ordináció eredményei igazolták, hogy lelőhelyek faunájának minőségi összetétele (**ARI** index) szignifikáns, és városrészenként különböző erősségű összefüggést mutatott (3.15.A ábra). A fajok jelenléte és a háttérváltozók kapcsolatát a 3.15.B ábra érzékeltet. Az urbanizáltság foka (**UI**) és a talaj minősége (**KA**) voltak a legjelentősebb tényezők. Így pl. az urbanizáltsággal erős összefüggést mutat a *Protracheoniscus major*, a *Porcellionides pruinosus* és a *Porcellio scaber* fajok jelenléte.

Vannak fajok, amelyek csak a legkevésbé (*Armadillidium* sp.), közepesen (*H. mengii*, *A. versicolor*, *A. roeseus*), vagy a legurbanizáltabb (*T. nodulosus*) helyeken fordultak elő, míg mások mindenütt azonos gyakorisággal (*T. pusillus*, *T. rathkii*, *H. danicus*) megjelennek.

'Baltimore Metropolitan Region' faunája (BES)

Az adatok eredete a Baltimore Ecosystem Study (<http://12>) projektben történt felvételezéseink. A gyűjtés 2000-2003 évek folyamán zajlott különböző anthropogén befolyás alatt álló erdőkben ('urban, rural forests, parks, suburban areas') az USA Maryland államának Baltimore környéki területein ('Baltimore Metropolitan Region'), havonta ürtett, folyamatosan működő csapdákkal. Emellett a talajcsapdák fajlistáját városi erdőkben, kertekben egyelő módszerrel történt gyűjtések eredményeivel egészítettük ki. Az így kapott fajlistát összevetettük Budapest faunájával biogeográfiai eredet, lehetséges terjedési stratégia, populációs jellemzők alapján.

É-Amerikában, a BES projektben való részvételünk eredményeként megállapíthattuk, hogy Baltimore ászka faunája 11, Európából származó fajból áll, amelyek legtöbbje számos államban jelen van (3.8. táblázat).

család	faj	öko- lógiai típus	előfor- dulás az USA álla- maiban*	eloszlási típus	megjegyzés
Trichoniscidae	<i>Hyloniscus riparius</i>	En	6	DF	városi erdők, kertek
	<i>Trichoniscus pusillus</i>	En	14	DF	városi erdők
	<i>Haplophthalmus danicus</i>	En	14	DF	városi erdők, kertek, üvegház
Philosciidae	<i>Philoscia muscorum</i>	E	8	DF	városi erdők, kertek
	<i>Chaetophiloscia sicula</i>	E	1	U**	városi erdők
Oniscidae	<i>Oniscus asellus</i>	E	21	DF	városi erdők, kertek
Cylistidae	<i>Cylisticus convexus</i>	E	36	G	városi erdők, kertek
Porcellionidae	<i>Porcellio scaber</i>	E	31	G	városi erdők, kertek
Trachelipidae	<i>Trachelipus rathkii</i>	E	28	G	városi erdők, kertek
Armadillidiidae	<i>Armadillidium vulgare</i>	E	45	G	parkok, erdők, kertek
	<i>A. nasatum</i>	E	25	G***	városi erdők, kertek

3.8. táblázat: A 'Baltimore Metropolitan Region' faunája és a fajok besorolása

(Hornung et al., 2007)

Magyarázat: E – felszíni aktivitású; En – talaj aktivitású; NR – természetes, ritka; NF – természetes, gyakori; DR – zavart, ritka; DF – zavart, gyakori; G – generalista; U – bizonytalan

*Adatok: Hornung & Szlavecz 2003, Jass & Klausmeier 2000,

**Csak két előfordulási helye ismeretes: zavart, városi erdőkben

***Magyarországon csak üvegházakból ismert faj, Baltimore agglomerátumában szabadon él és tömeges.

Baltimore és Budapest agglomerátumainak száraz-földi ászkarák faunáját összevető esettanulmányunkban kimutattuk, hogy míg a vizsgált tengeren túli fauna –földtörténeti és történelmi okokból– 11 behurcolt fajból (100%) áll, addig Budapesten 28-ból, aminek ~30%-a behurcolt (3.9. táblázat). Kontinens léptékű összehasonlításban elmondható, hogy az Oniscidea lokális fajgazdagsága alacsonyabb Baltimore, mint Budapest agglomerátumában.

Összességében elmondhatjuk, hogy a behurcolt Oniscidea fajok uralják Baltimore és Maryland isopoda faunáját. A *T. rathkii* és a *C. convexus* elterjedtsége és abundanciája alapján ott invazívnek tekinthető.

A mediterrán eredetű *C. sicula* természetes élőhelyétől teljesen különböző növénytársulásban fordul elő, ami nagy fenotípusos plaszticitásra utal.

3.9. táblázat: Behurcolt fajok (É-Amerika – Magyarország) és stratégiáik

faj	urbán megjelenés		stratégia		
	É-Amerika	Magyarország	szaporodás, diszperzió	széthurcolhatóság	adaptálódás
<i>Protracheoniscus major</i>		x		x	
<i>Armadillidium nasatum</i>	x	x	x	x	
<i>A. vulgare</i>	x		x	x	
<i>Proporcellio vulcanius</i>		x		x	
<i>Chaetophiloscia cellaria</i>		x			x
<i>Chaetophiloscia sicula</i>	x			x	x
<i>Agabiformius lentus</i>		x			
<i>Paraschizidium coeculum</i>		x		x	
<i>Reductoniscus costulatus</i>		x		x	
<i>Buddelundiella cataractae</i>		x		x	

<i>Platyarthrus schoblii</i>		x		x	
<i>Trichorhina tomentosa</i>		x		x	
<i>Trachelipus rathkii</i>	x		x		
<i>Porcellio scaber</i>	x		x		x
<i>Cylisticus convexus</i>	x	x	x		x
<i>Oniscus asellus</i>	x			x	x
<i>Philoscia muscorum</i>	x				
<i>Haplophthalmus danicus</i>	x			x	
<i>Trichoniscus pusillus</i>	x		x	x	
<i>Hyloniscus riparius</i>	x				

Arra következtethettünk, hogy a szárazföldi ászkarákok sikeres terjedésének hátterében itt is geológiai és ökológiai tényezők állhatnak. Ezek:

- a jégkorszak utáni területek visszahódítása
- táplálékgeneralizmus (korhadékfogyasztás)
- reprodukív stratégiák:
 - parthenogenezis
 - spermium tárolás
 - magas utódszám
 - évenkénti és generációnkénti többszöri szaporodás (multivoltine iteroparitás).

Az emberi tényezők:

- ismételt behurcolás
- a terjedés elősegítése
- kedvező élőhelyek teremtése (városi környezet)
 - kiegyenlítettebb környezeti tényezők
 - bőséges források
 - nagyobb mikroélőhely változatosság

Debrecen (GLOBENET)

Az urbanizációnak a felszínaktív makrogerinctelenek egyes populációira gyakorolt hatásait vizsgáltuk Debrecenben, a magyar GlobeNet projekt keretein belül. A debreceni adatok talajcsapdázás eredményei [3 élőhely típus (urbán-szuburbán-természetes) x 4 terület x 10 csapda = 120 csapda/alkalom; Hornung *et al.* 2007b].

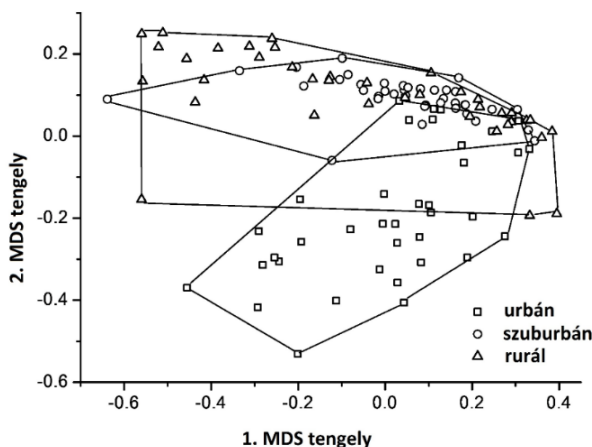
A fajok abundanciája

Az éves gyűjtött egyedszám hat faj között oszlott meg (*Armadillidium vulgare*, *Porcellio scaber*, *Porcellium collicola*, *Trachelipus rathkii*, *Trachelipus ratzeburgii*, *Cylisticus convexus*); a szuburbán habitat öt fajjal részesült (*A. vulgare*, *P. collicola*, *T. rathkii*, *T. ratzeburgii*, *C. convexus*), míg a természetközeli (rurál) habitatban mindössze négy fajt fogtunk (*A. vulgare*, *P. collicola*, *T. rathkii*, *T. ratzeburgii*). A fajgazdaságban nem volt szignifikáns különbség a habitatok között.

A fajegyüttesek kompozíciójában sem találtunk markáns különbségeket a grádiens mentén. Az abundancia adatokon alapuló MDS ordináció alapján a városi közösség elkülönül a többtől, míg a másik kettő egymáshoz hasonló (3.15. ábra).

A kvalitatív jellemzőket az IndVal (Dufrene & Legendre, 1997) módszerrel elemezve

- mindhárom habitat típusban abundánsan jelen vannak a habitat generalista fajok (*A. vulgare*, *P. collicola*);
- mind a tágtűrűsű, mind a szinantrop fajok vagy csak kizárólagosan (*P. scaber*), vagy legmagasabb abundanciával (*T. rathkii*) a városi területen voltak kimutathatóak;
- a szuburbán élőhelyre a *C. convexus*, míg a szuburbán és természetközeli területre a *T. ratzeburgii* fajok voltak jellemzőek.

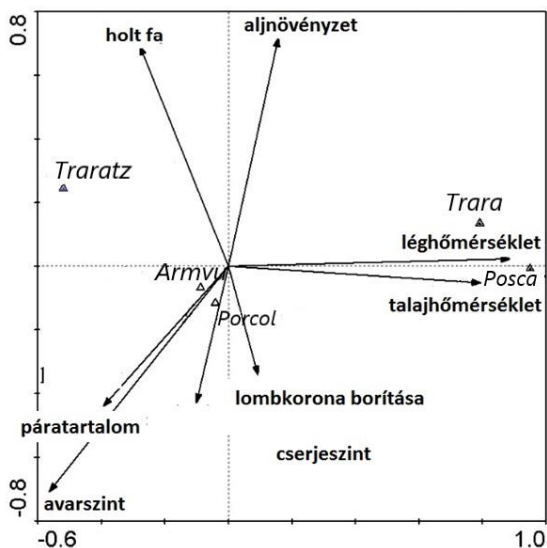


3.15. ábra: Az ászkarák együttesek ordinációja az urbán – rurál grádiens mentén (különbözőség Bray-Curtis index; MDS ordináció).

A kanonikus korrespondencia analízis (CCA) szerint a talaj és a levegő hőmérsékletével a *P. scaber* és a *T. rathkii* fajok abundanciája pozitív összefüggésben volt, míg negatívan hatott a *T. ratzeburgii* egyedszámára. (3.16. ábra).

A fokozott zavarás nem elsősorban a fajgazdagságban, hanem a fajok abundancia mintázatában, szezonális dinamikájában és ivararányaiban mutatkozott meg. Ez

különösen érvényes a habitat specialista fajok dominancia viszonyaira. Egyértelműen nem mondható ki, hogy az urbanizációnak térbeli dimenziója van (pl. a sok zöld övezettel tagolt városok kisebb hatással vannak a városi faunára). Ez nagyban függ a környező tájképi mátrixtól, ami körülveszi az adott várost. Fontos tudni a területek eredetét is: ha korábbi természetes élőhelyek köré nő a város, akkor képes megtartani bizonyos fajokat (Gibb & Hochuli, 2002; McDonnell & Pickett, 1990), míg egy újonnan létesült terület esetén a fauna kialakulása nehezen prediktálható.



3.16. ábra: Az ászkarákok abundancia adatain és a környezeti háttértényezőkön alapuló kanonikus korrespondencia analízis (CCA). [A *Cylisticus convexus* fajt kihagyva alacsony egyedszáma miatt (3 egyed)]. (Traratz – *Trachelipus ratzeburgii*; Trara – *Trachelipus rathkii*; Armvu – *Armadillidium vulgare*; Porcol – *Porcellium collicola*; Posca – *Porcellio scaber*)

Összehasonlításként más európai városi élőhelyek fajszám, fajösszetétel adataival, pl. Olomouc (Csehország) a városi parkok, beépített területek, kertek, zavaros és természetes élőhelyek össz fajszáma 17 (Riedel *et al.*, 2009). Ferentzi és mtsi (2015) Salonta (Románia) városának 19 felvételi pontján 1-2 fajt találtak, kivéve egy vizsgált vizes élőhelyet, ahol 6 fajt sikerült

kimutatniuk. Bukarestben (Románia) Giurginca és mtsi (2017) 17 fajt gyűjtöttek. Vilisics és mtsi (2012) három svájci városból összesen 17 fajt említenek: a legfajgazdagabb Luzern (13), amit Zürich (11), majd Lugano (9) követ. Az említett számokat befolyásolhatják a különböző gyűjtési módszerek, de megközelítőleg képet adnak a különböző földrajzi régiók fajgazdagságáról és tükrözhetik a környék fajkészletét, ami (bio)geográfiai régióként változik (Sfenthourakis & Hornung, 2018) és az alapfaunán felül a régió sajátos elemei színesíthetik.

A fajgazdaság eloszlása nem mutatott következetes mintázatot. Bár az urbán élőhelyek átlagosan több fajjal rendelkeztek, de ez nem volt szignifikáns. Egy pécsi extenzív városi vizsgálat (Farkas & Vilisics, 2006) kimutatta, hogy a sűrűn beépített városi területeken a habitat generalista (*A. vulgare*, *P. collicola*, *T. rathkii*) és a szinatróp fajok (*P. scaber*, *C. convexus*, *P. pruinosus*) domináltak, amíg a

város széli ökoton zónákban habitat specialista fajok (*T. nodulosus*, *P. politus*) is megjelentek. A mi adataink is hasonló, kevert összetételű ászka-együttest mutatnak a rurál – urbán zónákban.

Az urbán – rurál grádiens mentén fajkicserélődést tapasztaltunk a habitat specialista – generalista fajok között: tipikusan erdei fajok (*P. politus*, *O. planum*) a természetes erdei élőhelyek elemei voltak, míg a habitat generalista és/vagy szinanthróp fajok (Porcellionidae, *A. vulgare*, *C. convexus*) jellemezték a városi hatás alatt álló erdőfoltokat.

3.3.2. Behurcolás, sikeres megtelepedés

Napjaink ökológiájának forró pontja a fajok „globalizációja”: az emberiség egyre növekvő intra-, interkontinentális utazásai, kereskedelmi forgalma a legnagyobb elővigyázatosság mellett is együtt jár egyes fajok széthurcolásával. Egy új földrajzi területre betelepített/behurcolt faj megtelepedéséhez azonban szükséges az élőhely ökológiai környezeti tényezőinek és az adott élőlény tolerancia viszonyainak legalább részleges komplementaritása. Egyes sikeresen megtelepedő fajok invazívá válhatnak, komoly gazdasági és ökológiai problémákat okozva (pl. kártevők, kompetítorok, predátorok, stb.). Jelen esetben model taxonunkon (Crustacea, Isopoda, Oniscoidea) próbáljuk vizsgálni azokat az életmenet összetevőket, amelyek egy adott fajt sikeressé tehetnek, illetve inváziós képességét biztosítják. A szárazföldi ászkarakok (Oniscoidea) alkalmas csoportnak tűnnek a kutatásokhoz, ugyanis képviselőik több olyan sajátsággal is rendelkeznek, amelyek képessé teszik azokat a sikeres megtelepedésre (pl. kis méret, nagy utódszám, tojásaikat, embrióikat magukon hordozzák, spermatárolási képesség, egy megtermékenyítés utáni többszöri szaporodás, iteropár, multivoltin szaporodási képesség). Végletes esetben akár egy megtermékenyített nőtény egyed elegendő a sikeres terjedéshez.

Fajok behurcolására leginkább ember által uralt, elsősorban lakott területeken van a legnagyobb esély. A városok felépítése, beépítettsége és kiterjedése – bizonyos keretek között – az ott élő emberek mindennapos igényeinek megfelelően változik, de a nagyobb léptékű változásokban globális trend is megfigyelhető.

Új fajok megjelenése, megtelepedése mainapság tetten érhető bővülő adatbázisainkra, monitoring tevékenységünkre, korszerű módszereinkre alapozva (pl. Hornung & Szlavecz, 2003; Tartally *et al.*, 2004). Mindez a fajok biotikus globalizációjához, és –elsősorban a városi faunák–konvergenciájához, homogenizációjához vezet (pl. Dures & Cumming, 2010; Goddard *et al.*, 2010). (Mindebből következik az alap dilemma: mikor tekinthetünk egy fajt őshonosnak vagy éppen betelepültnek?)

Az emberi tevékenység révén a városokba behurcolt, ott megtelepedett, illetve a tágtűrésű és/vagy kozmopolita fajok térhódítása veszélyezteti természetes életközösségeink makrolebontó faunájának fennmaradását, ezáltal befolyásolhatja az ökoszisztémák működését. Az Isopoda fajok véletlen széthurcolása, kolonizációja, esetleges tömeges elszaporodásuk meghatározó lehet mind a biodiverzitás, mind az együttesek minőségi összetétele, mind a fajok abundanciája, és ezen keresztül funkciójuk, a dekompozíciós folyamatok alakulására. A változások következtében kimutatható a városi fauna homogenizálódása, annak városok közötti konvergencia alakulása (Szlavecz *et al.*, in press).

3.10. táblázat: Magyarország faunájának behurcolt, megtelepedett szárazföldi ászkarák fajai

No.	fajok	aktivitás	magyarországi elterjedés
1	<i>Protracheoniscus major</i> (H.E., V.F.)	E	ZR
2	<i>Armadillidium nasatum</i> (H.E.)	E	ZR
3	<i>Proporcellio vulcanius</i> (V.F.)	E	ZR
4	<i>Chaetophiloscia cellaria</i> (V.F.)	E	ZR
5	<i>Agabiformius lentus</i> (V.F.)	E	ZR
6	<i>Paraschizidium coeculum</i> (V.F.)	En	ZR
7	<i>Reductoniscus costulatus</i> (K.J.)	En	ZR
8	<i>Buddelundiella cataractae</i> (H.E.)	En	ZR
9	<i>Platyarthus schoblii</i> (H.E., T.A.)	En	ZR
10	<i>Trichorhina tomentosa</i> (H.E.)	En	ZR

E: felszín aktív (epigeikus); En: talaj aktív (endogeikus); ZR: zavart/szinantróp - ritka;
(H.E.-Hornung E.; K.J.-Kontschán J.; T.A.-Tartally A., V.F.-Vilicsics F)

Ezen beosztás alapján az utóbbi évtizedben faunánkban újként kimutatott fajok mindegyike a **ZR**, azaz zavart (antropogén) élőhelyeken, kis egyedszámban előfordulónak, ritka fajnak számít (3.10. táblázat).

A kapott kép támogatja azt a feltételezésünket, miszerint egyes sikeres fajok megtelepedésében egy közbelső lépcső lehet az urbánus élőhely meghódítása (Urbanizációs hipotézis avagy 'Ugródeszka hipotézis'). Ennek során üvegházakba, lakott környezetbe, kertekbe behurcolt fajok sikeresen adaptálódnak a helyi viszonyokhoz és 'kiszabadulhatnak', adaptálódhatnak új környezetükhöz; a szinantróp megtelepülést, életmódot 'ugródeszkeként' használva sikeresek a kevésbé zavart, majd természetközeli élőhelyek meghódításában. Ez egyben a globalizációs folyamatok alapja, és a városok faunájának homogenizálódásához vezet (Szlavec et al., 2018b; (Szlavec et al., in press)

A 3.2. fejezetben leírt, általunk alkotott természetességi minősítés (3.1. táblázat) kategóriái közül elsősorban a 'meghonosodott betelepülők' kategóriája és fajai azok, amelyekre illik az 'ugródeszka hipotézis' elmélete. Ilyen Budapest és Magyarország viszonylatában pl. a *Cylisticus convexus*, *Porcellio spinicornis*, *Armadillidium versicolor*, és egyre több adat utal arra, hogy az *A. nasatum* is túlél szabadföldi körülmények között.

Ugyanakkor azt is megállapíthatjuk, hogy a városi környezet sok esetben refúgiumot jelenthet egyes ritka, magas természetességi értékkel jellemezhető fajoknak. Az őshonos, vagy natív fajok alatt alapvetően a természetközeli élőhelyeken élő, nem kozmopolita ászkákat értjük. Mindemellett ezen fajok olykor szinantróp élőhelyeken is fennmaradhatnak. Pl. 13 fajjal ezek teszik ki a Budapestről kimutatott össz fajszám 43%-át.

A behurcolt és sikeresen megtelepedett fajok közül részletesen tanulmányoztuk és publikáltuk a *Platyarthus schoblii* magyarországi megjelenését, elterjedését és más hangya és ászkarák fajokkal való kolokalizációját (Hornung et al., 2005), É-Amerikában a *Chaetophiloscia sicula* faj túlélését és populációs jellemzőit (Hornung & Szlavec, 2003; ld. 5.2.3. fejezet).

3.3.3. Homogenizációs hatások

Az urbanizációval járó, és a biodiverzitást veszélyeztető egyik hatás a biotikus homogenizáció (Groffman *et al.*, 2017; McKinney, 2006; Olden & Rooney, 2006). A természetes élőhelyek elvesztése a natív flóra, fauna eltűnésével jár, és olyan tájképi elemek alakulnak ki, amelyek minden városban hasonlóak. Mint az épített elemek, utak, fragmentált zöld felületek meglehetősen változó kapcsolati lehetőségekkel (Groffman *et al.*, 2014). Ezen felül még a közvetlen zavarás és a hasonló kezelés is azt hozza magával, hogy ezek az emberi ökoszisztémák világszerte hasonlóvá válnak (Pouyat *et al.*, 2015). A világméretű kereskedelemmel az emberiség elősegíti a lokális élővilágra nézve nem natív, elsősorban a szinantrop fajok terjedését, megtelepedését. A városokon belül, lokális skálán a különböző célú földmozgatások (pl. építkezés, út-, parképítés stb.) a talaj élővilágának bolygatásával, áttelepítésével járnak. A kialakuló helyi háttértényezők és a biotikus interakciók fogják meghatározni a sikeres megtelepedést.

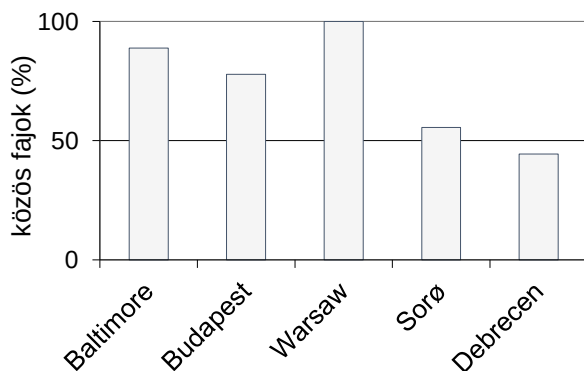
A nagyvárosok között az alapvető környezeti feltételek tekintetében olyan hasonlóságok fedezhetők fel, mint például a hőszigetelés (pl. Haider, 1997), és ezek a struktúrában mutatkozó hasonlóságokkal függenek össze. Ilyen tényező az a kettősség is, amely magában hordoz egy sűrűn beépített városmagot és egy lazább szövetű kertvárosi zónát, amely – ideális esetben – már a természetes élőhelyekkel is határos (pl. Niemelä *et al.*, 2000). A városok strukturális hasonlósága hozzájárul egy speciális városi fauna létrejöttéhez, amely egyaránt tartalmazhatja az őshonos fajokat, de élőhelyet biztosít a behurcoltaknak is (pl. Niemelä *et al.*, 2002). Korábbi vizsgálatok ezzel együtt kimutatták, hogy a nagyvárosok fajkészlete nagymértékben homogenizálódik, egységessé válik, tehát gyakran ugyanaz a néhány behurcolt faj képes sikeresen megtelepedni a legkülönbözőbb városokban, rendszerint kiszorítva a területre jellemző őshonos fajok zömét (McKinney, 2006). A hasonló igényű, széles toleranciájú, habitat és táplálék generalista fajok könnyen megtalálják életlehetőségeiket.

Bár az urbán élőhelyekkel kapcsolatos nagyskálájú, globális adatbázisok még hiányoznak, több mint 100 publikációt, és a világ 50 városának adatait áttekintve összesen 110 ászkarák fajról találtunk említést (Szlavecz *et al.*, 2018b). Azonban ezek közül a legtöbb csak egyszer-egyszer szerepel (70 faj). A leggyakoribb 10 faj volt (3.11. táblázat), amelyek világszerte elterjedt szinantropokként is ismertek. A *Porcellio scaber*, *Trachelipus rathkii* és az *Armadillidium vulgare* a vizsgált városi faunák több mint 50%-ában jelen volt, közülük az *A. vulgare* messze a leggyakoribb. További, gyakran előforduló fajok az *Oniscus asellus* Linnaeus, 1758, *Philoscia muscorum*, *Porcellio scaber*, *Porcellionides pruinosus*, *Hyloniscus riparius* és a *Cylisticus convexus*, amelyekről tudott, hogy antropogén környezetben gyakoriak, de legtöbbjük természetes környezetben is megtalálható. Például a *T. rathkii* lehet domináns ártereken (Farkas, 1998; Tajovský, 1998), míg az *A. vulgare* a megszokott élőhelyei mellett jelen lehet homokos partszakaszokon (Hassall & Sutton, 1978) és alföldi erdőmaradványokban (Szlavecz, 1991).

Sok városban bizonyított már a homogenizáló fajok megjelenése. Az elérhető részletes fajlisták adatainak összehasonlítása alapján megállapítottuk, hogy a közös fajok aránya rendszerint meghaladja az adott város Oniscidea faunájának 50%-át (Szlavecz *et al.*, 2018b) (3.17. ábra).

3.11. táblázat: A városokban világszerte leggyakrabban előforduló (homogenizáló) fajok (Szlavecz *et al.* 2018b. táblázata alapján).

fajok	család	adatok %-a (N = 50)
<i>Armadillidium nasatum</i>	Armadillidiidae	38
<i>Armadillidium vulgare</i>	Armadillidiidae	72
<i>Cylisticus convexus</i>	Cylisticidae	44
<i>Haplophthalmus danicus</i>	Trichoniscidae	38
<i>Hyloniscus riparius</i>	Trichoniscidae	42
<i>Oniscus asellus</i>	Oniscidae	42
<i>Porcellionides pruinosus</i>	Porcellionidae	48
<i>Porcellio scaber</i>	Porcellionidae	68
<i>Porcellio spinicornis</i>	Porcellionidae	38
<i>Trachelipus rathkii</i>	Trachelipodidae	56



3.17. ábra: Közös, homogenizáló fajok részaránya néhány nagyváros példáján. (Az adatok forrásai: Hornung & Szlavecz 2003; Hornung *et al.*, 2007b; Hornung *et al.*, 2018; Jedryczkowski, 1981; Vilisics *et al.*, 2007b)

Legfőbb megállapítások, eredmények, következtetések

Budapest általános képe

- Budapestről eddig 28 érvényes fajt mutattunk ki, ami Magyarország ismert Oniscidea faunájának 49 %-a. Példákkal bizonyítottuk a véletlen behurcolások jelenlétét, exotikus fajok megtelepedését.
- Budapest változatos településszerkezete és földrajzi adottságai egyértelműen hozzájárulnak egy igen változatos Oniscidea fauna fenntartásához.
- A gyakori homogenizáló „vázfauna” mellett vannak olyan színezőelemek, amelyek csak bizonyos élőhelytípusokra jellemzők.
- A budapesti élőhelyeket ászka faunájuk és típusuk (a mintavételi helyek zöld területeinek topográfiai, természetességi és zavartsági állapota) alapján a következő kategóriákba osztottuk: természetközeli területek, városi erdők, közparkok, budai kertek, pesti kertek, sűrűn beépített területek, botanikus kertek. A városi élőhelytípusokat jól jellemezhetjük ászkaegyütteseikkel.

- A fővároson belül a legmagasabb fajgazdagságot a budai kertekben (17) és a botanikus kertekben találtuk (17), míg a legkevesebb faj a pesti kertekből (6) került elő. A fauna felét a zavart élőhelyen élő, ritka előfordulású fajok (**ZR**) teszik ki.
- A szűkebb areájú, általában élőhely-specialista, tipikusan közép- és kelet-európai fajok (*O. planum*, *P. politus*, *T. ratzeburgii*) elterjedése alapján elmondható, hogy az őshonos fajok fennmaradásában a természetes erdők mellett a budai oldal kertjei és a közparkok menedékhelyei játsszák a legfontosabb szerepet; őshonos, vagy natív fajok olykor szinantrop élőhelyeken is fennmaradhatnak

Budapest fás élőhelyei

- A budai és pesti oldal fás élőhelyeinek összehasonlításával megállapítottuk, hogy a 23 budai élőhelyből 6-ban (26%) 4-6 faj volt kimutatható, míg a pesti oldalon 24 lokalitásban élőhelyenként átlagosan 3 faj fordult elő (min 1, max 5 ill. 6, egy-egy élőhelyen). A 2-3 fajjal rendelkező élőhelyek az összesnek 50%-át tették ki.
- A Duna két oldala fás élőhelyei fauna összetételének hasonlósága a Jaccard index alapján 0,53: az összesen 17 talált fajból 9 volt közös, mindkét egységben volt 4-4 nem átfedő faj.
- Kimutattuk, hogy a fauna minőségi összetétele (**ARI**) szignifikánsan összefügg az urbanizáltság fokával (**UI**) és a talaj minőségével (**KA** – Arany féle kötöttség).

Városok összehasonlítása

- Több példán bemutattuk (Budapest, Debrecen, Baltimore), hogy a városok faunájának fajgazdagsága, eredete, minőségi összetétele, megoszlása összefügg a város történetével, geológiájával, biogeográfiai hovatartozásával.
- Ugyanaz a faj más típusú elterjedést mutathat földrajzilag távoli területeken, a történeti-történelmi események és az ökológiai lehetőségek függvényében.

BES adatainkból levonható megállapítások:

- a városi talajokat a behurcolt teresztis Isopoda fajok uralják;
- nincs őshonos Isopoda-faj;
- a betelepítés napjainkban is zajlik (ld. *Chetophiloscia sicula*).

Behurcolás – megtelepedés - homogenizáció

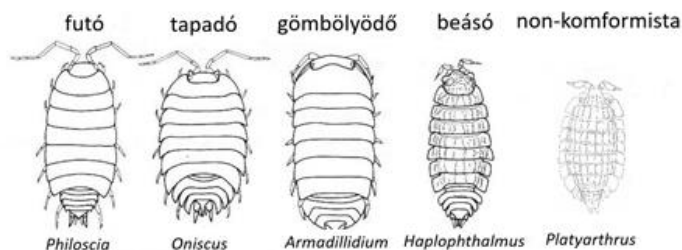
- Az újonnan kimutatott fajok zavart (antropogén) élőhelyeken, kis egyedszámban előfordulónak bizonyultak.
- Az antropogén hatás alatt álló habitatok nagy abundanciájú fajai rendszerint szinantrop fajok
- Budapest utóbbi 5 évben kimutatott, feltehetően frissen behurcolt fajainak 75%-a az ún. ásó ('creeper') típus pl. *C. stebbingi*, *P. coeculum*, *R. costulatus*...) - „csendes betolakodók”
- Kimutattuk, hogy a városok Oniscidea faunájának homogenizálódásában a szinantrop fajoknak nagy szerepe van. Az ember teremtménye városi ökoszisztémák világszerte hasonló adottságokat teremtve a homogenizáló fajok dominanciáját hozzák.
- A városi fauna-összetétel globális léptékű összehasonlítása (> 100 publikáció, 50 város; 110 ászkarák faj) 10 szinantrop Oniscidea faj világméretű elterjedtségét igazolta.
- A globális elterjedtségű fajok közül a *Porcellio scaber*, *Trachelipus rathkii* és az *Armadillidium vulgare* a vizsgált városi faunák több mint 50%-ában jelen volt.

4. Ökomorfológia – hosszú távú adaptáció

Az Oniscidea taxon fajai a legkülönbözőbb szárazföldi élőhelyek meghódítása során számos adaptációs folyamaton kellett keresztül menjenek mind morfológiai, mind fiziológiai jellegeikben, mind pedig ökológiai stratégiáikban. A jelen munkában hangsúlyt kapnak az *ökomorfológiai jellegek* ('traits') és a *szaporodási stratégiák*, amelyek az Oniscidea taxon szárazföldi élőhelyekhez történt adaptációjának fontos és hangsúlyos elemei. Ökomorfológiai szempontból az élőhely és a külső morfológia szoros összefüggése az ökológiai tolerancia tartományokon keresztül az élőhelyválasztás kulcstényezője lehet, akár mikrohabitat szinten is. A változások alatt most a hosszútávú, evolúciós léptékű alkalmazkodásról (itt kültakaró, pszeudotrachea, marsupium; 4.2. fejezet) és egyes, a fajok genetikai háttere megszabta plaszticitásról lesz szó (mint stressz tűrő képesség, a stresszre, diszturbanciára, perturbációra adott szubletális válaszok, 4.3. fejezet).

A szárazföldi ászkarákok testfelépítése különböző tényezőktől függ, amelyek elég jól megfeleltethetők élőhelyeik adottságainak és viselkedésbiológiai jellemzőiknek (Schmalfuss, 1984). Mindenek előtt elkülöníthetők a (1) talajban, az avar legalsó rétegében, ill. igen nedves élőhelyeken, barlangokban, intersticiálisan élők (*endogeikus*) és a (2) talaj felszínén, az avar különböző szintjeiben aktív (*epigeikus*) kategóriák. A valódi endogeikus fajoknak jellemzően rövid végtagjuk van, kisméretűek, összegömbölyödéskor általában nem képesek, testük cilindrikus, hátuk rendszerint bordázott. Nevezhetjük őket 'beásó' típusnak ('*creeper*') is. A felszíniek további testalakokra és viselkedési/mozgási stratégiai formákra bonthatók. Így az ún. 'futók' ('*runner*') általában hosszú, erős lábúak, testfelszínük síma, testalakjuk keskeny, és igen mozgékonyak, így menekülve pl. a ragadozók elől. A 'tapadók' ('*clinger*') szélesek, laposak, rövidebb lábúak és lassú mozgásúak. Veszély esetén inkább az aljzathoz lap ulnak, lábaik nem látszanak ki tergitjük alól, nehezen észrevehetők. Sokszor színük is élőhelyük jellemző búvóhelyeihez hasonul (pl. lehullott fakéreg). Hátoldali felszínük legtöbbször 'göbös'. A 'gömbölyödők' ('*roller*') esetén a sok átmeneti formán belül közös, hogy többé-kevésbé tökéletes összegömbölyödéskor képesek. Felszínük nagyon változatos lehet, ami mikroélelőhelyükkel összefügg. Erősen domborúak, keresztmetszetük félgömb alakú. Mindez a kiszáradástól is védi őket. Körvonaluk zárt ovális, nincsenek kilógó testrészeik, mint a többi típusnak. Vannak átmeneti formák is, pl. amelyek tapadni és nagyobb veszély esetén összegömbölyödni is képesek, vagy endogeikus 'beásó' formák. A futás, tapadás, gömbölyödés hatásos viselkedési formák a ragadozók ellen is (Schmalfuss, 1984). Az ismert fajok 90%-a hozzárendelhető valamelyik említett kategóriához. A nem besorolhatókat a '*non-conformist*' csoportban említjük. De ezek közül a hangyafészkekben élők –véleményem szerint– az endogeikus kategóriának is megfeleltethetők (nálunk a *Platyarthus* génusz fajai). Az ökomorfológiai kategóriák taxonómiaiilag nem meghatározottak, egy génuszon belül is előfordulhatnak különböző formák (Schmalfuss, 1984).

A magyar Oniscidea faunára az 4.1. ábrán felsorolt típusok alkalmazhatók. Ezek alapján sorolom be hazai fajainkat.



4.1. ábra: A Magyarországon élő teresztis ászkarák (*Oniscidea*) fajokra alkalmazható ökomorfológiai típusok (ÖMT) (Schmalfuss, 1984 nyomán), jellemző példafajokkal.

futó ('runner'); tapadó ('clinger'); gömbölyödő ('roller'); beásó ('creeper'); non-konformista ('non-conformist')

A további jellemzéshez, a morfológia – tolerancia – élőhelyválasztás megfeleltetéséhez munkánk során fénymikroszkópos (FM) és pásztázó elektronmikroszkópos (SEM) módszereket, valamint a légzési felszín kiterjedtségének megállapítására a fénymikroszkópos metszeteken készült

számítógépes sztereológiai méréseket alkalmaztunk (Csonka *et al.*, 2013). A fajok gyűjtési helye, módja és a mikroszkópos technikák, szövettani előkészítési eljárások, sztereológiai mérések módszerének részletes leírása a vonatkozó publikációinkban adott (Csonka, 2017; Csonka *et al.*, 2011, 2012, 2013, 2014a,b, 2015, 2018).

A **kültakaró** szerkezetbeli sajátosságait összesen 16 szárazföldi ászkarák fajon tanulmányoztuk. Ezek az *Androniscus roseus*, *Armadillidium nasatum*, *A. versicolor*, *A. vulgare*, *A. zenckeri*, *Cylisticus convexus*, *Haplophthalmus danicus*, *H. mengii*, *Hyloniscus riparius*, *Orthometopon planum*, *Platyarthrus hoffmannseggii*, *Porcellionides pruinosus*, *Porcellium collicola*, *Protracheoniscus politus*, *Trachelipus rathkii*.

A **légszőszerv** belső struktúráját az Oniscidea, Crinocheta szekcióba tartozó 10 fajnál tanulmányoztuk: *A. nasatum*, *A. versicolor*, *A. vulgare*, *A. zenckeri*, *C. convexus*, *O. planum*, *P. pruinosus*, *P. collicola*, *P. politus*, *T. rathkii*. A kvantitatív mérések a pszeudotracheák keresztmetszeti képein történtek. Az összehasonlítás egyúttal fajok között, illetve az *Armadillidium* génusz szélsőségesen eltérő körülmények között élő különböző fajain történt.

A kültakaró és a légszőszervi jellegek jelentőségének összevetése a deszikkációs kísérletek eredményeivel összhangban történt (ld. 4.3. fejezet leírásai). Az itt kapott eredményeket használtuk fel az evolúciós távlatú és rövidtávú adaptációra feltett kérdéseink megválaszolására is.

A **marsupium** struktúráját itt most a két fő ökomorfológiai típus, az összegömbölyödéssre képes és az összegömbölyödni nem képes formák esetén hasonlítottuk össze.

Az ökomorfológiai felosztással kapcsolatban arra kerestük a választ, hogyan értékelhető Magyarország ismert Oniscidea faunájának összetétele ökomorfológiai típusok (**ÖMT**) alapján, illetve összefüggésbe hozhatók-e az ökomorfológiai jellegek –azaz egyes **ÖMT** típusok megjelenése adott közösségekben– a fajok habitat/mezohabitat választásával?

4.1. A magyar Oniscidea fauna ökomorfológiai értékelése

Elvégeztük a magyarországról kimutatott fajok **ÖMT** szerinti besorolását. Az összesen 6 típusból (Schmalfuss, 1984) a Magyarországon előforduló fajok öt formába sorolhatók (4.1. ábra). A hiányzó 'tüskés' típust ('*spiny form*') trópusi klímaterületek habitatjaiban, erdők aljnövényzetében élő taxonok képviselői jelentik

Példák az egyes hazai típusokra:

- A) futó ('*runner*' = Ru) pl. *Hyloniscus*, *Ligidium*
- B) tapadó ('*clinger*' = Cl) pl. *Porcellium*, *Porcellio*, *Orthometopon*
- C) gömbölyödő ('*roller*' = Ro) pl. *Armadillidiidae*, *Cylisticus*, *Reductoniscus*
- D) non-komformista ('*non-komformist*' = Nc) pl. *Platyarthrus*
- E) beásó ('*creeper*' = Cr) pl. *Androniscus*, *Haplophthalmus*

A magyarországi fajok **ÖMT** szerinti besorolását a Függelék **F1** táblázatában adom meg.

Az ászkarák együtteseinkben általában a 'futó', a 'tapadó' és a 'gömbölyödő' ökomorfológiai típusok a dominánsak, ami megfelel a mérsékelt övi klímaterület általános képének. A magyarországi fajok élőhelytípusok zavartságai foka szerinti felosztásban kiugróan magas értéket mutat a 'futó' típus természetközeli erdős területeken, míg az 'ásó' kategóriába tartozók az agrárterületeken és a természetközeli nyílt élőhelyeken alulreprezentáltak (4.1. táblázat). Ez összeegyeztethető az adott **ÖMT** ökológiai igényeivel. Tudott, hogy a fajok összegömbölyödési képessége csökkenti a vízvesztést is (Smigel & Gibbs 2008), míg a nem gömbölyödő fajokat hatékony és gyors mozgása segíti a kiszáradás elleni védelemként a megfelelő mikrohabitatokat megtalálni (Dailey *et al.*, 2009).

4.1. táblázat: A magyar *Oniscidea* fauna fajszerkezetének élőhelyi szintű ökomorfológiai típus szerinti megoszlása

Ökomorfológiai típus	falvak & agrár területek	városok	természetközeli erdős területek	természetközeli nyílt élőhelyek
'tapadó' (Cl)	9	8	8	8
'futó' (Ru)	5	7	13	3
'gömbölyödő' (Ro)	6	5	5	4
'ásó' (Cr)	3	6	5	2
'non-konformista' (Nc)	1	2	2	1

Legfőbb megállapítások, eredmények, következtetések

- A Magyarországon előforduló fajok öt ökomorfológiai formába sorolhatók [futó pl. *Hyloniscus*, *Ligidium*, tapadó pl. *Porcellium*, *Porcellio*, *Orthomethopon*, gömbölyödő pl. *Armadillidiidae*, *Cylisticus*, *Reductoniscus*, non-konformista pl. *Platyarthus*, valamint beásó pl. *Androniscus*, *Haplophthalmus*, *Trichoniscus*] és ászkarák együtteseinkben általában a 'futó', a 'tapadó' és a 'gömbölyödő' típusok a dominánsak, ami megfelel a mérsékelt övi klímaterület általános képének

A dunántúli régió faunájának élőhelyek természetesség – zavartság típusú besorolása szerint megállapítható, hogy

- a 'tapadó (Cl)' és a 'gömbölyödő (Ro)' típus közel kiegyenlített számban van jelen a különböző élőhelyi kategóriákban;
- a 'futó- (Ru)'-ból a fás-természetes társulásban van a legtöbb faj, nyílt természetben pedig alig;
- Az 'ásó (Cr)'-k a fás természetes társulásokban és a városokban vannak nagyobb számmal (a behurcoltak zöme!);
- Non-konformista (Nc) faj csak kettő van a faunánkban (hangyavendég fajok).

4.2. Hosszútávú (evolúciós) morfológiai adaptáció (kutikula, légzőszerv)

A különböző ökomorfológiai típusok habitat szintű megjelenésének, és így elterjedésének hátterében a szárazföld meghódítása során evolúciósan kialakult morfológiai sajátosságai állnak, amelyek lehetővé teszik a környezeti tényezőkkel, elsősorban a kiszáradással szembeni ellenállásukat és összhangban vannak ökológiai igényeikkel, viselkedési mintázatukkal.

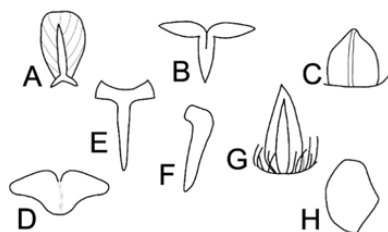
A jelen disszertációban a kültakaró (tergit, kutikula), a légzőszerv (fehérszerv, pszeudotrachea) és a költőtáska (marsupium) vizsgálatára vonatkozó eredményeinkről van szó. Néhány, különböző stratégiát képviselő fajon tanulmányoztuk a morfológiai jellegek (kutikula, légzőszerv, marsupium) és az ökológiai igények összefüggését a jellegek ökomorfológiai harmonizációját, amin keresztül magyarázatot kerestünk az egyes fajok élőhelyválasztására, toleranciájára. A jellemzők közül a kutikula vastagságát, felszíni morfológiáját, a pszeudotrachea szerkezetét, légzőfelületének kiterjedtségét vizsgáltuk intragenerikusan, illetve a szimpatrikus, egy élőhelyen belül előforduló fajokon interspecifikusan.

Kérdéseink középpontjában az élőhelyválasztás – tolerancia – ökomorfológiai jellemzők összefüggése állt, illetve, hogy van-e szerepe a filogenetikai rokonságnak a jellegek megjelenésében?

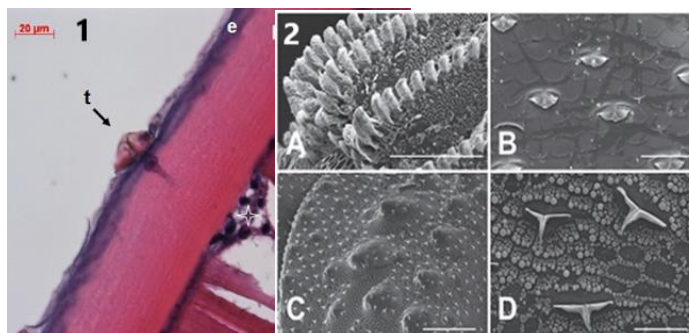
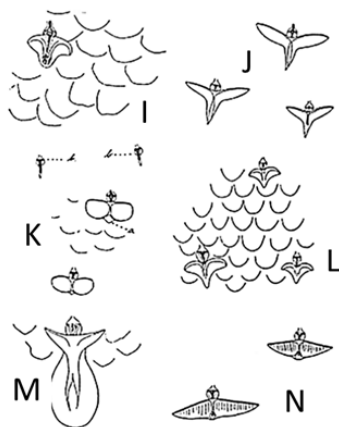
4.2.1. A tergít felszíni morfológiája

A legtöbb rákféle 4 rétegű exoskeletonnal rendelkezik, aminek részei az epikutikula (ami rendszerint maga is két alrétegből áll; Compère, 1995), az exokutikula, majd az endokutikula, végül a membrán réteg (Travis, 1955). Az exoskeleton alatt a hypodermis van. A szárazföldi ászkarák, mint a kiszáradásra rendkívül érzékeny élőlények előfordulását nagyban befolyásolja a szklerotizált kültakaró, ami a testfelületük és a külvilág közti legfőbb 'védvonal', a vízvesztés akadályozója.

Az epikutikula nagyon fontos a vízleadás szabályozásában (Cloudsley-Thompson, 1977). A szárazföldi ászkarákoknál a teresztializáció során az epikutikulán különböző érzékelő struktúrák jelentek meg [pl. 4.2. és 4.3. ábrák]: 'tricorn'- három osztatú tűske, 'plaque'-pikkely, 'pit'-gödör, 'ridge'-borda (Csonka *et al.*, 2018; Holdich & Lincoln, 1974).



← 4.2. ábra: A testfelszíni mechanoreceptorok típusai (A) legyező alakú pikkely („fan-shaped scale seta”), (B-D) trikorn („tricorn”), (E-F) trikorn-szerű („tricorn-like”), (G) lándzsa alakú („lanceolate”), (H) zömök trikorn („squat tricorn”) (eredeti ábra: Fernandes *et al.*, 2016). Trikorn receptorok: (I) *Buddelundia monticola*, (J) *Phallioniscus punctatus*, (K) *Cylisticus convexus*, (L) *Armadillo officinalis*, (M) *Porcellionides pruinosus*, (N) *Porcellio scaber* [Roman & Dalens (1999) alapján módosítva].



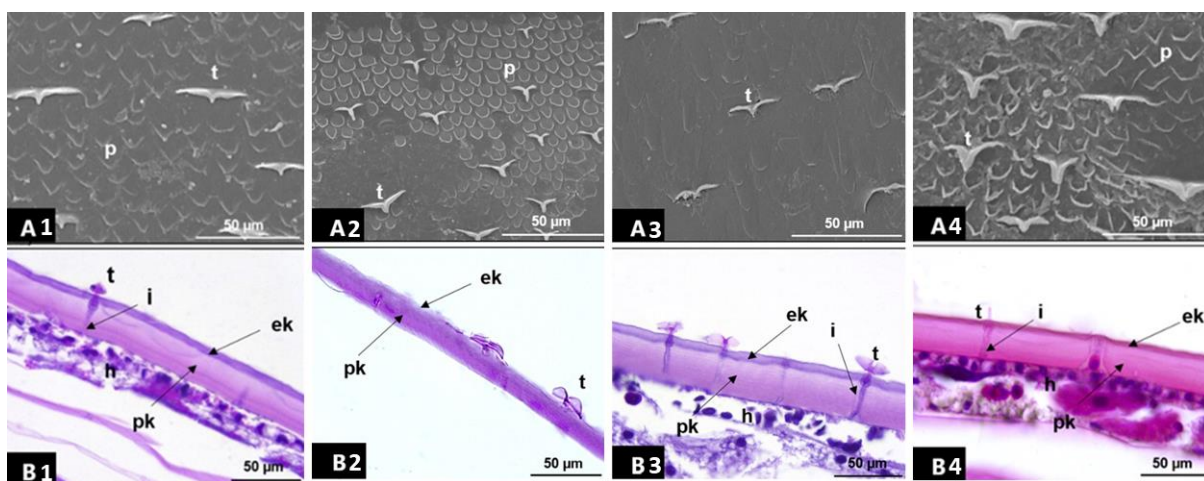
4.3. ábra 1: Kutikula keresztmetszet a rétegekkel; t-tricorn; e-epikutikula; pc-prokutikula; h-hipodermisz; sm-izom. 2: felszíni struktúrák (SEM) A-*Platyarthrus schobli*: háti bordák (scale = 100 μ m); B-*Armadillidium versicolor* tricorn-ok (50 μ m); C-*Porcellio scaber*: érzékelő sertékkal borított tuberkulák (250 μ m); D-*Porcellionides pruinosus* tricorn-ok és viaszosnak látszó gömbök (250 μ m) (Hornung, 2011 nyomán)

Annak ellenére, hogy a kutikula viszonylag áteresztő a víz számára (Quinlan & Hadley 1983), a különböző fajok a szárazság szempontjából minősített élőhelyek meglehetősen széles skáláján tudnak megtelepedni, a tengerparttól a sivatagokig (Warburg, 1987, 1993; Warburg *et al.*, 1984). A vízvesztés mértékét az élőhely hőmérséklet és páratartalom értékei és az adott faj kutikula jellemzői befolyásolják (Cole, 1946; Edney, 1968; Ilosvay, 1982; Paris, 1963). Korábbi vizsgálatok bizonyították, hogy a teresztis életmódú ászkarákok kutikulájukon keresztüli vízvesztése a többi ízeltlábú csoporthoz képest gyorsabb (Edney, 1954; Lillywhite & Maderson, 1988; Little, 1990; Power & Bliss, 1983). A kültakaró ezen sajátossága miatt a szárazföldi ászkarákok teresztis élőhelyeken való elterjedésének, habitat választásának egyik meghatározó tényezője a kiszáradás minél hatékonyabb elkerülése (Little, 1990). Schmalfuss (1975) szerint a deszikkáció kiküszöböléséhez több tényező mellett a kültakaró vastagabbá válása is hozzájárult.

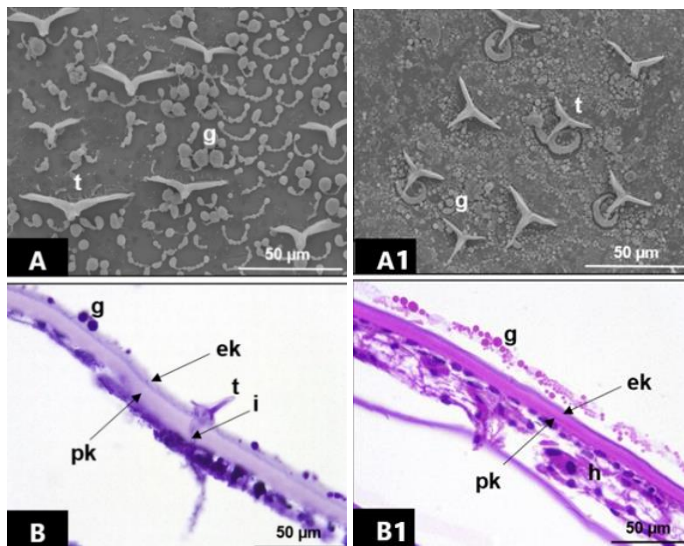
Kérdéseink arra irányultak, hogy van-e különbség a vizsgált fajok kültakarójának szerkezetében, illetve annak vastagságában? (*interspecifikus* összehasonlítás). Különbözik-e a filogenetikailag közeli rokon, egy génuszba (*Armadillidium*) tartozó fajok tergít vastagsága és szerkezete? (*intragenerikus* összehasonlítás). Milyen felszíni struktúrákkal jellemezhető az egyes fajok kutikulájának a felszíne, és az összefügg-e az **ÖMT** típusukkal?

A felszínaktív (epigeikus) fajok *külső morfológiáját* vizsgálva azok exoszkkeletonjának felszínén gyakoriak a trikorn (háromosztatú) receptorok, amelyek alakja fajonként különböző és jellemző lehet (4.4. ábra: *Cylisticus convexus*, *Porcellium collicola*, *Protracheoniscus politus*, *Trachelipus rathkii*). Az *O. planum* és a *P. pruinosa* fajoknál mind a **SEM** mind az **FM** felvételeken gömbalakú képleteket is megfigyeltünk a kültakaró felszínén (4.5. ábra), amelyek az előbbi fajnál láncszerűen összekapcsolódva helyezkednek el, valószínűsíthetően a plakkok (mikropikkelyek) széléhez kötődve. Ezen struktúrák perjódsvav-Schiff (**PAS**) festésre adott pozitív reakciója bizonyítja, hogy poliszacharid tartalmúak (4.5. ábra: 'g'). Az endogeikus fajok kültakarójának felszíne gyakran tuberkulákkal borított (4.7. ábra).

Fénymikroszkópos keresztmetszeti képeken a trikorn receptorokhoz kapcsolódó idegek is megfigyelhetők (pl. 4.4. ábra B1,3,4: 'i'), ami igazolja érzékszervi szerepüket.



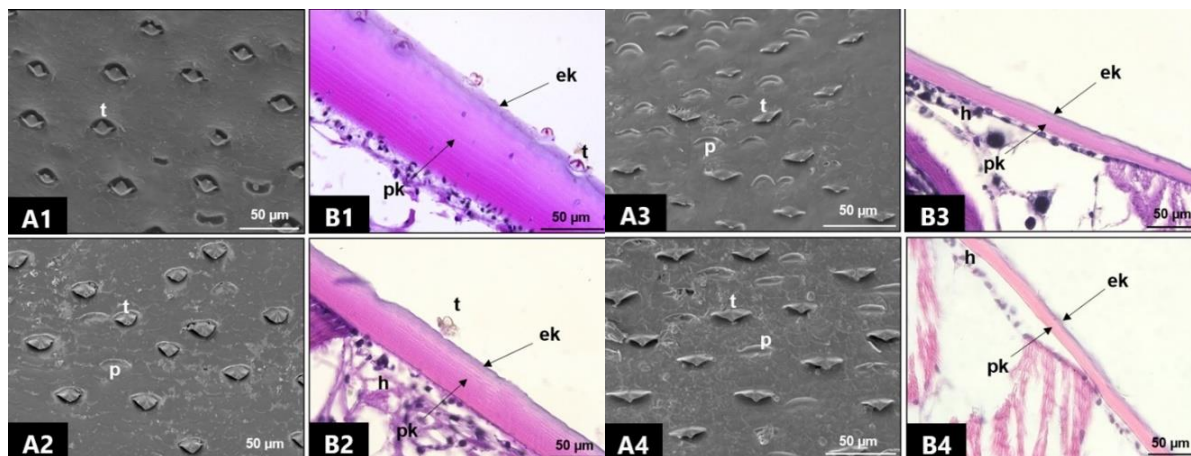
4.4. ábra: Sorrendben: A1-B1 *Cylisticus convexus*, A2-B2 *Porcellium collicola*, A3-B3 *Protracheoniscus politus*, A4-B4 *Trachelipus rathkii* (♂♂) kültakarójának felszíne (A – SEM) és keresztmetszete (B – FM): ek – epikutikula, h – hipodermisz, i – receptorhoz kapcsolódó ideg, pk – prokutikula, p – plakk, t – trikorn receptor B (FM): hematoxilin-eozin (HE) festés



4.5. ábra: A-B *Orthomethopon planum*, A1-B1 *Porcellionides pruinosus* fajok (♂♂) kültakarójának felszíne (A – SEM) és keresztmetszete (B – FM): rövidítések, ld. 4.3.1. ábra, g – granulum (perjódsv-Schiff (PAS) festés)

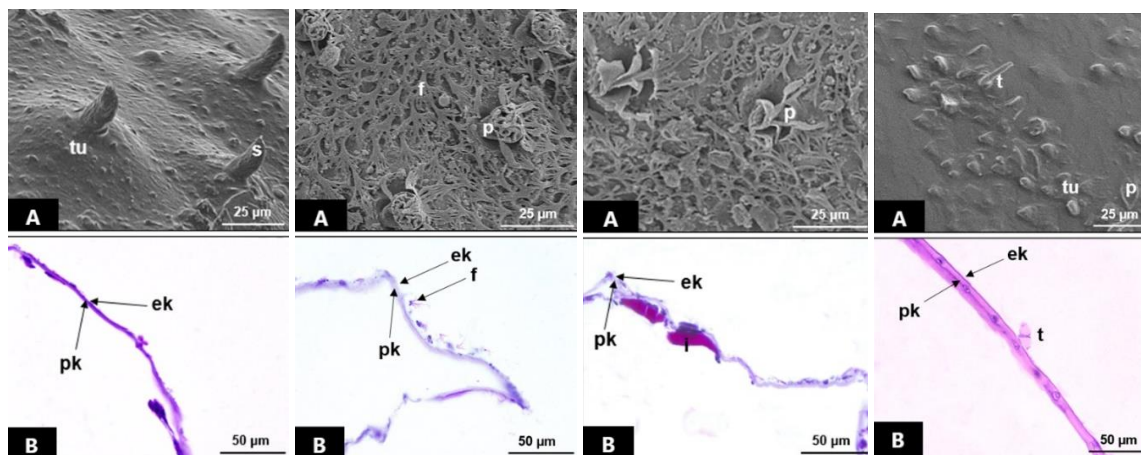
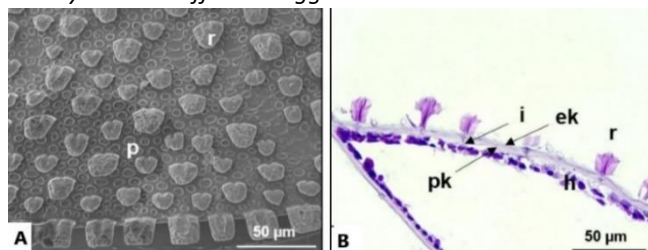
A *C. convexus*, a *P. collicola*, a *P. politus*, a *T. rathkii* és az *O. planum* fajoknál a háromosztatú receptorok vékony, elnyújtott formával rendelkeznek. Nagyarányban figyelhetünk meg plakkokat a *C. convexus*, a *P. collicola* és a *T. rathkii* hátoldalának felszínén. Az Armadillidium fajoknál a többitől eltérően zömök, zárt

trikornok láthatók. Az *A. zenckeri* és *A. nasatum* fajok tergít felszínét a trikorn receptorokon kívül plakkok is borítják (4.6. ábra).



4.6. ábra. Az Armadillidium fajok tergitének SEM képe (A1-A4), és annak FM keresztmetszete (B1-B4). A1-B1: *Armadillidium vulgare*, A2-B2: *A. versicolor*, A3-B3: *A. nasatum*, A4-B4: *A. zenckeri*
Jelmagyarázat: p - plakk; t - trikorn; ek - epikutikula; h - hipodermisz; pk - prokutikula

A kistermetű (endogeikus) fajok (*Haplophthalmus*, *Androniscus*) kültakarója felszínének gyakori struktúrái a tuberkulák (4.7. ábrák), melyek az *A. roseus* tergiten sűrűn helyezkednek el (4.7. ábra: 1). A *H. danicus* és *H. mengii* fajok kültakarójának jellegzetes képletei a tuberkulákon lévő szabálytalan alakú pikkelyek és a közöttük elhelyezkedő elágazódó, fa-alakú képletek (4.7. ábra: 2.-3.). A *H. riparius* hátoldalának felszínén pikkelyek és tuberkulák mellett a trikorn-szerű receptorok is láthatók (4.7. ábra: 4.). A *P. hoffmannseggii* exoszkeltonja gazdag felszíni függelékekben, a jól fejlett, levélszerű képletekhez idegek futnak (4.7. ábra: 5.).

1. *Androniscus roeseus*2. *Haplophthalmus danicus*3. *H. mengii*4. *Hyloniscus riparius*5. *Platyarthus hoffmannseggii*

4.7. ábra. 1. *Androniscus roeseus*; 2. *Haplophthalmus danicus*; 3. *H. mengii*; 4. *Hyloniscus riparius*; 5. *Platyarthus hoffmannseggii*. A: SEM; B: FM felvétel. Jelmagyarázat: f - fa - alakú plakk; p - plakk; s - seta; t - trikorn; tu - tuberkula; ek - epikutikula; i - ideg; h - hipodermisz; pk - prokutikula; r - receptor; f - fa - alakú plakk; p - plakk; s - seta; t - trikorn; tu - tuberkula; pk - prokutikula; r - receptor

4.2.2. A kutikula vastagsága

A fajok kültakarójának vizsgálatából kiderült, hogy a tergít vastagsága mind a fajok között (interspecifikusan; 4.4., 4.5 és 4.7. ábrák), mind egy génuson belül (intragenerikusan; 4.6. ábra) különbözik.

4.2.2.1. Interspecifikus összehasonlítás

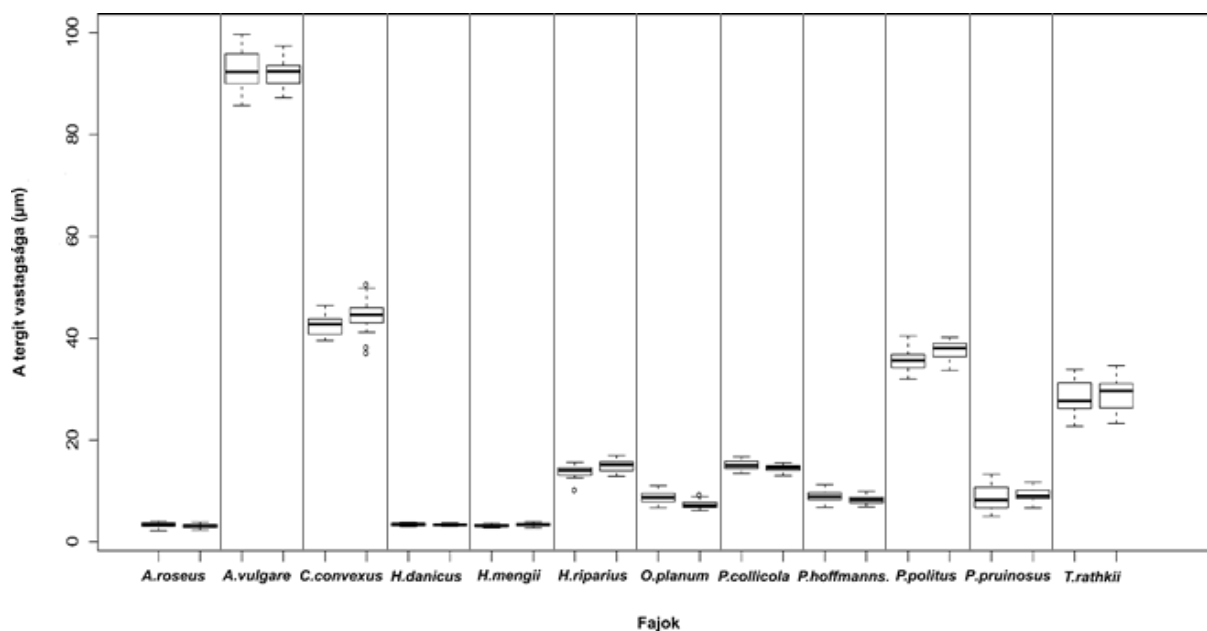
A tergítvastagság csökkenő értékei alapján a fajok sorrendje: *A. vulgare* (~88,7 µm) > *C. convexus* (~43,5 µm) > *P. politus* (~36,5 µm) > *T. rathkii* (~28,4 µm) > *P. collicola* (~14,7 µm) > *H. riparius* (~14,8 µm) > *P. pruinus* (~8,9 µm) > *P. hoffmannseggii* (~8,5 µm) > *O. planum* (~7,9 µm) > *H. danicus* (~3,4 µm) > *H. mengii* (~3,3 µm) > *A. roseus* (~2,5 µm) (4.8. ábra). Az ANOVA teszt eredményei alapján intraspecifikusan egyik faj esetében sem találtunk statisztikailag szignifikáns eltérést az egyedek tergít vastagságában ($p > 0,54$). Interspecifikusan összehasonlítva a kültakaró vastagság értékei nem különböztek szignifikánsan az endogeikus életmódú ('creeper') *A. roseus*, a *H. danicus*, valamint a *H. mengii* fajok esetén ($p = 1,00$). A *P. collicola* és a *H. riparius* fajok vizsgált egyedeinek tergít vastagsága szintén hasonló ($p > 0,98$). A *P. hoffmannseggii* faj hátlemeze a *P. pruinus* és az *O. planum* fajokéhoz hasonló vastagság értéket mutatott ($p > 0,15$). A felsoroltakon kívüli fajok kutikulájának vastagsága szignifikánsan különbözött (minden esetben $p < 0,01$).

4.2.2.2. Intragenerikus összehasonlítás

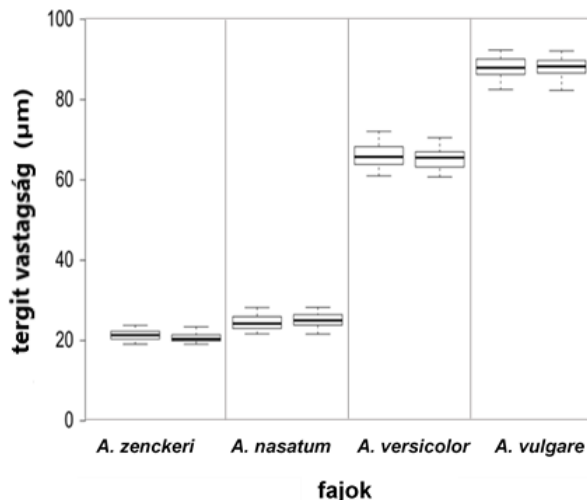
A kutikula szerkezete –nem meglepő módon– a négy *Armadillidium* fajnál azonos, és a többi vizsgált fajéval is megegyező. Szignifikáns különbségek a kutikula vastagságában vannak (4.6., 4.9 ábrák), ami megfeleltethető a fajok élőhely iránti igényének, pontosabban a nedvesség (szárazság) iránti toleranciájuknak. A leginkább nedvesséigényes *A. zenckeri* rendelkezik a legvékonyabb kutikulával ($\sim 20,9 \mu\text{m}$), míg a legvastagabb exoszkeleton az *A. vulgare* testfelületét borítja ($\sim 87,9 \mu\text{m}$). Az *A. nasatum* ($\sim 24,7 \mu\text{m}$) és az *A. versicolor* ($\sim 66,18 \mu\text{m}$) esetében a két szélső eset közötti átmenetnek megfelelően a kutikula vastagsága is a két előző között helyezkedik el (4.9. ábra), azaz egy élőhelynedvesség szerinti grádiens mentén elhelyezhetők a fajok kültakarójuk vastagsága szerint. Az ANOVA teszt eredménye alapján a különböző fajú példányokhoz tartozó vastagságértékek szignifikánsan különböztek (minden esetben $p < 0,001$), míg az azonos fajhoz tartozó példányok értékei között nem volt szignifikáns különbség ($p > 0,69$).

Cloudsley-Thompson (1977) amellett érvelt, hogy az epikutikula fontos a vízmegtartás mechanizmusában. A felszíni képleteknek különböző funkcióik lehetnek. Például a plaque-oknak (microscale) vízhártya fenntartó képességet tulajdonítottak (Holdich, 1984). A háromágú (tricorn) receptorok feltehetően nedvesség érzékelésre szolgálnak (Price & Holdich, 1980).

Saját vizsgálataink is igazolták, hogy az élőhely tolerancia és az exoszkeleton vastagsága összefüggésbe hozható: a legvastagabb kutikulája a legszélesebb élőhelyi toleranciával rendelkező *A. vulgare* fajnak van (4.8 - 9. ábrák



4.8. ábra: A tergít vastagság interspecifikus összehasonlítása. A vizsgált fajok: *Androniscus roseus*, *Armadillidium vulgare*, *Cylisticus convexus*, *Haplophthalmus danicus*, *Haplophthalmus mengii*, *Hyloniscus riparius*, *Orthometopon planum*, *Porcellium collicola*, *Platyarthus hoffmannseggii*, *Protracheoniscus politus*, *Porcellionides pruinosis*, *Trachelipus rathkii*

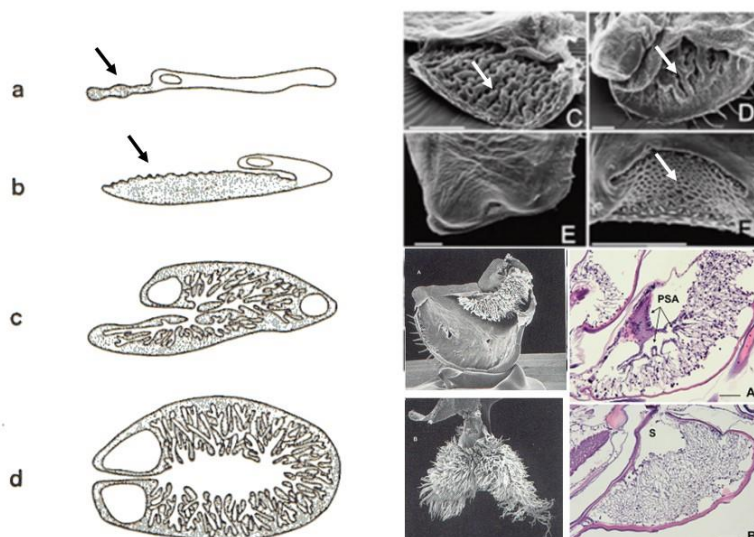


4.9. ábra: A tergít vastagsága intragenerikus összehasonlításban. A vizsgált fajok: *Armadillidium zenckeri*, *A. nasatum*, *A. versicolor*, *A. vulgare*.

4.2.3. A pszeudotrachea szerkezete

Ugyancsak kulcsfontosságú a szárazföldivé válásban a légzés megoldása, ami ez esetben a pleopodális légzőszerv (fehérszerv, tracheális szerv, pszeudotrachea, 'tüdő') kialakulását, tökélesedését jelenti (Csonka *et al.*, 2012, 2013, 2018; Ferrara *et al.*, 1994, 1997; Hoese, 1982; Leistikow & Araujo, 2001; Mödler, 1931; Paoli *et al.*, 2002; Schmidt & Wägele, 2001; Unwin, 1932; Verhoeff, 1917a,b, 1920).

Egy-egy monofiletikus egységen, egy családon belül is lehet eltérő a légzésre szolgáló tracheális szervek szerkezete (Ferrara *et al.*, 1991.) Paoli és mtsi (2002) bebizonyították, hogy az Eubelidae családon belül, a légzőszerv komplexitása alapján felállítható egy sorrend, amin belül a legegyszerűbb az *Atracheodillo*-típus, ami azokra a fajokra jellemző, amelyek nedves, erdei környezetben élnek, míg legkomplexebb a *Periscyphis*-típus aminek fajai a legszárazabb élőhelyeken fordulnak elő. Egyik első, a légzőszervvel kapcsolatos munkájában Mödler (1931) a Porcellio genus fajai között mutatott ki szerkezeti különbségeket. Ugyanakkor a légzőszerv alapfelépítésében - filogenetikai helyzettől függetlenül - megjelennek hasonlóságok, amelyek a funkcionális kényszerek folytán alakulhattak ki. Az amfibikus fajokat tartalmazó *Ligia* génuszban a gázcsere a pleopodit-exopodit ventrális felszínén történik, míg a tengeri Isopoda fajoknál az exopodit dorzális része szolgál légzőfelszínként (Wägele, 1989). A szárazföldi ászkarák pszeudotrachea szerkezetének evolúciójáról tudjuk, hogy az ősből ászkarák fajoknál az exopodit falán lévő redőzött felület szolgál légzőfelszínként (4.10. ábra a,b; C,D), amelyen a redők lefutása fajra jellemző bélyeg (Paoli *et al.*, 2002; Taiti *et al.*, 1998). A szárazabb élőhelyek meghódítása során egyre fontosabbá vált a légzőfelület növelése és mind nagyobb mechanikai és kiszáradás elleni védelme. Így a fejlettebb fajoknál a légzőfelszín az exopodit belsejébe kerül (internalizált) (4.10. ábra c,d; A, B, E,F). A gázcsere helyszínének az áthelyeződése az egyik első fontos lépése a sikeres terasztrisz életnek (Schmidt & Wägele, 2001).



4.10. ábra: *Pseudotrachea* fejlődésének fő evolúciós lépései (Hornung, 2011)

Az internalizált fehérszerv esetében a gázcsere csak a belső részben elhelyezkedő tubulusok légzőhámján keresztül történik. A bevezető nyílás(ok), spirakulum(ok) a potroh láb külső ágának (pleopodit-exopodit) mediális szélén van(nak), amelyeket a speciális,

jellemző morfológiájú perispirakuláris rész határol (4.11. ábra: **PSA**), aminek a feltételezések szerint védő, szennyeződés felfogó szerepe van. Ezen a területen nyílnak a légzőszerv bejáratai, ezek száma szerint megkülönböztetünk egy (monospirakuláris; 4.11.F; 4.12.B ábrák) vagy több nyílással (polispirakuláris; 4.11.G,H, 4.12.C, E ábrák) jellemezhető típusokat (Gruber & Taiti, 2004; Hornung, 2011).

A spirakulumok egy vagy több csőszerű bevezető rész után elágazó tracheaszerű rendszerbe vezetnek, ami a légzőszerv belső részét alkotja (4.10.c,d; A,B).

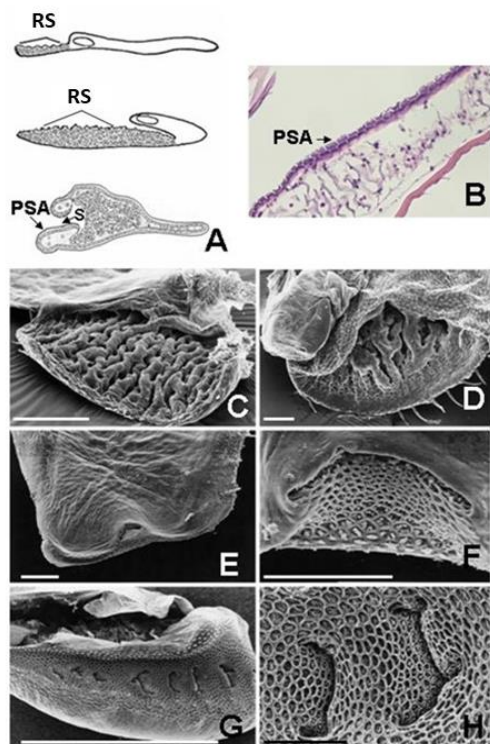
Vizsgálatunkban arra szerettünk volna választ kapni, hogy a vizsgált fajok milyen típusú és felépítésű fehérszervvel rendelkeznek? Megjelennek-e különbségek a pseudotrachea belső szerkezetében a különböző (mikro/mezo) élőhely igényű fajoknál? A légzőhám felületét összehasonlítva van-e kvalitatív/kvantitatív különbség, ill. felállítható-e valamilyen trend a fajok között?

4.2.3.1. Intraspecifikus összehasonlítás

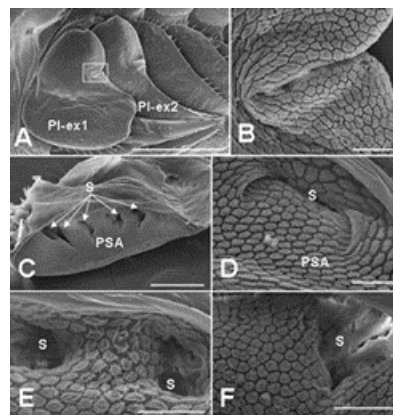
Az itt vizsgált fajok közül az Armadillidium genus (*A. zenckeri*, *A. nasatum*, *A. versicolor*, *A. vulgare*) és a *P. pruinosus* esetében csak az első 2 pár potrohláb exopoditján vannak légzőszervek, míg a *C. convexus*, a *P. collicola*, a *P. politus* és a *T. rathkii* fajok 5 pár fehérszervvel rendelkeznek. A vizsgált fajok közül egyedülként az *O. planum* fajnál található 3 pár pseudotrachea, az első 3 pár potrohláb exopoditjain.

A teljesen fedett légzőszervűek közül az Armadillidium fajok (*A. zenckeri*, *A. nasatum*, *A. versicolor*, *A. vulgare*) esetében több (polispirakuláris) (4.11 - 13. ábrák), míg az *O. planum*, a *P. pruinosus* és a *P. politus* fajoknál csupán egy bejárati nyílás (monospirakuláris) látható (4.14.: 1, 2, 3 ábrák). A *C. convexus*, a *P. collicola* és a *T. rathkii* fajok esetén csak részben fedett pseudotracheák figyelhetők meg (4.14.: 4, 5, 6 ábrák).

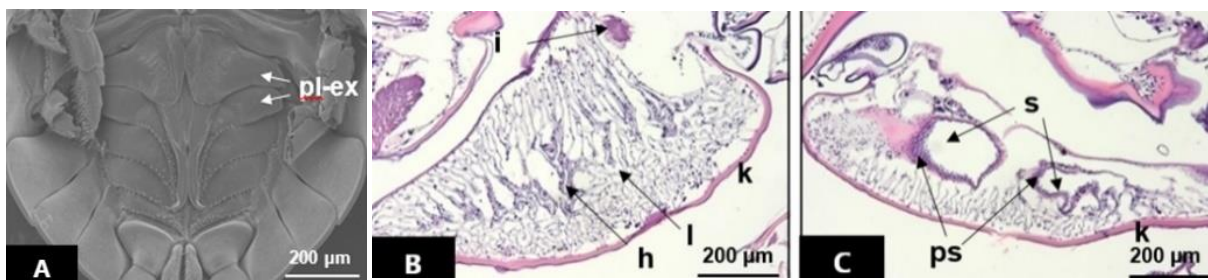
A metszetek képe és mérések alapján megállapítható, hogy a fajok mindegyikénél a fehérszerveket borító kutikula vastagabb a külvilág felé eső, ventrális felszínen. Az *A. vulgare* nagy átmérőjű és rendkívül tagolt belső szerkezetű fehérszervvel rendelkezik, légutai a legbonyolultabbak a vizsgált fajok közül (4.13B,C. ábrák).



4.11. ábra: Légzőszerv (pseudotrachea). **A:** A *terresztris* ászkarakok légzőszerve ('fehérszerv') kialakulásának fő evolúciós lépései RS: légzési felszín, PSA: perispirakuláris felszín; S: spirákulum, (a) 'gyűrött felszínű', nyitott légzési felszín a pleopodium exopodján; (b) részben fedett típus; (c) belső, zárt respiratórikus terület, a bejárat nyílás (spiraculum) és az azt körülvevő perispirakuláris terület. **B:** Az *Armadillidium vulgare* faj PSA keresztmetszete (méretskála = 100 μ m). **C-H:** SEM felvételek a különböző tüdő típusokról; **C-D:** nyitott/nem fedett tüdők; **C:** *Atracheodillo marmorivagus*, 1. pleopodit-exopodit (pl-ex); **D:** *Synarmadilloidea* pila, 2. pl-ex; **E-F:** Fedett/zárt, monospirakuláris tüdő (*Aethiopopactes nigricornis*, 3. pl-ex); **G-H:** fedett, polyspirakuláris tüdő (*Somadillo taramassoi*, 3. pl-ex); Méretskála a C, D, E, F és H képeken: 0.1 mm, a G-n 1 mm (eredeti ábra: Hornung, 2011).



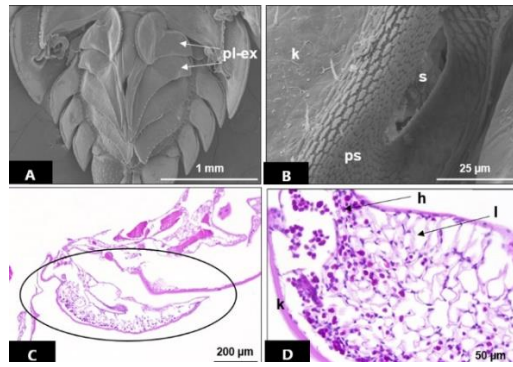
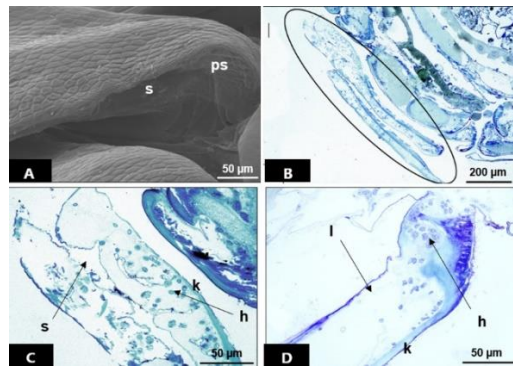
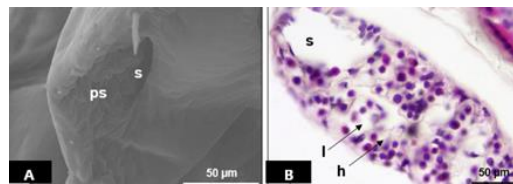
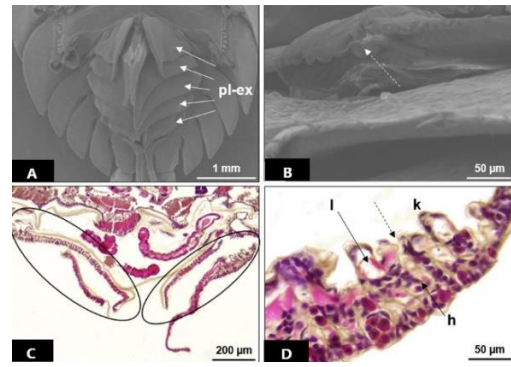
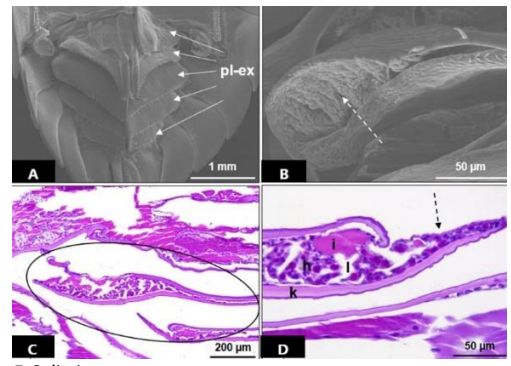
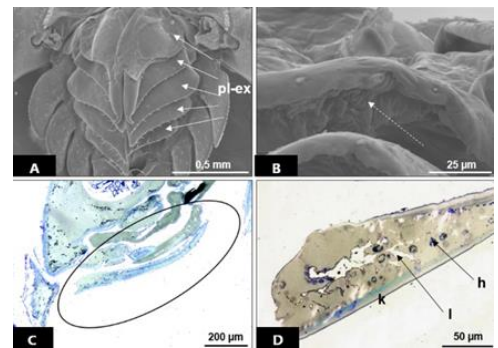
4.12. ábra: (A) *Porcellio scaber* faj fedett, monospirakuláris légzőszerve a 1. és 2. pl-ex-okon, ventrális nézetből (méretskála = 1 mm). (B) az A ábrarész nagyítása (50 μ m). (C) Az *Armadillidium vulgare* perispirakuláris területe és a spirakulumok (polyspirakuláris típus) (200 μ m). (D) *P. scaber* spirakuluma (S) és a PSA monospirakuláris légzőszerv típus (25 μ m). (E) Az *A. versicolor* és (F) az *A. nasatum* S-ai felnagyítva (50 μ m; fedett, polyspirakuláris típus).



4.13.: *Armadillidium vulgare* (♂) két első exopoditján lévő fehérszerv helyzete (A) és keresztmetszete (B,C) h – hemolimfa, i – izomköteg, k – kutikula, l – légzési tér, ps – perispirakuláris terület, s – spirákulum; B-C: hematoxilin-eozin festés.

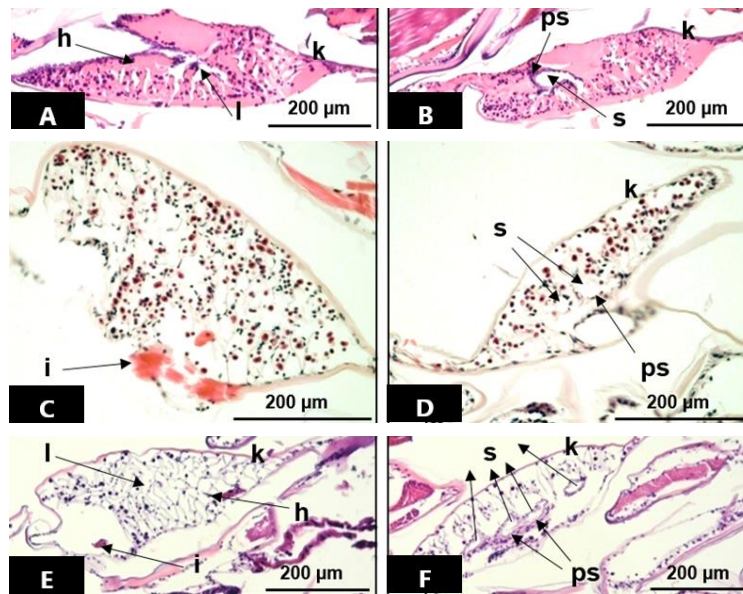
A *P. pruinosus* faj esetében a légjáratok lefutása az előbb említett fajéhoz hasonló (4.14.-1 ábra). E faj fehérszervének jellegzetessége a nagy kiterjedésű, egyetlen spirákulum.

A fajok légzőszervének metszetein további jelentős különbségek is felismerhetők akár az itt bemutatott metszeti képeken is (pl. hemolimfa állomány kiterjedtsége, alakos elemek mennyisége, mérete, izmok jelenléte), amelyeknek fiziológiai szempontból a környezethez való alkalmazkodásban lehet jelentősége. Ezekkel itt most nem foglalkozom.

1. *Porcellionides pruinus*2. *Protracheoniscus politus*3. *Orthometopon planum*4. *Trachelipus rathkii*5. *Cylisticus convexus*6. *Porcellium collicola*

4.14. ábra:

- 1.: A *Porcellionides pruinus* faj (♂) légzőszerve SEM (A,B) és FM felvételeken (C,D). C,D: hematoxilin-eozin (HE) festés
 - 2.: *Protracheoniscus politus* faj (♂) légzőszerve SEM (A) és FM (B,C,D). c-f: toluidin-kék festés
 - 3.: Az *Orthometopon planum* faj (♂) légzőszerve SEM (A) és FM felvételeken (B-D). h – hemolimfa, k – légzőszervet borító kutikula, l – légzési tér, pl-ex – pleopodit-exopodit, s – spirákulum, ps – perispirakuláris terület c-f: hematoxilin-eozin (HE) festés
 - 4.: A *Trachelipus rathkii* faj (♂) légzőszerve SEM (A,B) és FM felvételeken (C,D). Részlegesen fedett légzőszerv (szaggatott nyíl). C,D: hematoxilin-eozin (HE) festés
 - 5.: A *Cylisticus convexus* faj (♂) légzőszerve SEM (A,B) és FM felvételeken (C,D). Részlegesen fedett légzőszerv (szaggatott nyílak). C,D: hematoxilin-eozin (HE) festés
 - 6.: A *Porcellium collicola* faj (♂) légzőszerve SEM (A,B) és FM felvételeken (C,D). Részlegesen fedett légzőszerv (szaggatott nyíl). C,D: toluidin-kék festés
- Jelmagyarázat: h – hemolimfa, i – izomköteg, k – légzőszervet borító kutikula, l – légzési tér, pl-ex – pleopodit-exopodit, s – spirákulum, ps – perispirakuláris terület



4.15. ábra: **A,B:** *Armadillidium versicolor*; **C,D:** *A. zenckeri*; **E,F:** *A. nasatum* *h* – hemolimfa, *i* – izomköteg, *k* – kutikula, *l* – légzési tér, *ps* – perispirakuláris terület, *s* – spirákulum (**C-D:** hematoxilin-eozin (HE) festés)

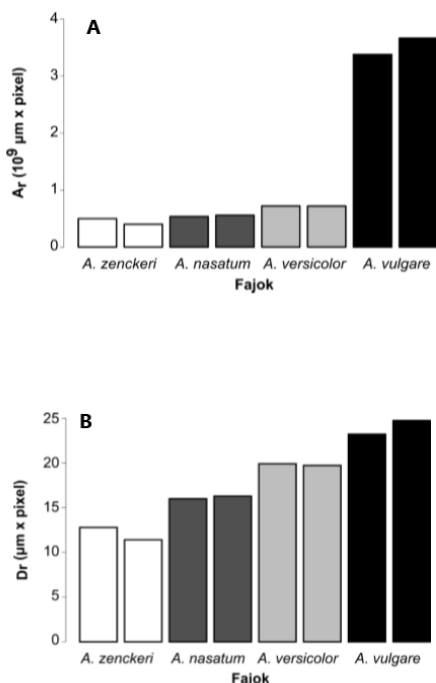
4.2.3.2. Intragenerikus összehasonlítás

A légzőszerv morfológiai jellemzőinek és a habitat ökológiai adottságainak feltételezett összefüggéseit a kutikula tanulmányoknál már megismert, négy, azonos génuszhoz tartozó, de élőhely igényükben eltérő fajok jellemzőin keresztül mutatjuk be (*Armadillidium zenckeri*, *A. nasatum*, *A. versicolor*, *A. vulgare*). Míg az *A. vulgare* habitat generalista, a másik három faj specialistának minősül. Feltételezéseink alátámasztására a morfológiai mutatók mennyiségi jellemzőit használtuk.

A fajok két morfológiai jellemzőjét számszerűsítettük: a pseudotrachea belső, interfacialis endotheliumának felületét, ami a respiratórikus teret a hemolymphától elválasztja, másrészt a tergít kutikulájának vastagságát, mint a deszikkáció elleni külső védőréteget. Mind a négy fajnak polispirakuláris típusú, zárt légzőszerve van az első két pleopodit-exopoditján.

A leggyakoribb, legkevésbé elágazó trachearendszert az *A. zenckeri* esetében találtuk (4.15.C-D ábrák). A vártan megfelelően ez az erősen élőhely specialista faj rendelkezik a legkisebb légzőfelülettel. Az *A. nasatum* légzőszervének is viszonylag egyszerű a szerkezete (4.15. ábra: E-F). A tracheaszerű tubuláris elágazások vékony légzési felülettel rendelkeznek. A teljes légzőfelszín (*Ar* – respiratorikus area) az *A. zenckeri*-nél a legkisebb, és itt a legalacsonyabb a légzőfelszín sűrűsége (*Dr* – respiratorikus denzitás). Az *A. versicolor* légzőszerve jelentősen különbözik, amennyiben nagy haemolympha terek láthatók a légzőszerven belül. A legtoleránsabb, élőhely generalista, kozmopolita és többé-kevésbé ubikvista *A. vulgare* fehérszervének légzőhámja a legkiterjedtebb, mért értékei a legnagyobbak. A legtöbb légzőtér, a legkomplexebb trachea rendszer az *A. vulgare* faj esetén látható (4.13.B,C ábrák). A fénymikroszkópos (LM) keresztmetszeti képek alapján, a fehérszerv belső szerkezetét finomabb felbontásban vizsgálva, a négy *Armadillidium* faj esetében a légzőhám felületének kiterjedtségében jelentős különbségeket találtunk (4.15. ábra). A légzőszervek kvantitatív összehasonlításánál a légzőhám felületének méretét/kiterjedtségét vizsgáltuk (*Ar*; *Dr*), melynek eredménye megerősíti a morfológiai vizsgálatok során a vizsgált *Armadillidium* fajoknál talált különbségeket. A kvantitatív összehasonlítás igazolta feltevésünket, morfológiai megfigyeléseinket: a fajok respiratorikus felszínei között szignifikáns különbségek adódtak (4.16. ábra). Mind a teljes légzőfelszín (*Ar*), mind

annak denzitása (**Dr**) az élőhely specialista *A. zenckeri* esetében volt a legkisebb, míg a kiugróan legmagasabb értékeket az élőhely generalista *A. vulgare* fajnál mértük. A másik két faj a kettő közötti átmeneti értékeket mutatott. A fajokon belüli párhuzamos minták között nem volt szignifikáns különbség (ANOVA; $p > 0.8$), míg bármely két, különböző fajhoz tartozó egyed összehasonlítása szignifikáns különbséget igazolt ($p < 0.001$).



4.16. ábra **A**: A teljes légzőfelszín értékei (A_r). **B**: A légzőfelszín sűrűség értékei (D_r). A vizsgált fajok: *Armadillidium zenckeri*, *A. nasatum*, *A. versicolor*, *A. vulgare* (az egyes oszlopok 2-2 egyed adatát jelentik). (Csonka et al. 2013. Fig.4. alapján módosítva)

A kutikulához hasonlóan, a légzőszervek felépítése alapján is ugyanaz a sorrend alakítható ki a fajok között, a jellemző élőhelyeik nedvességi grádiense mentén.

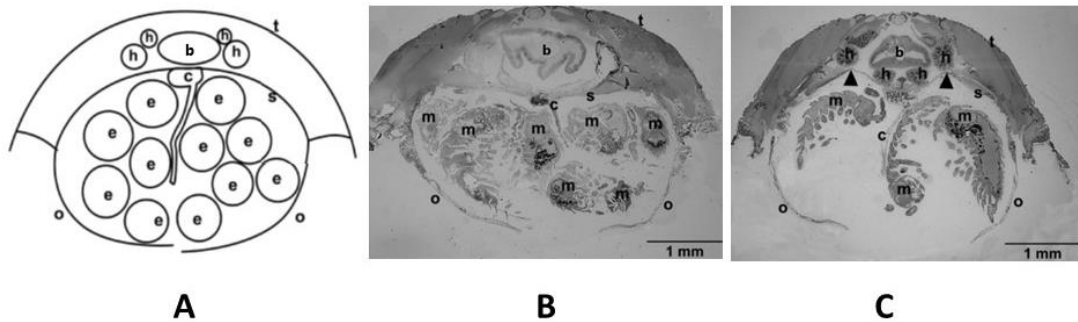
A szakirodalomban igen kevés információ olvasható a fajok struktúrális jellemzői és funkcionális sajátosságai, valamint térbeli eloszlásuk, elterjedtségük összefüggéseiről és ezek ökológiai aspektusairól. Eredményeink fontos ismeretekkel szolgálhatnak a talajlakó gerinctelenek élőhelyválasztásának, közösségszerveződésének pontosabb megértéséhez.

4.2.4. A marsupium szerkezete

A Peracarida taxon (Crustacea, Malacostraca) jellemzője a költőtáska eredetileg a tojások és fejlődő embriók mechanikai védelmére szolgált (Steele, 1991). Szárazföldi körülmények között a funkció bővült, a marsupium olyan körülményeket biztosít a fejlődő embrióknak, ahol az állandó nedvesség, oxigén- és táplálékellátottság biztosított (Hoese, 1984; Hornung, 2011; Linsenmair 1989; Warburg, 1987; Warburg & Rosenberg, 1996). A költőtáska a parturiális vedlés során alakul ki (Suzuki, 2002; Suzuki & Yamasaki, 1989). Felépítése jellemző általános képet mutat: 5 pár levél alakú, átlapolódó oostegit alkotja, ami lehetőséget ad a marsupium üregének tágulására az embrionális fejlődés során. [A fejlettebb fajoknál az üregbe fajra jellemző számú, elhelyezkedésű, alakú un. cotyledon lóg be az állat ventrális felszínéről, amelyek fő feladata a marsupiális folyadék kiválasztása (4.17. ábra 'c').]

Vizsgálatunkban az alapvetően különböző két jellemző ökomorfológiai típus, egy összegömbölyödésre nem képes (*Trachelipus rathkii*), és egy összegömbölyödő faj (*Cylisticus convexus*) marsupium szerkezetét hasonlítottuk össze keresztmetszetük alapján, fénymikroszkópos technikával. Feltételeztük, hogy az alapszerkezetük azonos (4.17. A), de az utódok fejlődése, növekedése során az összegömbölyödés képességének legalább részleges megtartása érdekében változás történik a költőtáska belső elrendezésében.

A keresztmetszeti **LM** képek valóban igazolták, hogy míg az utódok növekedésével a tapadó ('clinger') típusú faj marsupiuma a külvilág felé kidomborodik, addig a gömbölyödő ('roller') típus költőtáskája a test belsejébe nyomul, a sternitek beboltozódnak, összenyomva a belső szerveket (pl. bél), és így teszik lehetővé, hogy a gravid nőtény összegömbölyödjön (4.17. ábra B ill. C).



4.17. ábra **A:** Egy marsupium általános felépítése; **B:** *Trachelipus rathkii* és **C:** *Cylisticus convexus* költőtáskája embriókkal. b – bélcsatorna, c – cotyledon, e – embrió, m – manca, o – oostegit, s – sternit, t – tergít; nyilak – a gömbölyödő faj (**C**) esetében a fejlődő utódoknak a gravid nőtény testüregébe nyomuló sternitek biztosítanak elegendő helyet. (Csonka et al., 2015 alapján módosítva)

Eredményeink összhangban vannak Appel és mtsi (2011) sztereomikroszkópos képeivel, amelyek ugyanezt a jelenséget mutatták. Ők a gömbölyödő *Armadillidium nasatum*, *A. vulgare*, *Pudeoniscus birabeni*, *Circoniscus gaigei*, *Cubaris murina* és az összegömbölyödni nem képes *Neotroponiscus daguerri*, *N. carolii* fajokat tanulmányozták. A 4.17. C képen is látszik, hogy a gömbölyödő faj belső szervei összenyomódnak. Ez feltehetően azzal jár, hogy a nőtény graviditása előrehaladott stádiumában már nem is képes táplálkozni.

Legfőbb megállapítások, eredmények, következtetések

- A kutikula és a légzőszerv (**FM**, **SEM**, sztereológiai mérések) vizsgálatának eredményeként kimondhatjuk, hogy az Oniscidea fajok alkalmazkodtak a különböző adottságú élőhelyi feltételekhez hosszútávú (evolúciós léptékű) morfológiai adaptáció során (elsősorban a kiszáradás tűrést mint környezeti ellenállás szolgálva). Ennek függvényében jellegeik intra- és interspecifikusan is különböznek.
- Kiemelhető a habitat generalista *A. vulgare*, aminek a többi fajénál szignifikánsan vastagabb kutikulája (valamint összetett, bonyolult légzőszerve és a mindezekkel összefüggő széles környezeti toleranciája - ld. még pl. deszikkációs tolerancia, 4.3. fejezet) magyarázhatja a faj kozmopolita elterjedtségét, habitat generalizmusát és globális sikerességét, inváziós potenciálját.
- Morfológiájuk szerint a vizsgált Crinocheta taxonba tartozó fajok légzőszerve különböző típusokba sorolható annak fedettsége, és a fedett típuson belül a légzőnyílások száma szerint;
- A légzőszerv belső szerkezete inkább az élőhelyi toleranciával, mint a leszármazástani viszonyokkal van összefüggésben; a légzőhám kiterjedtsége intragenerikusan is eltér, összefügg a fajok habitat preferenciájával/ tűrőképességével.
- A marsupium (költőtáska) két fő alaktani típusát sikerült igazolni az összegömbölyödésképes és nem képes fajoknál fénymikroszkópos technikával is.

4.3. Stressz – tolerancia és annak ökomorfológiai háttere

A populációk környezethez való alkalmazkodása (adaptációja) fontos szerepet tölt be ökoszisztémák habitat/mezohabitat szerinti megjelenésükben. Lehetővé teszi túlélésüket adott élőhelyeken, ökológiai környezetük sztochasztikus változásai során, az adott fajok és populációk tolerancia határain belül.

Feltételezésünk szerint az elterjedés, élőhelyválasztás és az eltérő környezeti tényezőkhöz való alkalmazkodás, alaktani különbségek mellett, azok hátterében fontos fiziológiai sajátságok állnak. Célunk volt megkísérlni az elterjedést magyarázó háttértényezők és a lehetséges morfológiai adaptációk közti összefüggések feltárását a fajok toleranciáján keresztül: az élőhely minőség – tolerancia (itt: deszikkáció)– kutikula és légzőszerv szerkezete összefüggéseket kerestük intragenerikus és interspecifikus összehasonlításokban.

Az ökomorfológiai megközelítés –a külső, környezeti ökológiai kényszerfeltételeknek való morfológiai, és fiziológiai megfelelés– az isopodológiának egy kibontakozóban lévő részterülete, amiben kutatócsoportunk meghatározó szerepet játszik (Csonka, 2017; Csonka *et al.*, 2011, 2012, 2013, 2014a,b; 2018; Wood *et al.*, 2017).

Az adaptációs változások között rövidtávú alkalmazkodásnak tekintjük a környezet sztochasztikus változásaival szembeni toleranciát, az annak következményeként tapasztalható, azt lehetővé tevő *fenotípusos plaszticitást*, illetve a stresszhatást kifejező *fluktuáló aszimmetria (FA)* megjelenését, annak mértékét.

Saját korábbi vizsgálatainkban is igazoltuk egyes fajok reprodukciós kimenettel kapcsolatos szubletális válaszait a (1) megvilágítás, illetve a hőmérséklet változásának stresszhatásaira mind mesterséges (Hornung & Warburg, 1994), mind természetes (Hornung & Warburg, 1998) körülmények között; (2) az ászkáknak a sztochasztikus időjárás változásra adott, a növekedésben, reprodukciós sikerességben megnyilvánuló fenotípusos plaszticitását (Hornung & Warburg, 1998), vagy éppen a (3) környezeti toxicitásra adott, a szaporodási mutatókban mérhető reakcióit (Hornung *et al.*, 1998a,b). Kontrollált körülmények között a populáció növekedési rátája volt a legérzékenyebb, az egyedek a fertilitás, fekunditás csökkenésével reagáltak az extrém értékekre. Ez vonatkozott a petesejt, tojás/utódszám csökkenésére és a juvenilek túlélésére egyaránt. Ez akár természetes, akár a kísérleti körülmények között érvényesnek bizonyult (Hornung & Warburg, 1998; Kammenga *et al.*, 2001).

A környezeti stressz hatása megnyilvánulhat morfológiai jellegekben, az állatokon mérhető *fluktuáló aszimmetria* mértékében is (Leary & Allendorf, 1989; van Valen 1962). Ászkákkal kapcsolatosan eddig kevés ilyen munka készült (Godet *et al.*, 2012; Papp *et al.*, 2018; Peters *et al.*, 2001; Vilisics *et al.*, 2005) bár ezek a talajfelszíni, talajban élő állatok állandó kitettségük miatt jó alanyai lehetnek a talajökoszisztémát érő stresszhatások kimutatására az **FA** segítségével.

Jelen munkában a stresszhatások következményeinek korábbi vizsgálatait egy új környezeti tényezővel, az ászkák életében kulcsfontosságú nedvességviszonyok változásával bővítettük. A talajhoz kötődő makrogerintelenek közül az ászkáknak különösen érzékenyek a talajnedvességre, aminek értéke lényeges változásokat idézhet elő fajgazdagságukban, tömegességükben (Dias *et al.*, 2013). Evolúciós időskálán ez ökomorfológiai adaptálódás során vezetett szélesfokú variációkhoz a szárazföldi élőhelyek meghódításakor deszikkációs toleranciájukban (Warburg, 1993). A *deszikkációs tolerancia* meghatározó eleme, hogy az adott faj a teresztris élőhelyekhez való adaptáció mely fokán áll (Edney, 1968; Dias *et al.*, 2013).

A fajok kiszáradással szembeni toleranciájának interspecifikus és intragenerikus vizsgálata során célunk volt a tolerancia (deszikkáció tűrés) és a kültakaró, légzőszerv szerkezetének összefüggéseit vizsgálni. Feltételezésünk szerint a vizsgált fajok tűrőképessége és kiszáradással szembeni toleranciája tükröződik a kutikula vastagságában, valamint a légzőszerv szerkezetében, ami élőhelytípusok szerinti megjelenésüket, illetve földrajzi elterjedésüket befolyásolja. Így *kérdéseink* arra irányultak, fellelhetők-e faji szintű különbségek a vízvesztésből adódó tömegvesztésben és a deszikkáció előidézte halálozási arányban? Összefüggésben áll-e a deszikkáció tűrés az exoskeleton vastagságával és a tergít felszíni morfológiájával? A

(mikro)élőhelyválasztás – tolerancia összefüggése egyedi-e fajok szintjén: van-e szerepe a filogenetikai rokonságnak a jellegek megjelenésében?

4.3.1. A kiszáradástűrés összehasonlítása és összefüggése a kültakaró (kutikula) és a légzőszerv szerkezetével

A kiszáradástűrés és annak a kültakaró (kutikula) és a légzőszerv (pszeudotrachea) szerkezetével való összefüggésére exikátorokban, szobahőmérsékleten, három különböző páratartalom mellett végeztünk vizsgálatokat. Az eredmények a súlyvesztés mérésén alapultak.

4.3.1.1. *Interspecifikus összehasonlítás*: hat –egy élőhelyen belül előforduló– faj (*Armadillidium vulgare*, *Cylisticus convexus*, *Orthometopon planum*, *Protracheoniscus politus*, *Porcellionides pruinosus*, *Trachelipus rathkii*) terepről egyeléses módszerrel gyűjtött, kifejlett, nem vedlő és nem gravid egyedeket tanulmányoztuk (fajonként 20 példány), amelyeknek párhuzamosan morfológiai jellemzőit (kutikula, légzőszerv sajátosságok) is vizsgáltuk (ld. 4.2.1. és 4.2.2. fejezetek).

Az állatok nemét nem vettük figyelembe, hiszen korábbi vizsgálatok nem mutattak különbséget a kiszáradás tűrésében az ivarok között (Dias, 2013). Az egyedi különbségek kiegyenlítése miatt a táplálékmegvonás mellett biztosítottuk az egyedek számára a maximális vízfelvételt (~100%-os páratartalom, 24 óra). A kísérlet megkezdése előtt az ászkárák tömegét lemértük. Az exikátor aljában lévő, különböző sók telített oldatai segítségével biztosítottuk az adott páratartalmat. Három különböző RH-t állítottunk be. Háromféle kezelést alkalmaztunk: az elsőben közel 100%-os, a másodikban közel 60%-os, a harmadikban pedig 30%-os páratartalmat állítottunk be a vizsgálatban használt exszikkátorokban. A páratartalom értékeit víz (~100%), telített nátrium-klorid oldat (~60%) és szilikagél (~30%) felhasználásával állítottuk be. A kísérleti edényben lévő tényleges hőmérsékletet, páratartalmat Voltcraft DL-120 TH típusú USB logger-el folyamatosan mértük.

Az állatokat egyedileg, a mozgásukat megengedő üveg fiolákban helyeztük az exszikkátorokba, így akadályozva meg csoportosulásukat, ami csökkenti a vízvesztés mértékét. A kísérlet 6 órán keresztül tartott, aminek végén analitikai mérlegen újra lemértük az egyedek tömegét, a tömegvesztés meghatározására. Emellett a halálozási arány becsléséhez az állatok állapotát is feljegyeztük (túlél/elhullott).

Az adatok rögzítése a MS Excel 2016 programmal, elemzésük pedig az R 3.2.3 programcsomag felhasználásával történt. Az egyedek tömegvesztését standardizáltuk (1g-ra vonatkoztatva súlycsökkenésüket), ezzel elkerülve, hogy a méretbeli különbségek befolyásolják az értékelést. A fajok tömegvesztésének összehasonlítására egy-utas ANOVA vizsgálatot végeztünk Tukey-féle post-hoc teszttel kiegészítve. Az egyedek kezdeti tömege, a kutikula vastagsága, külső morfológiája változók közötti kapcsolat vizsgálatára lineáris modelleket (LM, $p < 0,001$) használtunk. A lineáris modellek érvényességét grafikus diagnosztikai tesztekkel vizsgáltuk (szórás-becsült érték ábra, QQ-ábra, standardizált reziduum-hatóerő ábra).

A kísérlet során az egyedeket különböző páratartalom értékeken tesztelve mértük a vízvesztésből fakadó tömegvesztésüket és a mortalitást. A fajok kiszáradástűrését vizsgálva interspecifikus és intragenerikus különbségeket, és a fajok élőhely igényeinek (mikro)habitat skálán mérhető különbségeit feltételeztünk amelyek feltehetően azok morfológiai jellemzőivel összhangban vannak.

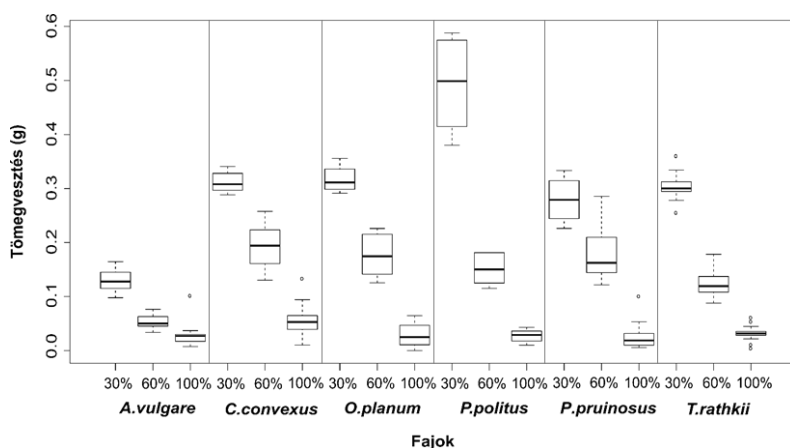
A deszikkációtűrési vizsgálata a vártnak megfelelő eredményt hozta: a fajok mindegyikénél a legalacsonyabb (~30%-os) páratartalmú kísérleti kezelés esetén volt a legmagasabb a kiszáradásból adódó súlycsökkenés mértéke és a mortalitás (4.18. ábra). A lineáris modellek igazolták, hogy a nagyobb testtömeg, és a vastagabb kültakaró (*A. vulgare*) csökkenti a vízvesztés mértékét. A kiszáradással szembeni védekezésben az exoszkeleton felszíni struktúrái is fontosak lehetnek (ld. *O. planum*, *P. pruinosus*). Az összes fajnál megfigyelhető volt, hogy az elhullott egyedek vízvesztése a túlélő egyedekhez képest magasabb (4.19. ábra). Ezen a páratartalom az egységnyi tömegre vonatkoztatott vízvesztésből eredő súlyvesztés csökkenő sorrendje: *P. politus*

> *O. planum* > *C. convexus* > *T. rathkii* > *P. pruinus* > *A. vulgare*. Az *A. vulgare* szignifikánsan ($p < 0,001$) kevesebbet veszített a súlyából, mint a többi vizsgált faj. Ennél a kezelésnél az *A. vulgare* kivételével minden fajnál volt mortalitás: *P. politus* – 100%, *P. pruinus* – 80%, *C. convexus* – 65%, *O. planum* – 60%, *T. rathkii* – 25%.

60 % rH mellett a vízvesztésből adódó súlycsökkenés sorrendje: *C. convexus* > *P. pruinus* > *O. planum* > *P. politus* > *T. rathkii* > *A. vulgare* (4.18. ábra). A súlyvesztésben szignifikáns különbséget újra az *A. vulgare* és a többi vizsgált faj egyedei között találtunk ($p < 0,001$). A *T. rathkii* vízvesztése szignifikánsan kevesebb volt, mint a *C. convexus*, *O. planum* és a *P. pruinus* fajoké ($p < 0,001$). Mortalitás ezen a páratartalom (az adott időintervallumon belül) csak a *P. pruinus* egyedeinél volt megfigyelhető (10%).

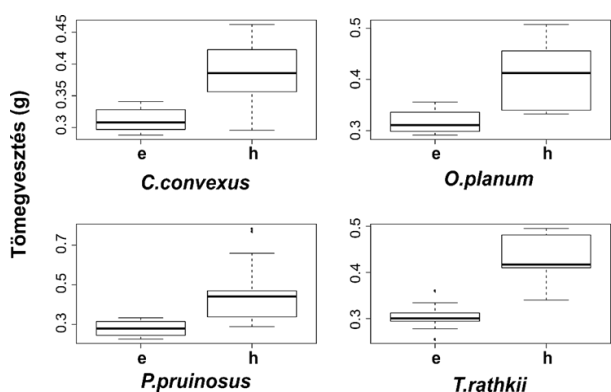
A fajok 100 %-os páratartalom mellett veszítettek legkevesebbet a súlyukból (4.18. ábra), a kiszáradásból adódó súlycsökkenésük pedig nem különbözött szignifikánsan. Ezen a páratartalomon egyik fajnál sem találtunk elhullott egyedeket.

A lineáris modellek eredményei alapján a kezdeti tömeg és a tergit vastagsága szignifikánsan csökkenti a vízvesztésből eredő tömegvesztést ($p < 0,001$).



4.18. ábra: A kísérleteket túlélő egyedek (kivéve a *P. politus* a ~30%-os kezelés során) testtömeggel arányos súlyvesztése ~30%, ~60% és ~100%-os relatív páratartalom.

A vizsgált fajok: *Armadillidium vulgare*, *Cylisticus convexus*, *Orthometopon planum*, *Protracheoniscus politus*, *Porcellionides pruinus*, *Trachelipus rathkii*.



4.19. ábra: A túlélő (e) és elhullott (h) egyedek testtömeggel arányos súlyvesztése közel 30%-os relatív páratartalom.

Fajok: *Cylisticus convexus*, *Orthometopon planum*, *Porcellionides pruinus*, *Trachelipus rathkii*

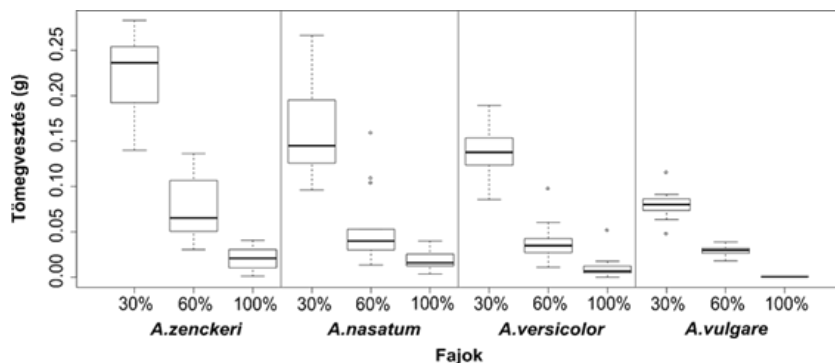
4.3.1.2. A kiszáradástűrés – kutikula vastagság intragenerikus összehasonlítása

Az *Armadillidium* nem képviselőit (*A. vulgare*, *A. versicolor*, *A. nasatum*, *A. zenckeri*; fajonként 20 egyed) az előzőekben vizsgáltakhoz hasonlóan a legalacsonyabb relatív páratartalmú (~30%) kezelés során veszítettek legtöbbet a testtömegükből. A vízvesztés mértéke az *A. vulgare* fajnál volt a legalacsonyabb az *A. zenckeri* estében pedig a legmagasabb (4.20. ábra). Az *A. nasatum* és *A. versicolor* fajoknál a vízvesztés mértéke nem különbözött szignifikánsan ($p = 0,16$). Mortalitás az *A. zenckeri* (30%) és az *A. nasatum* (10%) fajoknál volt.

Magasabb páratartalom (~60%) a tömegvesztés sorrendje az előzőhöz hasonlóan alakult: *A. zenckeri* > *A. nasatum* > *A. versicolor* > *A. vulgare* (4.20. ábra). Az ANOVA teszt eredményei alapján

az *A. zenckeri* vízvesztése szignifikánsan magasabb volt az *A. versicolor* és az *A. vulgare* fajokénál ($p < 0,001$). A legmagasabb páratartalmú kezelés estében alacsony súlyvesztést és mortalitást tapasztaltunk (4.20. ábra).

A lineáris modellek az előző vizsgálathoz hasonlóan azt igazolták, hogy a nagyobb testtömeg és a vastagabb kültakaró szignifikánsan csökkenti a vízvesztés mértékét ($p < 0,001$).



4.20. ábra: A kísérleteket túlélő egyedek testtömeggel arányos súlyvesztése ~30%, ~60% és ~100%-os relatív páratartalom. A vizsgált fajok: *Armadillidium zenckeri*, *A. nasatum*, *A. versicolor*, *A. vulgare*

A vizsgált *Armadillidium* fajok közül a kozmopolita elterjedésű és habitat generalista *A. vulgare* bizonyult a vízvesztéssel, és más környezeti tényezőkkel szemben legellenállóbnak, legtoleránsabbnak, míg az élőhely specialista *A. zenckeri* volt a legérzékenyebb. Az *Armadillidium* fajok vizsgálata rávilágított arra, hogy a deszikkációval szembeni toleranciában a származástani kapcsolatoknak nincs kimutatható szerepük.

Herreid (1969 a,b) szerint a terresztris életmódot folytató rákok a kültakarójukon keresztül több vizet veszítenek, mint például légzés vagy kiválasztás során, míg a többi szárazföldi ízeltlábú csoportnál a kültakarón keresztül kevesebb víz távozik (Edney, 1954; Lighton *et al.*, 1993; Zachariassen 1991). A kutikula vízáteresztő képessége miatt a szárazföldi rákok esetében a nagyobb testméret előnyös a terresztris élőhelyek benépesítése során (Richardson & Devitt, 1984). Tsai és munkatársai (1998) a fél-szárazföldi életmódú *Ligia* ászkarák fajok (*Ligia exotica* és *L. taiwanensis*) kiszáradástűrését vizsgálva interspecifikus különbséget mutattak ki, ami szerint a szélesebb elterjedési területtel rendelkező *L. exotica* faj szárazságtűrőbb. Mindkét faj esetében pozitív kapcsolat volt a túlélési időben és a testméretben, azaz a nagyobb méretű egyedek kevesebb vizet veszítettek. Dias és munkatársai (2013) 22 szárazföldi ászkarák faj deszikkációs rezisztenciáját vizsgálva azt találták, hogy a mortalitást főleg az egyedek vízvesztésének mennyisége befolyásolja. Megerősítették Tsai és munkatársai (1998) korábbi eredményeit, miszerint a vízvesztés passzív folyamat, amely a nagyobb testméretű egyedeknél csökken a kisebb felület-térfogat arány miatt.

Quinlan és Hadley (1983) leírta, hogy az ászkarákok vízvesztése két fázisból áll: egy passzív kutikuláris komponensből és egy aktív, főleg a szájon és a végbélen keresztüli vízleadásból tevődik össze. Greenaway és Warburg (1998) 16, különböző nedves – száraz élőhelyekről származó fajokon végzett a környezettel való vízcsera mérést. Eredményeikből arra lehet következtetni, hogy az általunk is vizsgált *A. vulgare* lehetséges víz abszorpciós képessége a szárazföldi ászkarákok között a minimum tűréshatárhoz közel áll. Dias és munkatársai (2013) vizsgálataiból kiderült, hogy a vízvesztés aránya és a másodlagos, fatális vízleadás a fajok közti deszikkációs rezisztencia különbségek 90%-át magyarázza.

Az említett tényezőkön kívül a kiszáradással szembeni tűrőképesség alakulásában feltételezhetően a leszármazástani viszonyok szerepe sem elhanyagolható (Dias *et al.*, 2013). Az *Armadillidium* genus fajain végzett vizsgálatunk azonban cáfolta ezt az állítást, hiszen itt az élőhely preferenciával összefüggő jelentős különbségeket találtunk az *Armadillidium* genus négy fájánál. A deszikkációs tolerancia és az adott faj terresztris élőhelyekhez való adaptációjának mértéke szorosan összefüggeni látszik (Dias *et al.*, 2013; Edney, 1968). Erre jó példa a kísérletesen vizsgált fajok kiszáradással szembeni toleranciájának sorrendje: *Ligia* < *Oniscus* < *Porcellio* < *Armadillidium*

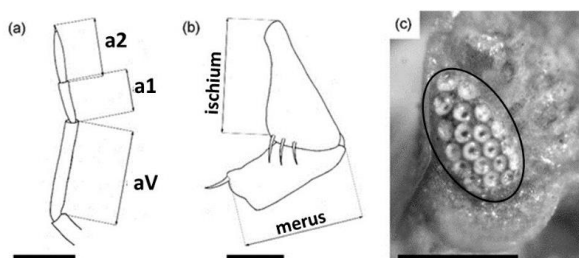
(Bursell, 1955; Carefoot *et al.*, 1990; Edney, 1951). Különleges viselkedési mechanizmusok (pl. napi, szezonális aktivitás) is segítik az ászkarákok deszikkációt elkerülő stratégiáit (Edney, 1968; Hornung, 2011; Lindqvist, 1968; Sutton, 1972; Warburg, 1968). A felszíni aktivitású fajok esetében fontos megemlíteni, hogy többségük az éjszakai órákban (Cloudsley-Thompson, 1959; Tuf & Jeřabková, 2008) és szürkületkor aktív (Ammar & Morgan, 2005). Az ászkafajok jellegzetes viselkedési formája az aggregáció (csoportosulás), amely csökkenti az egyedek párologtatásnak kitett felületét és/vagy növeli a csoportban kialakult páratartalmat, így redukálja az egyedi vízvesztést (Broly *et al.* 2012). Caubet és munkatársai (2008) kísérletesen kimutatták, hogy az aggregáció mértéke fajon belül összefügg a földrajzi szélességgel: ugyanazon faj földrajzilag délebbi populációi esetében nagyobb arányban fordul elő. Hét, különböző nedvesség igényű fajon, két különböző páratartalom mellett végzett vizsgálatban Leclercq-Dransart és munkatársai (2019) igazolták, hogy a fajokat -nemek szintjén is- különbözőképpen befolyásolta a csökkent páratartalom: az érzékenyebb fajok kevésbé aktívvá válnak, ami funkcionalitásukat erősen befolyásolja. Ez azt jelentheti, hogy a melegedő klímával több időt töltenek menedék helyek keresésével, és kisebb lesz az avar aprózó, átalakító ('shredder', 'transformer') hatékonyságuk.

4.3.2. Stressz – tolerancia – fluktuáló asszimmetria [FA]

Fluktuáló asszimmetria (FA)

A környezeti stressz egyedi szinten gyakorolt hatásainak egyik lehetséges kimutatása a fluktuáló asszimmetria mérése. Az ászkarákok kétoldali szimmetriáiban tapasztalható kis eltérések mérésére kidolgoztunk egy módszert amelyet követve, a korábbi metodikával szemben, az ocellusok száma mellett a csápok és a lábak ízeit is alkalmazhatjuk **FA** mérésére. Munkánkban az **FA** mérésének megbízhatóságát céloztuk tesztelni hat különböző metrikus (a 2. csáp 3 íze; 7. láb 2 íze) és merisztikus (ocellusok száma) mutatón keresztül (4.21. ábra).

A módszer részletes leírása publikációnkban (Vilisics *et al.*, 2005) olvasható. ($FA = |R - L| / \text{mean}[(R + L)/2] - R$ -az adott jelleg jobboldali, L-baloldali értéke).



4.21. ábra: A fluktuáló asszimmetria (FA) kimutatásához felhasznált jellegek *Trachelipus rathkii* fajon: (a) a csápízek hossza, (b) a lábízek hossza, (c) a szem ocellusainak száma. Mércé: 0.5 mm (módosítva Vilisics *et al.*, 2005 alapján).

Célunk volt esettanulmányok példáin bemutatni, hogy a fajok populációi képesek bizonyos (fajra jellemző) határokon belül alkalmazkodni a konkrét élőhely adottságaihoz. Feltételeztük, hogy az eltűrt környezeti stressz foka kimutatható egyes jellegek szimmetria változásain (*fluktuáló asszimmetria*) keresztül.

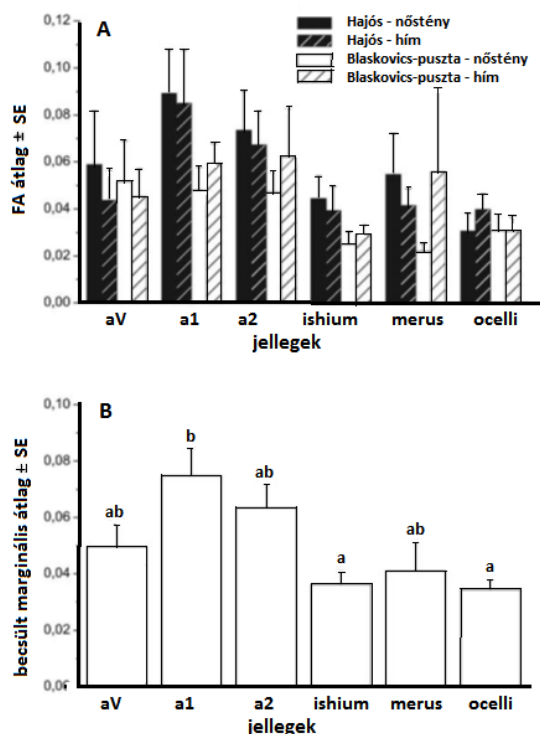
Mértük az **FA** mértékét környezeti stressz (szárazodó élőhely) a *Trachelipus rathkii* (Brandt, 1833) faj két, egymástól földrajzilag távol, eltérő körülmények között élő populációján élőhely és ivarok közti összehasonlításával. Az élőhelyek: a Duna elterelése (1992) és a drasztikus talajvízszint csökkenés által érintett ártéri erdő Hajósnál (Szigetköz; UTM grid XP71; eredeti vegetáció *Carduo crispum*–*Populetum nigrae* and *Leucoja aestivi*–*Salicetum albae*), és Blaskovics pusztája (*Artemisia-Festucetum pseudovinae*; UTM grid DS61) (Kőrös-Maros NP) legalább 2000 éve létező, szolonyec típusú szikes területe. A stressz mindkét esetben a változó vízviszonyok, humiditás-ariditás. A gyűjtés 1998-ban történt, etilén-glikolos talajcspadással.

Ugyanezen **FA** módszerrel laboratóriumban kísérletesen vizsgáltuk az elvesztett testrészek (csáp, 7. járóláb) vedlés utáni regenerációját (ami pl. predáció általi sérüléseknél állhat elő), és

összevetettük a populációs **FA** értékekkel.

Kérdésünk volt, hogy mennyire megbízhatók az ászkarákok egyes jellegei (csáp hossz, lábízek, ocellusok száma) az **FA** kimutatására környezeti stressz hatására; ha kimutatható **FA**, az függ-e az állatok ivarától? Ugyanazon faj mutat-e **FA** értékeiben eltérést különböző élőhelyek populációit összehasonlítva eltérő időtartamú környezeti stressz fennállása esetén?

A *Trachelipus rathkii* két különböző élőhelyen és eltérő stressz hatások alatt élő populációjának (Szigetköz: Hajós vs KMNP: Blaskovics-pusztá) természetes populációi között szignifikáns különbségek adódtak az **FA** értékekben (4.22.A ábra). A becült marginális középérték a hajósi populációban volt szignifikánsan magasabb.



4.22. ábra: A természetes populációk -nemek szerinti-mért jellegeinek populációk közötti (A) és populáción belüli (B) méretbeli asszimmetriái (aV: 5. csáp; a1: csáp 1. íze; a2: csáp 2. íze). A marginális középértékek GLM becslésből származnak. Az eltérő betűk szignifikáns ($P < 0.05$) különbségeket jeleznek; az eredeti P -értékek FDR módszerrel korrigálva a többszörös összehasonlítás okán (módosítva Vilisics et al., 2005 alapján).

Eredményeink szerint a csáp flagellumának szegmentei (a1, a2 és aV), és a 7. járóláb mero-ill. ischiopoditjai alkalmasnak bizonyultak a fluktuáló aszimmetria [**FA**] mérésére. Minden vizsgált jelleg következetes eredményeket mutatott a **FA**-ban kimutatható különbségekben a két populációban és azok között is (4.22. ábra). Bár a jellegek az **FA** különböző szintjeit mutatták, a1 volt a legaszimmetrikusabb, míg a legalacsonyabb értékek az ishium méretének és az ocellusok számának különbözőségében adódtak.

Az asszimmetria a hajósi populációban szignifikánsan magasabb volt, mint Blaskovics

pusztán. Az ivari hovatartozásnak a **FA**-ra nem volt hatása.

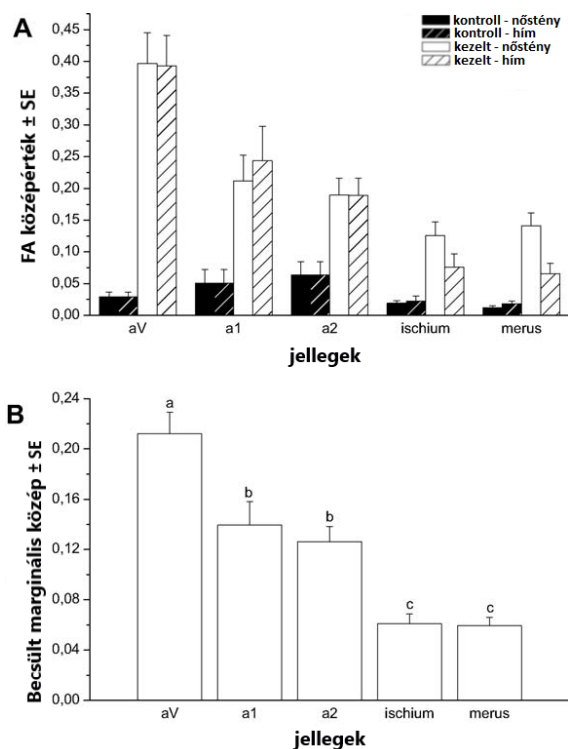
Csak a szemek ocellusainak száma mutatott szignifikáns összefüggést a fej szélességével (a regr. egyenes meredeksége = 0.406, $r^2 = 0.165$, $F = 4.345$, $df = 1,22$, $P < 0.05$).

A direkcionális aszimmetria tesztelésére használt egymintás t -próba azt mutatta, hogy a középértéktől való (R-L) eltérés egyik jelleg esetén sem volt szignifikáns ($\alpha = 0.05$) a várható '0' középértéktől, kivéve a Blaskovics-pusztá nőstényei csoportjának a1 csápízt ($P = 0.038$).

A regenerációs kísérlet eredményeként megállapíthattuk, hogy a kezelés nem okozott szignifikáns különbséget a nemek között, de önmagában szignifikáns hatással járt.

A kezelt csoportban az **FA** becült marginális középértéke szignifikánsan magasabb volt (0.203 ± 0.01 S.E.) mint a kontrollnál (0.036 ± 0.01 S.E.). Az adott testrészek eltávolítása szignifikánsan nagyobb aszimmetriát okozott az aV jellegben a többihez képest, és szignifikánsan alacsonyabb volt a 7. járóláb ishium és merus ízeinél minden más jelleghez viszonyítva (4.23. ábra).

Az elvesztett testrészek regenerációjának vizsgálata igazolta, hogy a kezelt csoport aszimmetriája szignifikánsan magasabb a kontrollénál. Azaz a fizikai sérülések megnövekedett **FA**-hoz vezetnek, ami a populációk adataiban a kiugró értékeket magyarázza. Mivel a környezeti stressz az egész szervezetre hat, aszimmetria minden bilaterális testrészen egyidejűleg megnyilvánulhat, míg egy predációs sérülés egy-egy testrészben okoz kiugró aszimmetriát.



4.23. ábra: A mért jellegek közötti (A) és belüli (B) asszimmetria értékek különbségei (J-R-L). Jelmagyarázat, módszer ld. előző ábra (módosítva Vilisics et al., 2005 alapján).

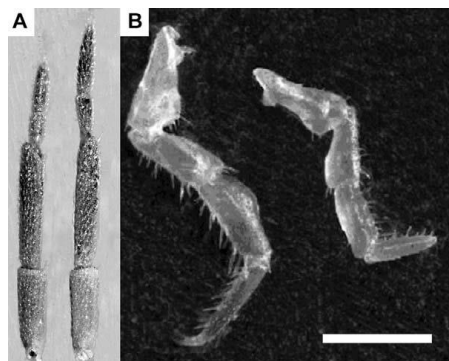
Lévén, hogy az ászkarákok a talaj lebontó faunájának jelentős részét képezhetik (Paoletti & Hassall, 1999), az a véleményünk, hogy az FA vizsgálata a természetben élő populációkon megbízható mutatója lehet a környezeti stressznek, így akár a környezetszennyezésnek (4.24. ábra) is.

Mivel az egyes jellegek változásai egymástól szignifikánsan különböztek, egyszerre több jelleg egyidejű vizsgálata ajánlott az FA kimutatására. A csápstor a1 íze pl. nagyobb mértékű változást mutatott, mint akár a járóláb szelvénye, vagy a szem ocellusainak száma. Peters és munkatársaival (2001) ellentétben nem javasoljuk az ocellusok számának felhasználását, mint egyetlen üdvöztető FA mutatót ászkarákok esetén.

Eredményeink alátámasztották azt a feltételezésünket, hogy az ártéri erdő (Hajós) *T. rathkii* populációja nagyobb stressznek volt kitéve, mint a szikesen élő egyedek. Ez a stresszfolyamatok fennállási idejével állhat összefüggésben: míg a talajvízszint gyors csökkenése egy rövid idő alatt következett be (Hajós), addig a szikesek (Blaskovics-pusztá) változásai hosszú ideje, legalább a 18. század óta fennálló (Molnár, 1992, 1996), visszatérő folyamatok, amihez az ott élő populációk már adaptálódhattak.

Bár nincs konkrét tudomásunk a populációk táplálék preferenciájáról az adott körülmények között, mégis feltételezhetjük, hogy Hajóson a vegetációs változások is negatívan hatottak a táplálék ellátottságra, illetve a búvóhelyek meglétére.

Mind gerinctelenek, mind gerincesek vizsgálata azt igazolta, hogy a bilaterális testrészek szimmetriája alapvetően fontos szerepet játszhat a párválasztásban [Møller & Zamora-Muñoz, 1997; Palmer, 1994, 1999; Palmer & Strobeck, 1997; Rohde et al., 1997; Swaddle, 1997; Watson & Thornhill, 1994]. A szárazföldi ászkarákoknál a csápok, mint legfontosabb érzékszervek, valamint a 7. járólábak fontos szerepet tölthetnek be az állatok táplálék- ill. párkeresési, szaporodási viselkedésében, így azok aszimmetriájának foka befolyásolhatja a szexuális interakciókat is.



4.24. ábra: A csápok (A) és a 7. lábpár (B) asszimmetriája *Trachelipus rathkii* fajnál, az eltávolított testrészek regenerációja után. (A kisebb méretű testrészek az eltávolítás után, a vedlés során regenerálódtak.) MÉRCE - 1 mm. (Módosítva Vilisics et al., 2005 alapján).

Godet és munkatársai (2012) Franciaország 8 élőhelyének összehasonlításával vizsgálták a nehézfém szennyezett (Cd, Pb, Zn) környezet (itt avar) FA-ban megnyilvánuló hatásait a *Porcellio scaber* faj hím és gravid nőstény egyedeinek 9 jellegén (csáp- és lábízek). Eredményeik szoros korrelációt mutattak az avar szennyezettségével, de az FA mértéke erősebb volt azokon az –elsősorban hím– egyedeken, amelyek nem szennyezett területről származtak.

4.3.3. Környezeti stressz lehetséges hatásai globális kitekintésben

A környezeti stressz -mint például a klímaváltozás, környezetszennyezés- hatását globális skálára vetítve is modellezhetjük, az állatok életciklusainak változási trendjein keresztül. A következmények között van a populációk növekedési rátája, és különböző egyéb vitális ráták. Munkáinkban vizsgáltuk, vajon az antropogén környezetszennyezésnek kitett organizmusok érzékenyebbek-e más környezeti változások által indukált életmenet változásaikban, mint az expozíció előtt. Ha igen, az növeli vagy csökkenti populációs szinten a szennyezőanyagok hatását azok vitális rátájára? Így vizsgáltuk a *Porcellio scaber* ászkafaj válaszait is. Megállapítottuk, hogy a nehézfém (Cd) hatására mind a juvenil időszak, mind a reprodukciós mutatók sérültek, a csökkenés irányába változtak. Kísérleti körülmények között a legérzékenyebb az ovariális, azaz az oocyta stádium volt, amit a reprodukív állapot hossza és a juvenilek túlélése követett (Kammenga et al., 2001).

A klimatikus összetevők hatásának a *Porcellio ficulneus* fajon végzett kísérletes vizsgálata és terepen történt megfigyelése eredményeként kiderült, hogy azok kedvezőtlen változása, más stresszorokhoz (mint az előzőekben említett nehézfémek) hasonlóan megnyilvánul a populáció tagjainak növekedésében, fekunditásában, fertilitásában, azok mutatóit csökkentve (Hornung & Warburg, 1998).

Az eredmények felhasználhatók a szennyezőanyagok ökológiai hatásvizsgálatához, illetve a klímaváltozás hatásainak trendszerű prognosztizálására. Eredményeink alapján elmondható, hogy a kitettség növeli a vizsgált állatok érzékenységet, nemcsak a kitettség által közvetlenül érintett, de más vitális mutatókban is. Ez az összefüggés a jövőben nagyobb figyelmet érdemel pl. a biodiverzitás megóvásának, változásainak előrejelzése szempontjából is

Legfőbb megállapítások, eredmények, következtetések

- A fajok eltérő mezo-, mikroélőhely preferenciája mögött igazolható morfológiai jellegek (kutikula vastagság, felszíni struktúrák) 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;
- 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 (ld. még Csonka, 2017).

A környezeti stressz bizonyos helyzetekben megnyilvánul a

- A morfológiai jellegek változásában (FA);
- Egyes vitális jellemzők rátájában (növekedés, utódszám, túlélés, mortalitás);

Mindez függ a fajok tolerancia jellemzőitől, szárazföldi adaptációjuk fokától.

5. Populációdinamika – Szaporodási stratégia – Életmenet

Életmenet jelleg ('*trait*') alatt értem az adott élőlény evolúcióbíológiai szempontból –legalább feltételezhetően– fontos, kvantifikálható azon tulajdonságait, amelyek befolyásolják az élőlény rátermettségét ('*fitness*'). Minden szempontból optimális élőlény nem létezik, hiszen allokálható energiakészlete véges. A kérdés az, hogy ezt az energiakészletet milyen arányban osztja meg egyes életmenet paramétereire között, azaz mennyit fordít növekedésre, túlélésre vagy éppen szaporodásra – ld. energia allokáció elve vagy '*trade-offs*' - *csereviszonyok* (Pásztor, 1998). Ilyen pl. a növekedés vagy kondíció vs reprodukció, az utódok száma vs mérete összefüggés. Az iteropár élőlények esetében a reprodukív ráfordítás vs növekedés váltakozásának egy speciális mintázata alakul ki. A csereviszonyok természetesen nemcsak a reprodukív stratégiáknál, hanem más stratégiák esetében is fennállnak. Minden egyed/populáció/faj egyedi stratégiával bír, ami adott környezetben a fitness maximalizálására irányul. Maga a stratégia nem más, mint komplex adaptáció, ami az életmódbeli tulajdonságok összehangolt evolúciójának eredménye (Stearns, 1992). A természetben a fajok meglepő változatossággal bírnak mennyiségileg kifejezhető tulajdonságaikban. Ilyen pl. testméretük, növekedésük, fejlődésük, ivaréresi koruk, utódaik száma, mérete, az azok létrehozására fordított energia stb. A vizsgált jellegektől függően többféle stratégiát különböztethetünk meg. A különböző stratégiatípusok és azok kontinuum mentén sok-sok finom különbségben eltérő lehetőség alakulhat ki, ami lehetővé teszi fajok együttélését, biztosítja sokféleségüket.

A szárazföldi ászkák életmenet jellemzőit Sutton és munkatársai (1984) két típusba sorolták : a *szeno-* és *euridinamikus* típusok többé-kevésbé megfeleltethetők az r-K stratégiáknak. A megfigyelt életmenetek szoros kapcsolatban vannak a Schmalzfuss (1984) által javasolt *ökomorfológiai típusokkal*. A talajba ásó ('*creeper*') fajok a szenodinamikus csoport tagjai (~'K' stratégia), míg a felszín aktív fajok, mint a futók ('*runners*'), tapadók ('*clingers*') és gömbölyödők ('*rollers*') inkább euridinamikusak (~'r' stratégia). Az r-K stratégia szerinti feloszthatóságot igazolták Tsai és Chen (1997), valamint Ma és munkatársai (1991) a *Ligia exotica* Roux, 1828 és *L. taiwanensis* Lee, 1994 fajokon. Mindezek a stratégiák megjelennek a barlangi fajoknál is (Taiti, 2004; Derbák *et al.*, 2018).

Az Oniscidea-ra Schmalzfuss (1984), valamint Sutton és munkatársai (1984) ökomorfológiai, ill. életmenet jellegeit egyesítetten alkalmazva, a stratégiák kontinuum két végpontjának jellemzőit a 5.1. táblázatban foglalom össze.

5.1. táblázat: A szárazföldi ászkák életmenet és ökomorfológiai típusainak összefüggései, Sutton *et al.* (1984) és Schmalzfuss (1984) beosztásait felhasználva.

Karakter	Talaj-aktív (<i>'creepers'</i>)	Felszín-aktív (<i>'runners'</i> , <i>'clingers'</i> , <i>'rollers'</i>)
szaporodási hozzájárulás	kicsi	nagy
utódszám	keves	sok
juvenil méret	rel. nagy	rel. kicsi
növekedési ráta	lassú	gyors
ivarérésig szükséges idő	hosszú	rövid
példák:	<i>Trichoniscus</i> , <i>Haplophthalmus</i> , <i>Androniscus</i>	<i>Porcellio scaber</i> , <i>Trachelipus</i> <i>rathkii</i> , <i>Armadillidium vulgare</i>

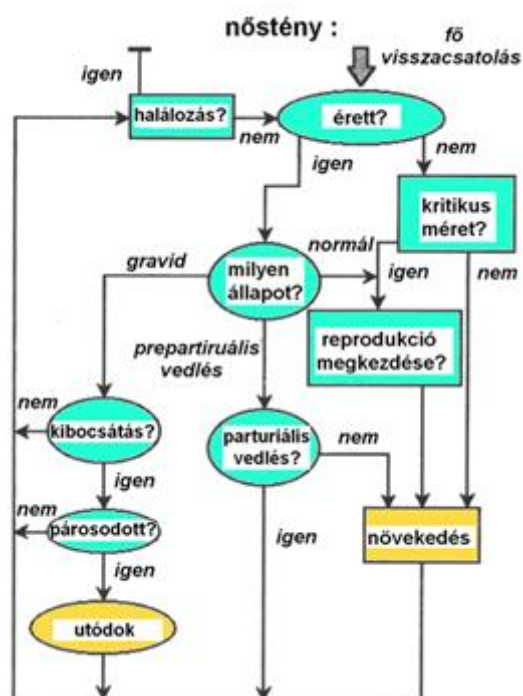
Mindezek a sajátosságok magukba foglalnak olyan lehetőségeket, amelyek a populáció kolonizáló képességével (adaptáció), a populáció denzitásával/dinamikájával, az élőhely minőségével (a fajok tolerancia, stressz tűrő képességével), a fajok/egyedek kompetíciós képességével (mezo-, mikroskálájú eloszlás) függnek össze. Az adott környezeti tényezők bizonyos életmeneteknek kedveznek: alacsony adult túlélésnél az élőlény korábban szaporodik, és arra több energiát fordít, míg nagyobb adult túlélésnél az élőlény a reprodukciót későbbre halaszthatja és abba kevesebb energiát investálhat. Mindebben a fajok belül, az egyes ökotípusok is eltérőek lehetnek (Christensen *et al.*, 1987; Hassall *et al.*, 2005; Miller & Cameron, 1983).

Az ökológiai válaszok alatt értem az egyes kulcsfontosságú életmenet jellemzőiben megnyilvánuló populációs szintű reakciókat. Az általunk gyűjtött adatokból a kulcs életmenet jellemzők (Stearns, 1976⁵) csak egy részére kaphattunk információkat (pl. ivararány, szaporodás - nőstényméret, nőstényméret – utódszám/utód méret, a reprodukció időzítése). Alapvető kérdésként felvetődik, hogy ezeknek az életmenet összetevőknek milyen kombinációi alakulnak ki egy élőhelyen belül, adott körülmények mellett, a különböző faji minősítésű populációk között, illetve ugyanazon faj különböző élőhelyeken élő populációi között.

Jelen esetben az életmenet komponensek közül kiemelten a szaporodással kapcsolatos jellegekkel kívánok foglalkozni. Az könnyen belátható, hogy a különböző, pl. a reprodukcióval összefüggésben lévő jellegek egymástól nem függetlenek, egymással kölcsönhatásban vannak. Az Oniscidea köréből ismert példák alapján egyértelmű csereviszony áll fenn az utódok száma és mérete között. A legtöbb szárazföldi ászkarák kiterjedt utódgondozást mutat (ld. marsupialis szakasz) ezzel jelentősen hozzájárulva az utódok fitnesséhez.

A populációdinamika az a szünbiológiai diszciplínák közül, amely az élőhely skáláján, a populációk időbeni változásaival foglalkozik. Ide tartoznak a populációk stabilitási kérdései, a populációk idődinamikai modelljei, a populációk szabályozási lehetőségei mellett az életmenet stratégiák is. A teresztrisz ászkarák populációdinamikai jellegű irodalma relatíve gazdag. Ugyan eddig átfogó, review jellegű áttekintés nem készült az eredményekről, kellően nagyszámú cikk foglalkozik a kérdéssel ahhoz, hogy felvázolhatók legyenek általános trendek, amelyek stratégiáktól, földrajzi régióktól függően, akár fajon belül is észszerű, biológiailag értelmezhető különbségeket, változatosságot mutathatnak. Ez a változatosság –skálafüggően– érinti többek között a fajok, és a fajon belül a nemek felszíni aktivitási periódusát, abundancia változásait (Hornung *et al.*, 2011; Miller & Cameron, 1983), növekedési mintázatát, annak zavartságfüggését (pl. Davis, 1984; Hassall, 1996; Hassall & Dangerfield, 1997; Helden & Hassall, 1998), a reprodukció időszak időzítését, tartamát, a szaporodások frekvenciáit (pl. Hassall *et al.*, 2005; Nishi & Numata, 1998; Souty-Grosset *et al.*, 1988, 1998; Sutton *et al.*, 1984; Zimmer & Brauckmann, 1997), de akár

az ökomorfológiai típusok, vagy az endemikus vs széles elterjedésű fajok földrajzi eloszlását (Sfenthourakis & Hornung, 2018).



5.1. ábra: *Isopoda* nőstény életmenet folyamatára (Caubet, 1998 nyomán)

A szárazföldi ászkarák életében fontos döntési kényszereket foglalja össze Caubet (1998) 'Life history chart'-ja (5.1. ábra).

A szaporodási stratégiák szempontjából kiemelten fontos kérdések a párosodás időszaka (mikor?), mikor kezdjen szaporodni, egy szaporodási kísérletnél hány utódja legyen, mennyi energiát fordítson utódai gondozására, meddig éljen, azaz mikor haljon meg? A nemek ivarérettségének ideje, méretfüggősége (növekedni v. szaporodni?). Az időzítés a megfelelő kiváltó tényezők ('trigger') jelenlétét igényli. A mi esetünkben (mérsékelt égöv) ez általában a nappalok hosszúságával és a

⁵ Életmenet összetevők/komponensek (Stearns, 1976):

Az élettartam alatti szaporodások száma (paritás); Maturitási kor, méret (életkor/méret az első reprodukciókor); A reprodukciókénti utódok száma (fekunditás), mérete, utódgondozás; Kor- / méret-specifikus reprodukció ráfordítás; A populáció ivararánya; Növekedési mintázat; Kor- / méret-függő mortalitás; Élettartam ('longevity')

megfelelő hőmérséklettel függ össze. A megtermékenyítés, a párosodás a parturiális vedlés idején, az un. vedlés-közt, 'intermoult' szakaszban történhet (Mead, 1976; Moreau & Rigaud, 2002; Suzuki, 2001; Suzuki & Ziegler, 2014).

Mindezekből különböző stratégiatípusok általánosíthatók. A *reproduktív stratégiák* jellemzője a paritás, azaz az élettartam alatti szaporodások száma. Erre a következő alapvető általános predikciók tehetők (Stearns, 1976):

- ha az adult mortalitás meghaladja a juvenil stádiumét, az élőlénynek érdemes *szemelpár* stratégiát folytatni;
- ahol a juvenilek mortalitása magas, érdemes az élettartam alatt többször szaporodni (*iteropár* stratégia).

A szárazföldi ászkarákok körében mind az (1) *szemelpár*, mind a (2) *iteropár* típus megjelenik (pl. Moreau *et al.*, 2002; Warburg 1995a,b). A két szélső esetet tovább lehet bővíteni, illetve finomítani. Egyrészt, mert találunk példákat (3) *parthenogenetikusan* szaporodó fajokra (Christensen, 1983; Christensen *et al.*, 1987; Johnson, 1986), 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 (pl. trópusok, laborkörülmények) *folyamatosan* szaporodnak, legalábbis populációs szinten, azaz a populáció szaporodásában nincs különösebb szezonális (Dangerfield & Telford, 1990; Quadros & Araujo, 2007; Warburg, 1995a).

A reprodukciós stratégiák a fajokra jellemzők, és nincsenek összefüggésben az adott klimatikus régió, vagy az adott ökoszisztéma sajátjaival. Pl. a Közelkeleten a közép-Negev hegységben élő fajok között vannak szemelpárok (pl. *Hemilepistus reaumurii*), iteropárok (pl. *Armadillo albomarginatus* Dollfus, 1892), tavasszal (*H. reaumurii*, *Porcellio olivieri* (Audouin, 1826), *P. barroisi* Dollfus, 1892) vagy éppen ősszel (*A. albomarginatus*) szaporodók (Warburg, 1992a,b, 1994, 1995a).

Javaslom a *fakultatív iteroparitás* fogalmának bevezetését is (Hornung, 2011), mert vannak fajok, amelyek egyedei potenciálisan többszöri, általában univoltin szaporodásra képesek, de az egyed életében másodszor nem, vagy a populációnak csak kis töredéke szaporodik (pl. *Protracheoniscus politus* (Oberfrank *et al.*, 2011; Tomescu, 1972), *Philoscia muscorum*, *Porcellio laevis* (Sutton *et al.*, 1984), *Porcellio ficulneus* (Hornung & Warburg, 1993). Ilyenkor a háttérben valószínűsíthetően az áll, hogy az adott régióban a környezeti feltételek nem teszik lehetővé az adultak túlélését és második szaporodásának bekövetkeztét. Ez is a faj plaszticitásának bizonyítéka.

Folyamatosan szaporodók – az iteroparitásnak az a szélsőséges esete, mikor a reprodukció környezeti feltételei folyamatosan adottak, és a faj populációs szinten folyamatosan szaporodik. Ilyen pl. a *Porcellionides pruinosus* faj, ami mediterrán élőhelyen evolválódott. Egész Európában elterjedt, szinantrop körülmények között a szabadban él (pl. komposzthalom). A trópusokon is behurcoltnak számít, de ott folyamatosan adottak a reprodukció eredeti kulcsfaktorai, a megvilágítás hossza és a hőmérséklet, így a populációban egész évben vannak szaporodó egyedek (Dangerfield & Telford, 1990). Konstans környezeti feltételek mellett (pl. üvegház, labor) ugyanez előidézhető több faj esetében: pl. *Trichorhina tomentosa*, *Porcellio scaber* (Beyer, 1965; Hornung *et al.*, 1998a; Wieser, 1963), *Armadillidium nasatum* (Beyer, 1965), *Porcellio olivieri*, *Agabiformius obtusus* (Warburg, 1995a). Ez is lehet kulcsa a széles elterjedésű és/vagy a behurcolt, megtelepedő fajok sikerességének. Ugyanakkor más fajok laborban tenyésztve is megtartják szezonálisukat [pl. *Porcellio olivieri* (Audouin, 1826), *Agabiformius obtusus* (Budde-Lund, 1909): Warburg, 1995b, Warburg *et al.*, 2001].

Mindkét nem részéről felmerül a *hányszor párosodni* kérdése is. Ez jelentheti azt, hogy egy szaporodási periódusban egy nőstény hány hímekkel párosodik, illetve egy hím hány nőstényt termékenyít meg, másrészt jelentheti az élettartam alatti párosodások számát is. Valószínűleg a legtöbb variációra van példa. Párosodási stratégia szerint előfordul egyszeri kopuláció, mint pl. a *Venezillo evergladensis* Schultz, 1963 fajnál (Johnson, 1985), de a nőstény párosodhat több

hímmel is. A többszöri fertilizációt (2-3 hím) genetikai markerekkel sikerült bizonyítani (Lueken, 1968).

A többszöri szaporodás feltétele a többszöri párosodás, avagy a hímek állandó, nagy arányú jelenléte, vagy –ennek hiányában– a spermatárolás lehetősége. A nőstények a spermiumot tárolhatják (Howard, 1943; Johnson, 1976, 1977, 1982; Lueken, 1963, 1968; Sassaman, 1978; Schöbl, 1880;; Suzuki & Ziegler, 2005, 2014; Vandel, 1941) akár egy évig is (Lueken, 1963), és képesek hím jelenléte nélkül újra szaporodni, és fennállhat a spermakompetíció jelensége (Moreau *et al.*, 2002). A spermatárolásra bizonyítottan képes fajok esetében a petesejtek megtermékenyítésére hosszú hónapokig van mód, és több, egymást követő szaporodást tesz lehetővé (Heeley 1941; Johnson 1982; Lueken 1962; Moreau *et al.*, 2002; Vandel 1941). A jelenség morfológiai hátteréről a szárazföldi ászkarákok esetében az utóbbi időben több, alapos hisztológiai munka született (Suzuki & Ziegler, 2005, 2014; Ziegler & Suzuki, 2011) az *A. vulgare* faj példáján.

A szárazföldi ászkarákok között kis számban, de előfordulnak *parthenogenetikus* fajok is. Ilyen ismert, bizonyított esetek a *Trichoniscus pusillus pusillus* Brandt, 1833 (Christensen, 1983; Sutton, 1968), *Nagurus cristatus* (Dollfus, 1889), *Ocelloscia floridana* (van Name, 1940), *Trichorhina tomentosa* (Budde-Lund, 1893), *Stenoniscus pleonalis* Aubert & Dollfuss, 1890 (Johnson, 1986). [Nem mellesleg a parthenogenezisnek meghatározó szerepe lehetett az északi féltekén a fajok jégkorszak utáni visszatelepülésének ütemében. Több talajfelszíni gerinctelen taxonon kimutatták, hogy a parthenogenetikus formák hatékonyabb kolonizálók. Pl. *Pycnoscelus surinamensis* és *P. indicus* (Beaton & Herbert, 1988; Lundmark & Saura, 2006; Parker & Niklasson, 2000). Így a fajok biogeográfiai mintázatának kialakításában is jelentőséggel bírnak. Az Oniscidea taxonban ilyenek a *Trichoniscus provisorius* (ivaros) és a testvérfaja, a *T. pusillus* (parthenogenetikus). Ld. Végh *et al.*, 2008, Végh, 2009].

A kérdések sorába tartozik *a kivel párosodni*, ami a hím szemszögéből annak érettségét/méretét, a hímek populáción belüli arányát érinti (5.1. ábra). A szaporodáskori *nőstény méret* is fontos életmenet paraméter: befolyásolja a nőstény fekunditását (az utódok számát). A fekunditás minden eddigi vizsgálat eredménye szerint szignifikáns pozitív korrelációban van a nőstény - élettartama alatt folytonosan növekvő- méretével, tömegével (pl. Ivanov, 2011; Paris & Pitelka, 1962; Snider & Shaddy, 1980; Sutton *et al.*, 1984), azzal lineárisan változik (áttekintés: Warburg, 1993, 1994, 2011). Természetesen a fajonkénti átlagos utódszám nagyon eltérő lehet: a kisméretű, általában endogeikus fajok esetén alig néhány [saját adatok: *Trichoniscus* fajok 4-11 körüli; *Mesoniscus graniger* < 10; extrém kivétel az *Exalloniscus maschwitzi*, aminek mindössze egy, nagyméretű utódja van (Taiti & Ferrara 1988: „...two offspring were found within the marsupium at an early stage. One disappears, and the remaining one stays until it reaches half of its mother's length.”)], míg a felszíni aktivitású, nagyobb méretűek esetén ez a szám jóval magasabb (30-50: pl. *Porcellio scaber*, *Cylisticus convexus* stb.), esetleg kirívóan magas szám (*A. vulgare* > 150-300 – saját adatok).

A szárazföldi ászkarákról szóló populációs szintű tanulmányok gyakran említik az *ivararányt*. A publikált adatok azonban nagyon heterogén képet mutatnak. Néhány, főleg szemelpár faj kivételével ez az arány változó, faji szinten sem mutat egységes képet az irodalmi adatok között. Iteropár fajoknál populációs szinten legtöbbször nőstény alapú, azaz a nőstények vannak túlsúlyban (Williams & Franks, 1988), de ugyanarra a fajra a különböző szerzők olykor egészen eltérő értékeket közöltek. Ez az ellentmondásosság egyrészt valószínűleg abból adódik, hogy a különböző vizsgálatok eltérő gyűjtési módszerekkel, leggyakrabban egyetlen időpontban, vagy rövid időintervallumban, különböző geográfiai régiókban és más-más időszakban történtek, másrészt nem kvantitatív, a teljes populációra, hanem annak felszínaktív részére vonatkozik (aktivitási denzitás; Hornung *et al.*, 2015; Melbourne, 1999; Westerman *et al.*, 2008). A nőstények javára erősen eltolt ivararányt mutatott ki Paoletti és Cantarino (2002), akik azt a környezet erős diszturbanciájával hozták összefüggésbe. Ugyancsak torzíthatja az ivararányt a *Wolbachia* fertőzés, mikor az anyai öröklődésű baktérium a hímek funkcionális nősténnyé alakulását

indukálja (Rigaud *et al.*, 1991, 1999). Részletes, nagyobb idő- és finomabb térbeli skálán kapott eredmények azt igazolták, hogy az ivararány időben változhat, befolyásolhatja pl. a mikroélőhelyek, menedékhelyek léte, kiterjedése, eloszlása (Dangerfield & Hassall, 1994; Howard, 1980; Sorensen & Burkett, 1977); időbeni mintázatot mutathat (Oberfrank *et al.*, 2011, jelen munka) és/vagy függhet az állatok életkorától (Warburg & Cohen, 1992a,b), a nemek időbeni felszíni aktivitási mintázatától (Dangerfield & Hassall, 1994; jelen munka). A menedékhelyek nemenként időben eltérő használatát ('*sex specific habitat use*') találták többen (pl. Dangerfield & Hassall, 1994; Sorensen & Burkett, 1977). Amíg hímek esetén a párkeresés motiválta felszíni aktivitás, addig a gravid nőstényeknél az utódok fejlődési idejét csökkentő mikroklimatikus helyek keresése állhat a háttérben. Ez utóbbi akár utódgondozásként is értelmezhető. Egyes vizsgálatok szerint az ivararányt befolyásolhatják környezeti, ökológiai faktorok, pl. a táplálék ellátottság/minőség (Stachursky, 1972).

Feltehető, hogy a szemelpár – iteropár fajok között alapvető különbség van a szaporodás kényszerének erősségében. Míg egy szemelpár fajnak élettartama alatt csak egy lehetősége van, és ezt általában élettartamuk végére optimalizálják, ez az időszak rövid és behatárolt. Egy adott méret (súly) elérése alapvető feltétele az első (vagy egyetlen) szaporodásnak (növekedni vagy szaporodni dilemma; ld. 5.1. ábra; Caubet, 1998; Caubet *et al.*, 1998; Hornung & Warburg, 1998). Populációs szinten az érintett korcsoport (méret) eloszlása alapvetően meghatározhatja a populáció sorsát, méretének változásait, túlélését.

Több fajnál igazolódott, hogy a klíma hatással van ugyanazon faj életkor/tömeg szerinti reprodukciós tulajdonságaira. Trópusi klíma alatt a reprodukzív nőstények átlagos mérete (testtömege) kisebb volt, mint a mérsékelt övön (D-Afrika: Dangerfield & Telford, 1995; D-Amerika: Defeo & Cardoso, 2004; Defeo & Gomez, 2005; Cardoso & Defeo, 2004).

Az utódok száma (*fekunditás*), mérete, utódgondozás témakörben az alapfogalmak használata nem mindig egyértelmű. Azok gyakran keverednek az irodalomban. Magam *fertilitásként* értem a szaporodó ('*pregnant*') nőstények százalékát az összes nőstény számához viszonyítva (Tomescu *et al.*, 1992). Előfordul, hogy a juvenilek számát '*number of young was taken as a measure of fertility*' (Dangerfield & Telford, 1994), vagy a megtermékenyült petéket, azaz a tojások számát értik *fertilitás* alatt ['...*the ratio of fertilized eggs out of the total number of eggs laid in the marsupium...*' (Rigaud & Mureau, 2004)].

A *fekunditás* fogalmát ugyancsak Tomescu és munkatársai (1992) által is használt értelemben alkalmazom: a nőstényenkénti utódszám, azaz a tojás/embrió/manca szám nőstényenként. Ez hasonló értelemben jelenik meg más irodalmi forrásokban is, mint pl. tojás produkció ('*egg production*') (Dangerfield & Telford, 1994), '*the total number of eggs*' (Rigaud & Mureau, 2004).

Az ászkarákok potenciális *utódszámát* vizsgálhatjuk az ováriumban (pete szám), a költőtáskában (marsupium), ahol megszámlálhatjuk a tojások, embriók számát (pl. Hornung, 1988; Hornung & Warburg, 1994, 1998; Oberfrank *et al.*, 2011; és mások). Ugyanakkor az utódszám a pete – tojás – embrió – manca – juvenil fejlődési lépések során egyedi szinten fokozatosan csökken. Ez a csökkenés tükrözi a környezeti stressz hatásait, értéke a stressz erősségével nő. Ilyen környezeti hatást okoz a hőmérséklet, fotoperiódus változ(tat)ása, illetve pl. kémiai anyagok (Hornung *et al.*, 1998a,b; Hornung & Warburg, 1993, 1994, 1998). Ugyanazon faj más földrajzi régióban, vagy a megegyező ökomorfológiai ekvivalens fajjal összevetve, különböző klimatikus viszonyok között más testméretet érhet el, és így, azzal korrelációban, az utódszám is ennek megfelelően alakul. Pl. D-Afrikában, Zimbabwe környékének trópusi, szavannás területén, ahol a regionális klíma szezonális, nyári esőzések, hosszú, száraz téli időszakokkal, bizonytalanabb nedvességviszonyokkal (azaz nagyobb stresszt jelentő mikroélőhelyen) a vizsgált fajok (a bennszülött *Aphiloscia maculicornis*, *A. vilis*, *Bethalis pretoriensis* és a kozmopolita, szinantróp *Porcellionides pruinosus*) nőstényenként 5-20 (max. 30) utódot hoztak létre (Dangerfield & Telford, 1995), míg mediterrán éghajlat alatt 5-55 utód, ahol a nőstények mérete 4,62 – 10,6 mm közötti volt (Achouri *et al.*, 2003). Több neotrópusi, trópusi és mérsékeltövi fajon tettek összehasonlítást a reprodukív jellegekben Quadros és munkatársai (2004). Kimutatták, hogy a

neotrópikus fajok a trópusiakkal mutatnak hasonlóságot szaporodási mutatóikban, és különböznek a mérsékeltöviéktől abban, hogy alacsonyabb a reprodukció, hosszabb a szaporodási időszak, és rövidebb idő alatt válnak az egyedek ivaréretté.

Faberi és munkatársai (2011) *A. vulgare*-n végzett kísérleteikben bizonyították, hogy az életmenet paramétereit szignifikánsan befolyásolta a táplálék ellátottság (avar mennyiség). Brody és Lawlor (1984) mind labor, mind szabadföldi körülmények között azt találták, hogy az *A. vulgare* utódok születéskori mérete variált attól függően, hogy milyen volt a nőstény táplálék ellátottsága. Akkor voltak nagyobb méretűek az újszülöttek, ha az anya kevesebb táplálékot kapott. Ugyanez mutatkozott természetes körülmények között a nyár azon időszakában, mikor a táplálék elérhetősége korlátozódott. Mindez az utódok túlélési esélyeit növelheti kedvezőtlen körülmények között. A táplálék minősége, magas protein tartalma az utódszám növekedésével és méretük csökkenésével járt a *Porcellio laevis* faj esetén is (Lardies *et al.*, 2004).

A szaporodási időszak ('breeding season') az ászkarakoknál populációs szinten az az időszak, amikor költőtáskát ('brood pouch', 'marsupium') hordozó nőstények vannak jelen (Sutton, 1968). A mérsékeltövi fajok szaporodása általában a nyári időszakon belül egy relatíve rövid periódusra korlátozódik (Willows, 1984). Ennek megfelelően az iteroparitás az évszakon belüli egymás utáni szaporodást, vagy –hosszabb életű, több éves fajok esetén– az évek során bekövetkező többszöri szaporodást jelenti. Ez lehet jellemző pl. a faj elterjedési határán élő populációkra is (Dangerfield & Hassall, 1992; Martinez & Defeo, 2006).

A reprodukció időzítése ('timing'), kezdete ('onset'), időtartama ('duration')

Az eddigi vizsgálatok szerint a reprodukció időszak kezdetét valamilyen kulcsinger ('trigger') váltja ki, ami leggyakrabban a fotoperiódus (korrelációban a hőmérséklettel és nedvesség viszonyokkal). Az *A. vulgare* fajnál azt találták, hogy a fotoperiódus mellett a hímek jelenlétének, viselkedésének vitellogenezist stimuláló hatása volt jelentős (Mocquard *et al.*, 1998), a fotoperiódus, hőmérséklet, nedvesség (esős évszak) *Porcellio* fajoknál (Linsenmair, 1989), biotikus tényezők [pop. szerkezet, nőstény méret (pl. Hornung & Warburg, 1998)], hímek jelenlétének hatása (Mocquard *et al.*, 1998). Külön megemlíthető az élőhely típus komplexitása, ami mind élő-, mind élettelen környezeti tényezőket, különböző források meglétét jelenti (Hornung, 1994). Ez utóbbi (a habitat komplex hatásának számbavétele) a legrealisztikusabb, de ez csak valószínűsíthető tényezőire bontva kvantifikálható.

A szezonális reprodukció neurohormonális (VIH – 'vitellogenesis-inhibiting hormone') hatás alatt áll, ami a zsírtestek vitellogenin szintézisét akadályozza. Ez a gátló rendszer a fotoperiódus változásain alapul. A hosszú nappal gátolja a szintézist és/vagy a VIH kibocsátását, lehetővé téve a petesejtek vitellogenezisét (Juchault *et al.*, 1989).

A szaporodás biogeográfiai mintázata, változatossága

Az életmenet jellemzők egy fajon belül változatosságot mutatnak lokális skálán, adott élőhelyek között, és annál nagyobb, geográfiai léptékű összehasonlításban is. Míg első esetben a háttérben lévő rendező elv a helyi biotikus, abiotikus hatások komplexitása, addig nagyléptékű, geográfiai skála esetén általában a fotoperiódus, a hőmérséklet és a nedvesség nagyobb skálájú, földrajzi variálódása. Az életmenet jellemzők fenotípusos plaszticitása a környezeti tényezők (fotoperiódus, hőmérséklet, nedvességtartalom stb.) változásaira adott adaptív válasz (Houston & McNamara, 1992). Pl. latitudinális geográfiai változatosság mutatkozott a különböző szélességekről származó, de azonos körülmények között tenyésztett *A. vulgare* nőstények szaporodási mutatóiban (Souty-Grosset *et al.*, 1988). Ezek a szélességi fokokkal korreláltak: az alacsony szélességi fokról származó nőstények előbb szaporodtak. Minél északibb eredetűek voltak a nőstények (nagyobb földrajzi szélesség), annál később kezdődött a szaporodás. Ez a 'késés' kb. szélességi fokként 2 napot jelent (Souty-Grosset *et al.*, 1990). Egy adott populáción belüli egyedi variációk, genetikai alapon (nőstény általi öröklődés) meghatározottak (Souty-Grosset *et al.*, 1998). Hasonló latitudinális trend az utódszám, utódméret növekedése a szélességi

fokokkal a *Porcellio laevis* fajnál (Lardies & Bozonovic, 2008). A *Ligia exotica* populációi nagyobb méretű utódokkal rendelkeztek a szárazföld belseje felé haladva, nem megjósolható ariditás mellett, mint azok, amelyek a litorális régióban, konstans humiditás mellett éltek. Nagyméretű nőstények túlélési esélyei jobbak, mint a kisméretűeké, így szaporodási esélyeik is nagyobbak (Brody *et al.*, 1983). A nagyobb utódok esélyesebbek a parti régiókból a szárazföld belseje felé irányuló kolonizáció során (Tsai & Dai, 2001).

A szaporodás hatása a populációdinamikára

Élettartamuknak, szaporodási stratégiájuknak megfelelően populációik egy vagy több nemzedékből, *korcsoportból* ('cohort') állnak össze. De például a szemelpár *Schizidium tiberianum* faj esetén a nőstények szaporodás után azonnal elpusztulnak, így egyidőben mindig csak egy korosztályuk lehet jelen (Warburg & Cohen, 1991; Warburg *et al.*, 1993). Az iteropár, azon belül is különösen a bi-, vagy multivoltin fajoknál, azaz azoknál, amelyek nőstényei egy éven belül többször is szaporodnak, az egyes korcsoportok egy idő után 'összenőnek', nem választhatók szét. Egy nőstény utódai között is vannak gyorsabban és lassabban fejlődő egyedek (Brody & Lawlor, 1984; Warburg & Cohen, 1991), ez a '*cohort splitting*', a korosztályok szétválása jelensége (Grundy & Sutton, 1989). A különbözően fejlődő utódok eltérő időszakokban fognak szaporodni.

Sunderland és munkatársai (1976) *Philoscia muscorum* esetében nagyfokú állandóságot tapasztaltak, különösen a populáció denzitása és méreteloszlása tekintetében. Emögött a stabilitás mögött olyan populációs folyamatokat feltételeztek, mint a '*cohort-splitting*' jelensége. Minden egyes korosztály két méret osztályba volt sorolható, amelyek különböztek a pre-reprodukciós időszak, élettartam hosszában, a szaporodás és a mortalitás mintázatában. A szaporodásra –utódok számában kifejezve– két csúcs volt jellemző. A növekedés üteme szerint voltak gyorsan és a lassan növekedők ('*fast*' and '*slow*' group). A növekedést a táplálékforrás minősége befolyásolta ('*good quality food*'). A cohort splitting jelensége hozzájárulhat a megfigyelt populációs stabilitáshoz. A faj stratégiája, hogy egyetlen szaporodási periódusban hozza létre utódait, és ennek a populáció stabilitására irányuló kockázatát csökkenti a '*cohort-splitting*', amikor a lassan növekedő nőstények ('*slow-group*') szaporodása inkább a második évre tevődik, így biztosítva a folyamatos reprodukciós sikert akár egy környezeti 'katasztrófa' esetén ('*stochastic branching process*'; Holgate, 1967).

A természetben a fajok meglepő változatossággal bírnak mennyiségileg kifejezhető tulajdonságaikban, mint pl. testméretük, növekedésük, fejlődésük, ivaréési koruk, utódaik száma, mérete, az azok létrehozására fordított energia stb. Esettanulmányok kapcsán lehetőség nyílt térben és időben együtt élő fajok adatain interspecifikus összehasonlítást végeznünk azok egyes paramétereire, mint az időbeni *abundancia változások* (felszíni aktivitás; aktivitási denzitás); a fajok *reprodukciós* jellemzői: a populációk *ivararánya* és azok időbeni változása, a nőstényenkénti peteszám mellett populációs szinten megállapítható a *szaporodás kezdete, időtartama*, kalkulálható a *gravid nőstények*, illetve ezen belül a *pregnant*, illetve az üres marsupiumú nőstények mindenkori *aránya*. Így követhetők a *populációk reprodukciós csúcsai*, a *szaporodó nőstények számának, méretének időbeni változásai*. Valamint az egyes abiotikus háttértényezők és a felszíni aktivitás kapcsolata, az egyes fajok preferenciája.

Az életmenet szempontjából egyes esettanulmányokban különböző részletességgel és különböző szempontokból vizsgált fajok: *A. vulgare*, *P. politus*, *P. collicola*, *C. convexus*, *T. rathkii*, *C. sicala*, amelyeknek az alábbi, populációdinamikai mutatóit elemeztük:

- időbeni *abundancia változások* (felszíni aktivitás; aktivitási denzitás);
- a felszíni aktivitás és egyes abiotikus háttértényezők kapcsolata;
- a populációk *ivararánya* és azok időbeni változása;
- a fajok *reprodukciós* időszaka, és annak kardinális eseményei, mutatói: a nőstényenkénti peteszám mellett populációs szinten megállapítható a *szaporodás kezdete, időtartama*, kalkulálható a *gravid nőstények*, illetve ezen belül a *pregnant*, illetve az üres marsupiumú

nőstények mindenkori *aránya*. Így követhetők a *populációk reprodukciós csúcsai*, a *szaporodó nőstények számának, méretének időbeni változásai*.

Terepi vizsgálataink során a különböző mintavételi területeken *talajcsapdával* (Barber csapda) gyűjtött domináns fajok populációinak abundancia, ivararány adataira, egyedeik reprodukciós állapotának becslésére alapult értékelésünk. Az egyedek gyűjtése az adott év teljes aktivitási periódusát, így szaporodási időszakát is magába foglalta. Ezáltal választ kaphattunk az időbeni aktivitási ivararányt és a szaporodási jellemzőket érintő kérdésekre.

(1) Az *Armadillidium vulgare*, *Protracheoniscus politus*, *Porcellium collicola* fajok szümpatrikus populációi a Solymár Kishegy (Budai Tájvédelmi Körzet, 47°34' N, 18°57' E) három mezohabitatjának (patak ártér, hogyoldal, hegytető: 180 – 250 m asl) 2007. évi talajcsapdás gyűjtéseiből származnak (április 27. – október 24., mezohabitatonként egymástól 50 m-re levő 3 plot, 5-5 csapdával). Gyűjtési periódusonként (2 hetenként) korcsoport, ivar, reprodukciós állapot mellett az *A. vulgare*, *P. politus* esetében az egyedek testméretének megállapítását a fejszélesség mérésére alapoztuk (Sutton, 1968; Grundy & Sutton, 1989). A két faj a Paprikás patak völgyében (*A. vulgare*), illetve a patak völgy és a hegytető mezohabitatokból (*P. politus*) került elő. A mezohabitatok kiválasztása az ászkarákokra ható abiotikus (hőmérséklet, nedvesség) és biotikus (vegetáció és más ászkafajok), valamint természetes (a Paprikás patak vízjárása) és antropogén zavarás (túrista utak megléte) figyelembe vételével történt.

(2) A *Cylisticus convexus* és *Trachelipus rathkii* fajok adatai a "Baltimore Ecosystem Study" (BES) hosszútávú ökológiai kutatásai (NSF LTER, 1999-2000) egy élőhelyének anyagából származnak (Leakin Park Baltimore, Maryland, USA 39°15'N, 76°30'W). A *C. sicula* fajra vonatkozó eredményeink a BES talajfauna adatain alapulnak. A szárazföldi ászkarákokat a *C. convexus* és *T. rathkii* esetében itt is talajcsapdázással gyűjtöttük. A *C. sicula* fajra vonatkozó adatok 25x25 cm-es *kvadrátok*ok felvételezésén alapulnak 2000-ből és 2001-ből.

A talajcsapdák felvételi helyenkénti (mintázott habitat, mezohabitat) kéthetenkénti, vagy éves összesített adatai voltak az elemzés alapadatai (átlag±SE). A gyűjtési időszakok esetleges különbségeiből adódó hibalehetőséget a gyűjtési napokra standardizált értékekkel küszöböltük ki.

Háttérváltozókként az élőhely feltok abiotikus, biotikus tényezőiként a talajfelszín fölötti (avarszint) relatív páratartalom (rH) és hőmérséklet (T), a talaj fizikai, kémiai tulajdonságai és növénycönológiai adatok szerepeltek. A BES talajnedvesség és talajhőmérséklet adatai a projekt adatbázisából származnak (részletek: Hornung *et al.*, 2015).

A *szaporodási stratégiák* azonosításához az abundáns fajok ivarok szerint elkülönített egyedeit használtuk.

A feldolgozás során a nőstényeket nem gravid, gravid és –üres marsupiumuk alapján– posztgravid kategóriákba soroltuk. Az értékelésnél elemeztük az ivararány, a testméret (korcsoport) egyedek fejszélessége alapján, a reprodukciós események száma, a gravid nőstények kritikus mérete, a potenciális utódszám – nőstény testméret összefüggés időbeni változásait.

A trendeket (pl. a nemek felszíni aktivitása; a szaporodás időzítése; nőstényméret-utódszám összefüggése) inter-, intraspecifikus relációkban, habitat, és –ahol mód volt rá– mezohabitat szinten is összehasonlítottuk.

Statisztikai módszerekként a Spearman-féle rang korrelációs együtthatót használtunk a talajnedvesség és felszíni aktivitási denzitás korrelációjának megállapítására [STATISTICA 12 software (StatSoft Inc. 1984–2013)]. A hímek arányát az egyes csapdázási periódusokra az össz adult egyedszám arányában fejeztük ki. Tesztek: chi-négyzet teszt, majd kumulatív binomiális eloszlás a kis egyedszámú minták miatt (részletekért ld. Hornung *et al.*, 2015). Az egyes mutatók statisztikai feldolgozáshoz használt módszereinek részletei a publikációban (Oberfrank *et al.*, 2011).

Kérdéseink a domináns fajok abundancia viszonyainak, aktivitási denzitására, ivareloszlásának, reprodukciós időszakának, -intenzitásának és -eredményességének időbeni mintázataira vonatkoztak: van-e időbeni mintázat a fajok *felszíni aktivitásában*, *aktivitási denzitásában* és az

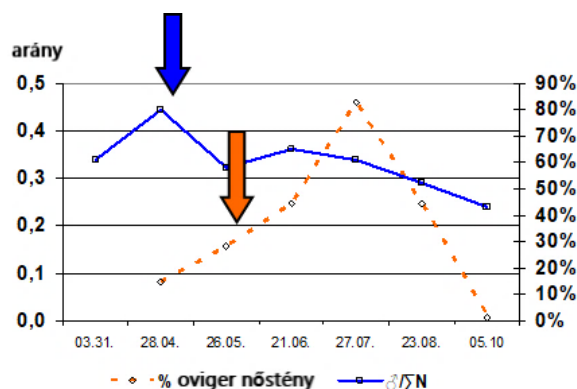
hogyan hozható összefüggésbe az abiotikus környezeti tényezőkkel? [Pl. talajjellemzők, hőmérséklet, ill. a nedvesség viszonyok (talajnedvesség, levegő relatív páratartalma) alakulásával]. Különbözik-e, és ha igen, miként egy-egy élőhelyen belül (szimpatrikus helyzet) a fajok megoszlása életmenet (itt reprodukció) stratégia szerint esettanulmányainkra alapozva?

Találunk-e időbeli különbséget az abundáns fajok különböző ivarú egyedeinek felszíni aktivitásában, azaz hogyan alakul a populációk aktivitási ivararánya ('secondary sex ratio')? Az ivararányról kapcsolatosan további részletes kérdéseink az egyes populációkban a felszín aktív hímek-nőstények arányára, annak időbeni mintázatára, felismerhető trendjére, és azok általánosíthatóságára vonatkoztak.

Továbbá, hogy mi jellemző az abundáns fajok szaporodási időszakára és annak sarokpontjaira? Különbözik-e habitat szinten az együtt élő fajok reprodukciós jellemzői, mint a reprodukciós periódus kezdete, hossza, csúcsa ('peak'), a szaporodó nőstények időbeni aránya ('pregnancy rate', 'fertility'), mérete, a nőstényenkénti utódszám (fekunditás)?

5.1. Szimpatrikus fajok összehasonlítása

Mérsékelt égövi klíma mellett általános trendként a hímek tavaszi, a szaporodási időszak



kezdetére eső, megnövekedett felszíni aktivitását vártuk, amit 4-5 héttel követ a gravid nőstények megjelenése, majd első szaporodási csúcsa, mint azt korábbi tapasztalataink is mutatták (5.2. ábra; Hornung 1991).

5.2. ábra: A *Trachelipus rathkii* (*Dorozsma-Nagyszék*) ivararányának változása és szaporodásának alakulása az időben.

5.1.1. Az aktivitási denzitás és az ivararányok időbeni alakulása

Két évben (2007, 2013) megismételt vizsgálat alapján a példaként kiválasztott élőhelyen (Solymár, Jegenyevölgy) három faj bizonyult dominánsnak, amelyek gyűjtési periódusonként (két hetente ürített talajcsapdák) nyert alapadatai elegendőek voltak populációdinamikai értékelésre, statisztikai elemzésekhez. Ezek az *Armadillidium vulgare*, *Porcellium collicola*, *Protracheoniscus politus*. A 2007 évben az éves összesített egyedszám 96.4%-át, 2013-ban 97.6%-át tették ki. A három szimpatrikus faj összehasonlításának alapja a nemek felszíni aktivitásának időbeni mintázata, a szaporodási időszak kezdete és hossza, a nőstények fertilitása és fekunditása. Az összehasonlítás során eltérő stratégiákat lehetett felismerni. Elsőként: a különböző ivarú egyedeik felszíni aktivitási mintázata időben eltérő dinamikát mutat. Az 5.2. táblázat tartalmazza a χ^2 próbák eredményeit, amelyekkel a populációk ivari megoszlásának a feltételezett 1:1 aránytól való eltérését vizsgáltuk a szaporodási időszakban, illetve azon kívül is (a reprodukciós periódus előtt és után). Az elemzésben szereplő fajok közül a *P. politus* esetében a szaporodási időszak előtt a hímek részaránya 96%-ra volt tehető. A reprodukciós periódus alatt azonban megfordult a nemek aránya, ekkor a nőstények részesedése volt 80%. Az ivararány csak a reprodukciós periódus utáni időszakban vált kiegyenlítetté (1:1). Az *A. vulgare* populációjában a nemek aránya a szaporodási időszakban, illetve azon kívül sem mutatott szignifikáns eltérést a feltételezett 50-50%-tól, tehát kiegyenlített volt a nemek szerinti aktivitási denzitás. Az *A. vulgare* hím egyedei közel azonos arányban voltak jelen az egész aktivitási periódusban. A százalékos előfordulás gyakoriságuk szélső

(min.-max.) értékei 27,27% és 78,57%, átlagosan 46,67%. A *P. collicola* faj esetében a szaporodási periódus előtt a hímek és a nőtények 1:1 arányban voltak jelen a csapdaanyagban. A reprodukív időszakban, illetve a szaporodási időszak után a nőtények részaránya magasabb volt, mint a hímeké (78% és 76%). A *P. collicola* hím egyedei egy harmadik aktivitási típust mutatnak: az aktivitási időszak első harmadában (áprilistól) a hímek aránya 50% körüli (min-max 38,3 – 59,1%). A szezon közepétől lecsökken, és átlagosan 20% körüli (min. 6,6%). Az időszak utolsó harmadában újra enyhén emelkedik, hasonlóan a *P. politus* hímekhez, egy második csúcsot mutat (25,8%; min-max: 19,1 – 30,1%).

5.2. táblázat: Az ivararányok megoszlása a három abundáns fajnál
ns – nem szignifikáns; szignifikancia szint: * – $p < 0,05$; ♂ – hím egyedek; ♀ – nőtény egyedek

Fajok	Szaporodási időszak előtt		Szaporodási időszak alatt		Szaporodási időszak után	
	χ^2	szignifikancia	χ^2	szignifikancia	χ^2	szignifikancia
<i>Protracheoniscus politus</i>	246,96	* (♂ > ♀)	347,42	* (♀ > ♂)	0,06	ns
<i>Armadillidium vulgare</i>	2,77	ns	1,30	ns	4,48	ns
<i>Porcellium collicola</i>	0,29	ns	64,51	* (♀ > ♂)	19,05	* (♀ > ♂)

Az ivararány időbeni dinamikáját követve a vizsgált fajokat típusokba lehetett sorolni.

- 1 típus: stabil arány (~1:1) (pl. *A. vulgare*; ld. 5.5. ábra)
- [2* típus: hímek korai aktivitása és állandó jelenléte (pl. *Trachelipus rathkii*; ld. 5.2. ábra)]
- 3 típus: 3a – hímek korai szuperdominanciája (*P. politus*); 3b - korai hím jelenlét és aktivitás (pl. *P. collicola*) (ld. 5.5. ábra).

Ezek biológiai magyarázata lehet, hogy

- az 1. típus (közel állandó és 1:1 arányú) ivararány feltételezhetően a hosszabb élettartamú, több éves fajokra jellemző, ahol a hímeknek megéri folytonosan jelen lenni, mivel a nőtények között folyamatosan vannak olyan egyedek, amik éppen elérik a szaporodáshoz szükséges kritikus méretet és megtermékenyítésre alkalmasak, illetve többször szaporodnak egy szezonban (multivoltin iteropár).
- a nemek reprodukció irányította eltérő felszíni aktivitása (2 & 3 típus): Először a hímek mozgási aktivitása a nagyobb a nőtények keresésének következtében, majd később a gravid nőtények aktivitása nő meg a megfelelő menedékhely keresése miatt;

*Bár a *T. rathkii* adatai egy másik esettanulmányból származnak (ld. 5.2. ábra), érdemesnek tartottam itt megemlíteni, hogy együtt legyenek láthatók, összehasonlíthatók az eddig felismert típusok. Ez esetben ennél részletesebb összehasonlításra nem volt módunk az eltérő helyszín, gyűjtési idő és frekvencia, valamint a mintavételi elrendezés miatt. Meggyőződésem, hogy az eltérő típusok mögött valós biológiai folyamatok, különböző reprodukív stratégiák állnak.

5.3. táblázat: Szümpatrikus fajok vizsgált populációinak fő jellemzői

	<i>A. vulgare</i>	<i>P. politus</i>	<i>P. collicola</i>
Ivararány	stabil (~50%)	időben változó (100-10%)	időben változó (50-10%)
típus	1	3.a	3.b
éves átlagos ivararány	0,49 (SD±9,2)	0,22 (SD±0,24)	0,27 (SD±0,24)
reproduktív időszak	rövid (júni-aug)	hosszú (május – szept)	hosszú (ápr – okt)
reproduktív csúcs	késői (június-július)	korai május vége – június eleje; július vége – augusztus eleje	elnyújtott (ápr-június; aug)
fekunditási arány	alacsony	magas	magas
utódszám	>100 (300)	17-32	12-20
ökomorfológiai típus	gömbölyödő	futó	tapadó
testméret	max. 18 mm	♂♂: 5 – 9 mm; ♀♀: 6 – 10 mm	3-8 mm

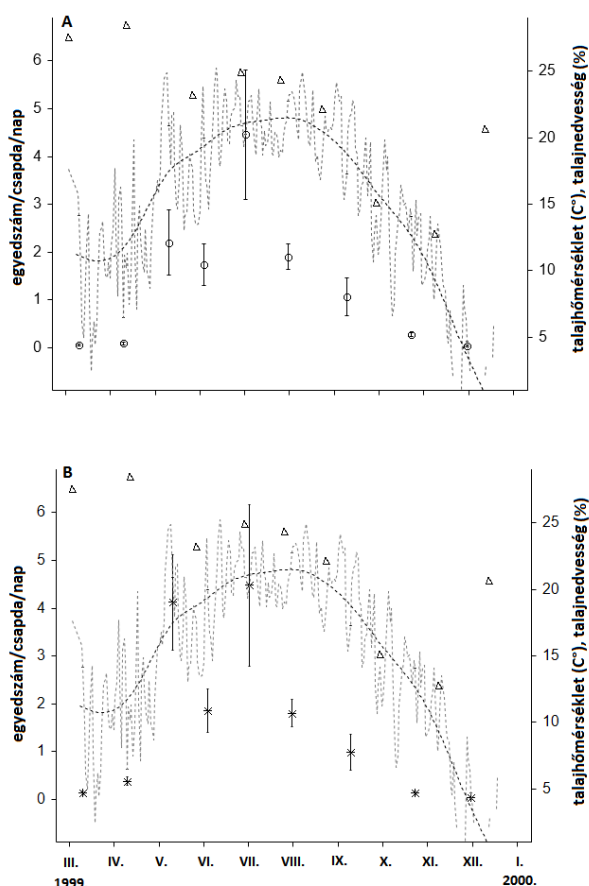
Másik példánkban két, nagy abundanciájú, szimpatrikusan élő fajon (*T. rathkii* és *C. convexus*) populációdinamikai elemzést végeztünk (BES, Leakin Park, 90 éves városi erdő élőhely; 39°15'N, 76°30'W) a 2000. évi folyamatosan működő, havonta ürített csapdák adatai alapján. Elemeztük a fajok felszíni aktivitását és annak egyes abiotikus háttértényezőkkel való kapcsolatát (talajhőmérséklet, csapadék), valamint az egyedek koreloszlása, az ivararány és a reprodukciós mutatók időbeni változását.

Mindkét faj aktivitási denzitása tükrözte a számukra legerősebb abiotikus stressz faktorok, a talajnedvesség és a talaj hőmérsékletének változását. Kora tavasszal a fő befolyásoló ökológiai tényező a talaj hőmérséklete ($r = 0.75$, ill. $r = 0.87$, *T. rathkii*, ill. *C. convexus*), míg később, az emelkedő hőmérsékleti értékek mellett a csökkenő talajnedvesség tartalom (5.3. ábra), azaz a szárazodás volt. A kettő együtt alakította a populációk dinamikáját. Az aktivitás a talajnedvességgel korrelált szignifikánsan (*T. rathkii*: Spearman $R = 0.32$, $p < 0.05$, *C. convexus*: $R = 0.35$, $p < 0.05$).

A hímek aránya némileg változott időben, a *T. rathkii* esetében a legmagasabb, ill. legalacsonyabb arány 0.57 ill. 0.26 volt, míg *C. convexus*-ra 0.61 és 0.27. A nőstények aktivitási denzitása két hónapot kivéve (április, május) meghaladta a hímekét. A *C. convexus* esetében hét alkalommal volt szignifikáns különbség a nemek aktivitása között és a hímek száma csak augusztus és október hónapokban haladta meg a nőstényekét. Éves átlagos hím arány: *C. convexus* 0.43; *T. rathkii* 0.49. A hímek és nőstények száma közel párhuzamosan alakult az időben (5.4. ábra). Stratégiájuk az előzően besorolt esetek közül az *A. vulgare* fajéhoz áll közel (1-es típus).

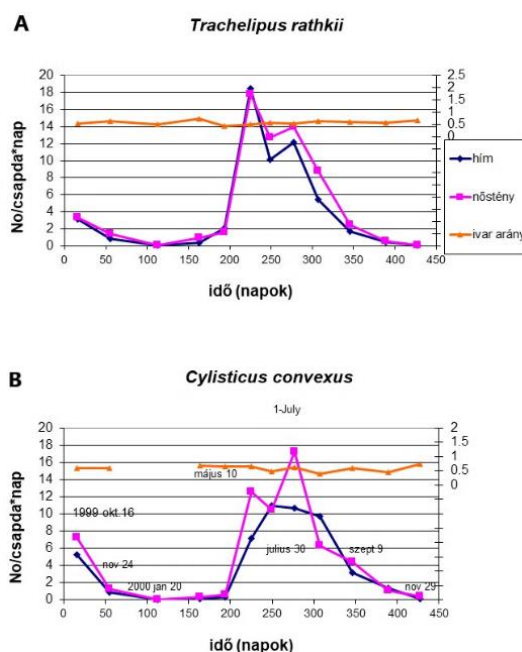
5.4. táblázat: A vizsgált *Trachelipus rathkii* és *Cylisticus convexus* populációk fő jellemzői

	<i>T. rathkii</i>	<i>C. convexus</i>
Ivararány	stabil (~50%)	stabil (~50%)
Stratégia típus	1	1
éves átlagos ivararány	0.49 (max 0.57 - min 0.26)	0.43 (max 0.61 - min 0.27)
reproduktív időszak	hosszú (április - július)	hosszú (április – október)
reproduktív csúcs	késői (május vége-július)	korai május vége – június eleje; július vége – augusztus eleje
fekunditási arány	alacsony	magas
utódszám	>100 (300)	17-32
ökomorfológiai típus	tapadó	gömbölyödő
testméret	15-18 mm	8-15 mm



5.4. ábra: A *Trachelipus rathkii* (A) és *Cylisticus convexus* (B) hímek, nőstények aktivitási denzitása, illetve az ivararány alakulása a gyűjtési időszak alatt (Leakin Park, 1999-2000; BES LTER)

5.3. ábra: A *Cylisticus convexus* (A) és a *Trachelipus rathkii* (B) aktivitási denzitásának változása időben, a talajhőmérséklet és talajnedvesség függvényében (Baltimore, Leakin Park, városi erdő). Jelmagyarázat: O – *C. convexus*, ill. x – *T. rathkii* napi csapdázott egyedszáma $\pm$ SE; pöttyözött vonal – napi átlagos talaj hőmérséklet 10 cm mélységben; szaggatott vonal – simított talajhőmérséklet; Δ – talaj nedvesség tartalom (térfogat %).

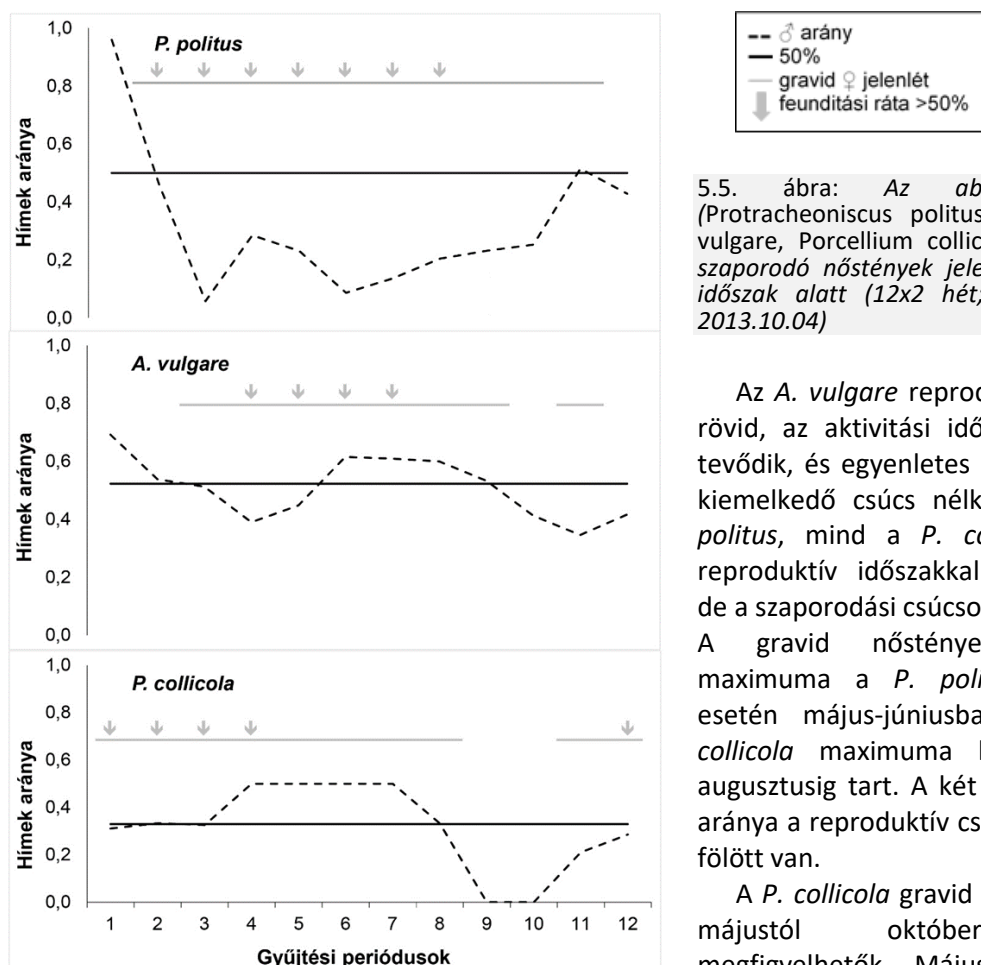


5.1.2. Reprodukív jellemzők

Az ivararányhoz hasonlóan a nőstények szaporodási mintázata is különböző a három részletesen elemzett szümpatrikus fajnál (Solymár). Eltértek a szaporodás időzítésében, a szaporodási időszak hosszában és a gravid nőstények arányának változásában (5.5. ábra).

Eltérően a *P. politus* fajtól, az *A. vulgare* és a *P. collicola* fajnál a szaporodási időszak előtt a nemek aránya kiegyenlített volt. Ennek hátterében a már említett bi-, multivoltin szaporodás állhat, ill. az, hogy a párosodásra alkalmas méretű nőstények időben eltoltan vagy folyamatosan jelennek meg, ami miatt érdemes a hímeknek jelen lenni (Warburg & Cohen, 1991).

Mindhárom fajnál a nőstények aktivitása később lesz magasabb, amikor az embriók fejlődéséhez legmegfelelőbb mikroélőhelyeket kell megkeresniük (Dangerfield & Hassall 1994). A *P. politus* fajnál megfigyelt drasztikus hímarány csökkenés azzal magyarázható, hogy a faj egy évben csak egyszer szaporodik (ún. univoltin típus), így a hím ivarú egyedeknek az első megtermékenyítés után már 'nincs szerepük'. Ezt a megfigyelést alátámasztja Tomescu (1972) vizsgálata is. Figyelemre méltó Paoletti és Cantarino (2002) következtetése, miszerint a *T. rathkii* populációkban növekvő zavarás hatására (pl. mezőgazdasági művelés) az ivararány a nőstények felé eltolódik.



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)

Az *A. vulgare* reprodukzív időszaka rövid, az aktivitási időszak közepére tevődik, és egyenletes szinten marad, kiemelkedő csúcs nélkül. Mind a *P. politus*, mind a *P. collicola* hosszú reprodukzív időszakokkal jellemezhető, de a szaporodási csúcsok különbözőek. A gravid nőstények arányának maximuma a *P. politus* populáció esetén május-júniusban, míg a *P. collicola* maximuma késő júniustól augusztusig tart. A két faj fekunditási aránya a reprodukzív csúcs idején 80% fölött van.

A *P. collicola* gravid nőstényei kora májustól októberig voltak megfigyelhetők. Májusban és kora

júniusban fokozatosan nő a fekunditási arány, amikor csúcstól ér el és kora augusztusig így marad. A reprodukzív csúcs időszakában a gravidok aránya 83% és 100% között volt (12 időpont közül csak két alkalommal süllyedt 90% alá. Augusztus második felében a gravid nőstények aránya fokozatosan csökken, de még mindig magas szinten marad. Augusztus után a nőstények száma elenyésző. A faj maga igen sikeres, habitat generalista, széles ökológiai toleranciával. Magyarországon a második leggyakoribb faj az *A. vulgare* után (F2 táblázat).

A *P. politus* populáció szaporodási periódusa időben elhúzódó, ún. univoltin típusú, ami magas gravid nőstény aránnyal jellemezhető (5.5. ábra: szürke vonal nyilakkal). 2007: A *P. politus* gravid nőstényei májustól augusztusig voltak jelen. A reprodukció elején gyorsan magas értékre nő a szaporodó nőstények aránya. A szaporodási csúcs május vége-július eleje között van. Gyakran az összes csapdázott nőstény gravid volt. A szaporodási időszak második felében a fekunditási arány fokozatosan 0%-ra csökken.

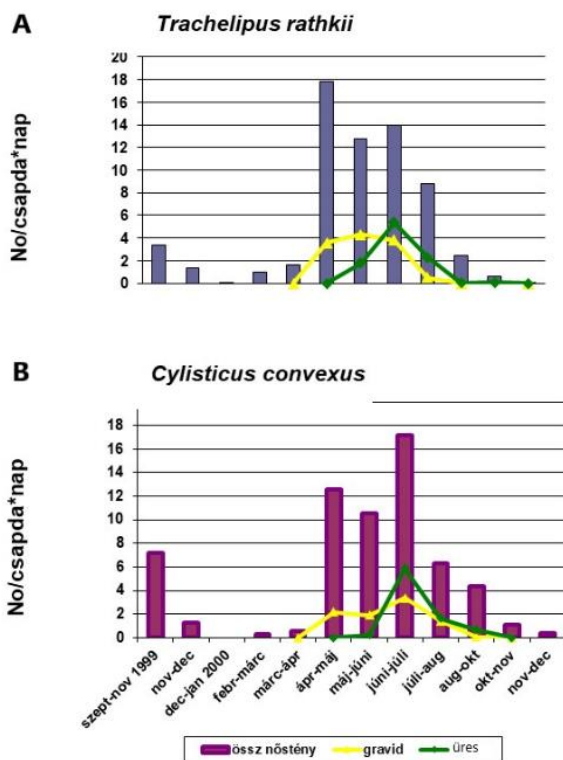
Az *A. vulgare* szaporodása a másik két fajhoz képest később, május végén, kora júniusban kezdődik, és a fekunditási arány átlagosan nagyjából állandó értéken van, 30% körül (maximum 75%, minimum 10%). Szeptemberre, a reprodukzív időszak végére a fekunditási arány minimumra csökken, és októberben már nem találtunk gravid nőstényt (5.5. ábra).

A fajok közül a *P. collicola* reprodukciós periódusának kezdete tehető legkorábbra, amely időszak viszonylag magas fekunditási rátával jellemezhető még az utolsó vizsgált időperiódusban is (>50%) (5.5. ábra).

Eredményeinkből arra következtetünk, hogy az *abundans* fajok esetében a reprodukciós periódusban tapasztalt különbségek (szaporodási időszak kezdete, hossza, gravid nőstények aránya, manca kibocsátás ideje) is hozzájárulhatnak együttélésük sikerességéhez, az esetleges kompetíciós helyzetek elkerüléséhez.

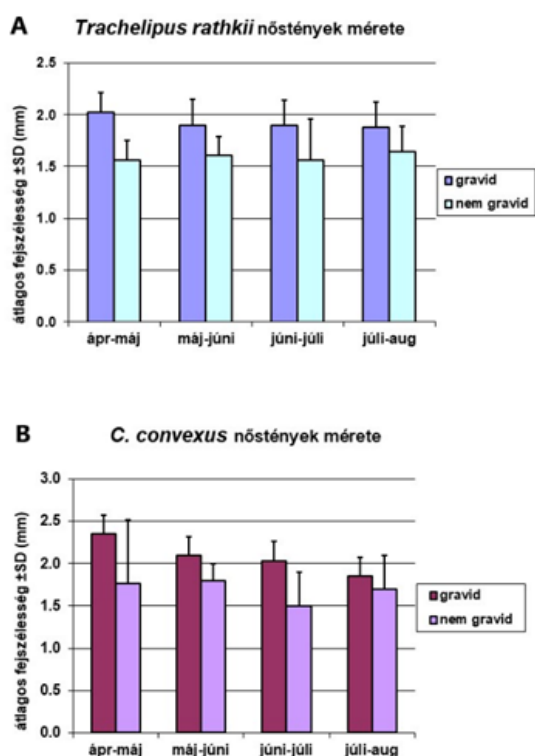
Az élőhelyen belül egy faj alkalmas volt az előző mintázatok mezohabitat szintű, *intraspecifikusan hasonlóságot/különbözőséget* célzó vizsgálatára: a *P. politus* került elő mindhárom mezohabitatból értékelésre alkalmas számban. Ezt a 5.2. fejezetben (Fajon belüli mintázatok) tovább részletezem.

A másik példa a habitaton belüli különbségekre a BES adatokból származik. A *T. rathkii* időben



viszonylag későn kezdett szaporodni (április vége, május eleje, amikor a nőstények 20%-a volt gravid, tojásokkal. Arányuk júniusban érte el a legmagasabb értéket 57%-al, majd enyhén csökkent (47%) augusztus közepére. Gravid *C. convexus* nőstények időben később, június-júliusban jelentek meg a csapdákból, de akkor már mind tojásos, mind üres költőtáskájú egyedek jelen voltak. Míg szeptemberben csak egy-egy gravid *T. rathkii* egyedet gyűjtöttünk, addig a *C. convexus* nőstények 16%-a még gravid, vagy poszt-reproduktív fázisban volt. A szaporodó nőstények időbeni megjelenéséből következtethető, hogy a *C. convexus* reproduktív periódusa hosszabb, mint a másik fajé, gravid nőstények még októberben is jelen voltak (5.6. ábra).

5.6. ábra. A *Trachelipus rathkii* (A) és a *Cylisticus convexus* (B) populáció időbeni felszíni aktivitása a gravid és szaporodás utáni (üres marsupium), már szaporodott nőstények jelenlétével, mennyiségével.



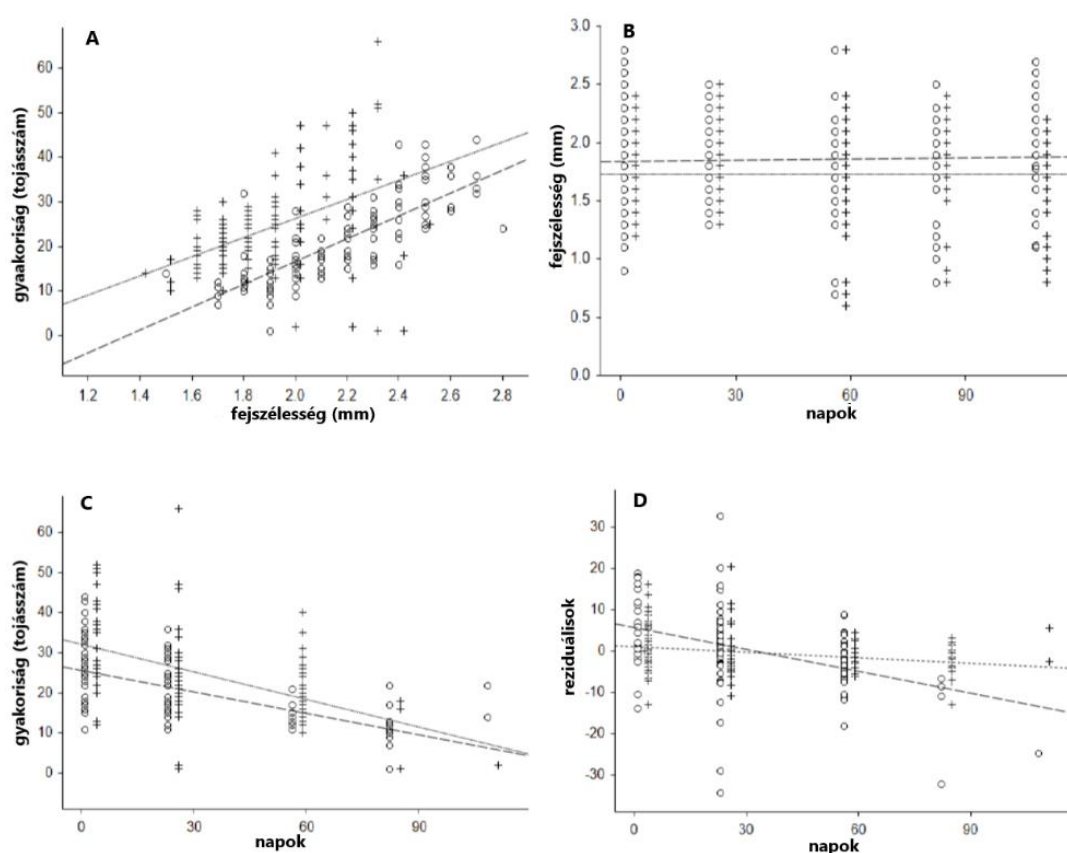
A szaporodó nőstények mérete szignifikánsan meghaladta a nem szaporodókét mindkét faj esetében, a teljes időszakban (5.7. ábra). Ez a mintázat magyarázható úgy, hogy 1) a nagyobb/attraktívabb nőstények kezdenek előbb szaporodni (szexuális szelekció), és/vagy 2) a nagyobb méretű nőstények fekunditása nagyobb a reprodukció kezdetekor (ökológiai szelekció).

5.7. ábra. A szaporodó és nem szaporodó nőstények mérete az egyes periódusokban. (A: *Trachelipus rathkii*; B: *Cylisticus convexus*)

Példáinkon is igazolódott az ismert törvényszerűség, hogy az utódszám a testmérettől függ, és ez az összefüggés időben konzekvensen fennáll (5.8.A,B). De az új felismerés, hogy kimutattuk, a fekunditás időben csökken (5.8.C), a nőstény testméretétől függetlenül is (5.8.D) ahogy az

élőhely abiotikus tényezői változnak, az szárazodik, a körülmények nagyobb stresszt jelentenek a szaporodásbaallokált energia csökkenésével. Ez megvalósulhat a kevesebb oocya/tojás előállításán, vagy dinamikusabban, az ooszorpció jelenségén keresztül (Hornung & Warburg, 1994).

Európai populációkkal összehasonlítva fontos különbségek mutathatók ki a fajok életmenet stratégiájában, pl. a szaporodás időzítésében, testméretben, utódszámban (Gruner, 1966). Mindezek az eredmények információkat adnak a behurcolt fajok sikeres adaptációjának nyitjára, megtelepedésének hátterére. Ugyanezen fajok európai populációinak ismert adataihoz képest néhány fontos különbség mutatkozott: a *T. rathkii* szaporodási időszaka Európában, pl. Németországban június – szeptember; Szlovákiában március – július, míg Maryland-ban (USA) áprilistól októberig tart. A *C. convexus* esetében Európában nem találtak hasonlóan magas abundanciát. A faj itt (pl. Magyarországon) leginkább szinantrop, megtelepedett fajnak számít. Szaporodása Marylandben április – október között zajlik. A fajonkénti példák alapján eredményeink arra utalnak, hogy a faj életmenetében nagy a változatosság.



5.8. 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.

Már korábbi vizsgálatok is foglalkoztak az ivararány szezonális változásával (Warburg & Cohen 1991, Warburg *et al.* 1993, Farkas 1998, Paoletti & Cantarino 2002, Hornung *et al.* 2009b, 2010). A teresztis aszkarák ivararányáról publikált adatok nem mutatnak egységes képet, néhány, elsősorban szemelpár faj esetében. Eredményeink is igazolták, hogy a vizsgált fajok időben különböző aktivitási mintázatot mutatnak, akár nemenként is. Reprodukív stratégiájuk szerint iteropár, uni-, bi-, vagy multivoltine típusúak, azaz –populációs szinten– egyszer, kétszer, vagy esetleg többször szaporodnak egy éven belül.

Legfőbb megállapítások, eredmények, következtetések

- Interspecifikus viszonylatban a nemek felszíni aktivitása időben változik, a nőstények aránya összhangban van a szaporodás fázisaival, függően a faj uni-, bi- multivoltin szaporodási stratégiájától;
- Intraspecifikus eltérések voltak kimutathatók ugyanazon élőhelyen belül, mezohabitat szinten a szaporodás időzítésében, a szaporodási időszak hosszában és a gravid nőstények arányának változásában;
- A reprodukciós periódusban tapasztalt különbségek (szaporodási időszak kezdete, hossza, gravid nőstények aránya, manca kibocsátás ideje) hozzájárulhatnak a különböző faji minősítésű populációk együttéléséhez, az esetleges kompetíciós helyzetek elkerüléséhez.

A többszörös regressziós analízis eredménye igazolta, hogy a

- testméret szignifikánsan korrelál a fekunditással;
- a szaporodó nőstények mérete mindig meghaladja a nem szaporodókét;
- a reprodukciós időszak előrehaladtával a nőstény méretétől függetlenül csökken a reprodukciós potenciál;
- a szimpatrikus helyzetű *Trachelipus rathkii* és *Cylisticus convexus* fajok mutatóit összehasonlítva az derült ki, hogy a *C. convexus* nőstények a reprodukciós időszak elején többetallokálnak reprodukciójuk sikerességére.

5.2. Fajon belüli mintázatok

Miután egyes fajok esetében mód volt a habitaton belüli, a mikroklimatikusan eltérő mezohabitat szintű összehasonlításra, tisztázhattuk, van-e eltérés a vizsgált paraméterekben egy fajon belül szubpopulációi között? Azaz kimutatható-e a környezeti stressz és a reprodukciós mutatók között összefüggés? (Nőstényméret, utódszám, repr. időszak időzítése, tartama....)Egyes fajok finom időbeni skálájú, populációs szintű vizsgálatának (*P. politus*, *A. vulgare*, *C. sicula*, *M. graniger*) adatai lehetőséget nyújtottak további, részletes intraspecifikus elemzésekre, amelyek eredményeként megállapítható volt az egyedek nemek szerinti méreteloszlása, nyomon követhető volt a populáció egyedeinek méretbeni eloszlásváltozása; a gravid nőstények aránya (fertilitás), a maturitás kora/mérete (méret az első reprodukciókor); a reprodukciónkénti utódok száma (fekunditás); reprodukciós kimenet időbeni alakulása. Mindez lehetővé tette az egyes fajok jellemzését, összehasonlítását életmenet jellegeik alapján.

5.2.1. *Protracheoniscus politus* (C. Koch, 1841)

Közép- és Kelet-Európában, Németország keleti részétől Romániáig fordul elő. A hegy-, dombvidéki lombos erdőkben elterjedt, tipikus erdőlakó, ún. sylvicol faj (Tomescu, 1972; Vilisics & Hornung, 2010b). Magyarország természetközeli lomberdőiben, főként a tölgyesekben konstans, de nem túl abundáns. A felszínaktív, gyors mozgású, ún. 'futó' ('runner') ökomorfológiai típusba tartozik.

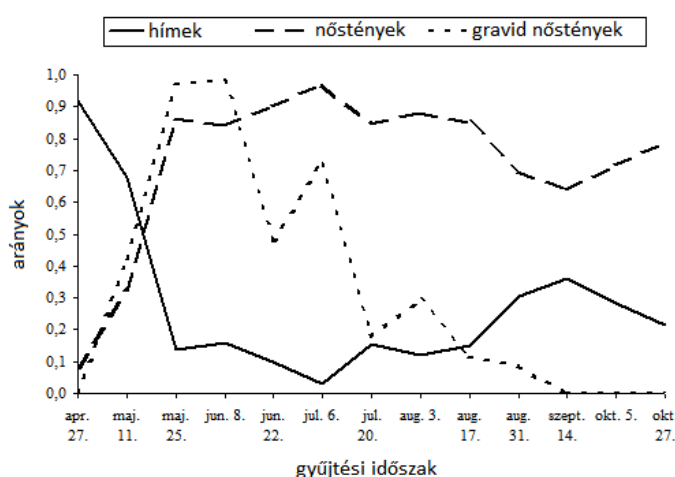
A faj a solymári élőhely mindhárom 2007-ben mintázott mezohabitatjában előfordult, bár abundancia rangja különbözött: a legnagyobb aktivitási denzitással eu-domináns volt a hegytetőn, a legmelegebb, legszárazabb mikroklimatikus viszonyok mellett. A patak mentén, a legnedvesebb élőhelyen a harmadik volt a dominancia sorrendben.

5.2.1.1. A populáció időbeni dinamikája

Az egyes időintervallumokhoz tartozó gyűjtési adatok nemek szerinti megoszlása tükrözi azok felszíni aktivitását (5.9. ábra). Ezt (a hímek arányán bemutatva) elemezve kitűnik, hogy a hímek relatív aránya a gyűjtési időszak kezdetén (április, május eleje) kiugróan magas, amit a nőstények arányának tartós dominanciája követ. Ezen belül a gravid nőstények (oviger vagy üres marsupiumú) május második felétől július elejéig mutatnak kiugróan magas arányt.

A hímek –felszíni aktivitásukat tükröző– aránya időben változó, a kezdeti 95%-ról erősen lecsökken (3-4% alá), ami összefüggést mutat a populáció reprodukciós fenológiájával. A hímek aktivitási maximuma áprilisban, minimuma júliusban figyelhető meg (5.9. ábra).

A május és augusztus közötti időszakban az ivararányról elmondható, hogy kisebb változások mellett az aktív nőstények aránya 80% körüli. Augusztus után nemcsak az aktív hímek aránya nő meg, hanem mindkét ivar egyedszáma is. Az egyedszám növekedés betudható annak, hogy a korábban született és mostanra kifejlődő juvenilek kerülnek a csapdába. Azonban ez csak feltevés, mivel a hímek testméretéről nincsenek adataink.

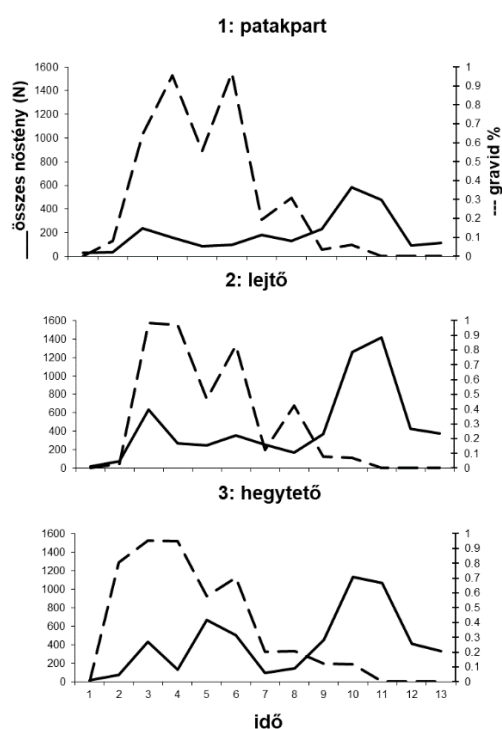


5.9. ábra: *Protracheoniscus politus* hímek, nőstények, és gravidok eloszlása a gyűjtési időszak alatt

Az éves összesített adatok alapján a populáció ivararánya (hímekre számolva) kb. 0,27 ($SD \pm 0,24$), ami nagyon egyező a Tomescu és munkatársai (2008) által közölt értékkel: ugyanezen módszerrel és hasonló gyűjtési periódus alatt azt 25% körülnek találták.

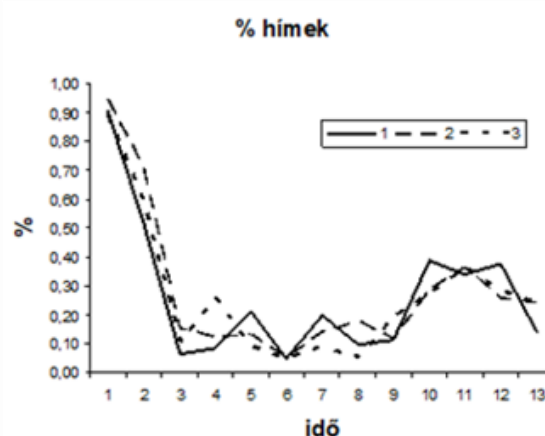
A populáció karakterisztikái, az időbeni változások trendjei a mezohabitatokban nem különböztek. A szaporodási időszak ugyanarra az időszakra esett, mint ahogy az első gravid nőstények megjelenése (kora május), és az utolsó gravidok csapdázásának ideje (augusztus vége) sem különbözött (5.10. ábra). A hímek aktivitási denzitási görbéjének lefutása is megegyezett (5.11. ábra). De jelentős fenotípusos különbségeket találtunk a szaporodási csúcs idejében: a hegytetőn közel egy hónappal előbb volt megfigyelhető a szaporodásban résztvevő nőstények maximális gyakorisági frekvenciája (6.10. ábra). Mindhárom szubpopuláció három, időben csökkenő maximumot mutat. Az első az oviger, tojást hordozó nőstényekkel azonosítható, míg később a posztmarsupialis (üres költőtáskájú) egyedek vannak jelen.

Tomescu (1972) a faj egy populációjának reprodukciós stratégiáját vizsgálta. Megállapította, hogy a nőstények június eleje és július vége között termékenyek, de ezt az intervallumot az adott hőmérséklet rövidítheti, vagy meghosszabbíthatja. A nőstények két éves korukban szaporodnak először. Miután a lárvák elhagyják a marsupiumot, a nőstények nagy része elpusztul. Csak 23%-uk él 3 évig, amikor újra szaporodnak. Megfigyelte, hogy néhány egyed a harmadik éve során kétszer is szaporodik. Ám a második reprodukciós periódusban született juvenilek csak nagyon kis százaléka éli túl az augusztusi száraz, meleg időjárást. A lárvák marsupiumon belüli fejlődése 45-55 napig tart. A posztembrionális egyedfejlődése 15-16 hónapot vesz igénybe, melynek során többször vedlenek. A vedlések során fokozatosan megjelennek rajtuk a felnőtt egyedekre jellemző külső faji bélyegek és kialakulnak a másodlagos nemi jellegek. Körülbelül 22 hónapos korukban, április-májusban a hímek megtermékenyítik a nőstényeket. A hímek 2 hónappal később életük során utoljára vedlenek, mely után nagy részük elpusztul. Azok az egyedek, amelyek túlélnek, a tél során



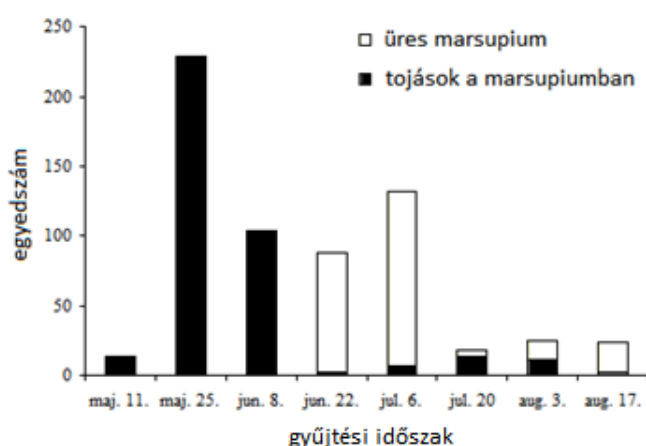
5.10. ábra: A *Protracheoniscus politus* nőstények egyedszám (N) változásának időbeni mintázata (folytonos vonal) és a fekunditási ráta (szaggatott vonal) a három mezohabitatban (gyűjtési időszak: 2007 április 27. – október 27., kéthetes intervallumokban).

5.11. ábra. *Protracheoniscus politus* hímek %-os aránya a három mezo-habitatban (1-patakpart; 2-lejtő; 3-hegytető).



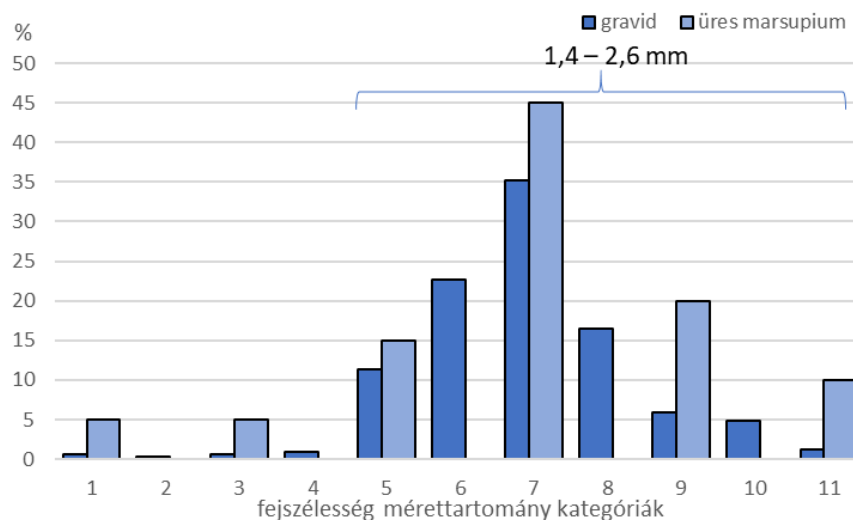
pusztulnak el. A populációban három éves hímeket nem lehetett találni, így valószínű, hogy a hímek életük során csak egy periódusban szaporodnak. Az, hogy a nőstények életében általában egy reprodukció van, de egy kisebb hányaduk megéli a harmadik évet, és újból szaporodik, alátámasztja a 'fakultatív iteroparitás' megkülönböztetését, a fogalom használatát.

Szaporodási állapotban lévő nőstények májustól augusztus legvégéig jelen voltak (május közepe és június közepe között a nőstények több mint 70%-a gravid volt). A szaporodó nőstények aránya időben 3 csúcsot mutat, ahol minden csúcs az előzőnél alacsonyabb. A második és harmadik csúcs azonban csak látszólagos: a gravid egyedek boncolása során kiderült, hogy ekkor olyan egyedek estek a talajcsapdába, amelyek költőtáskája már üres volt, tehát az utódok (manca) már korábban megszülettek (5.12. ábra).



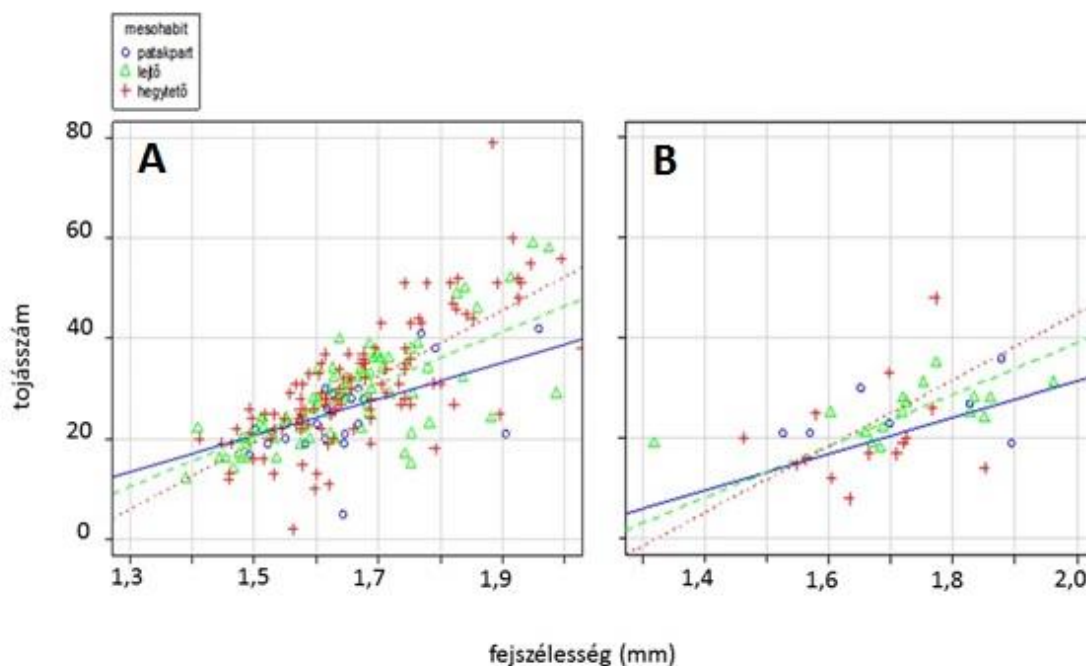
5.12. ábra: A szaporodó (tojás a marsupiumban) és a már szaporodott (üres marsupium) *Protracheoniscus politus* nőstények számának időbeni alakulása.

Az átlagos fejsszélesség, mint a nőstény méretének mutatója, 1.54 (± 0.23) mm. A faj szaporodó nőstényei legtöbbjének fejsszélessége 1.4-2,6 mm között változott, mezohabitattól és időszaktól függően (5.13. ábra).



5.13. ábra: Szaporodó nőstények fejszélességének százalékos eloszlása a kedvező időszakban tojásos marsupium esetén (sötétkék) és üres marsupium esetén (világoskék).

A nőstényenkénti átlagos tojásszám 30 körüli. A fekunditás, azaz tojások száma május-június folyamán emelkedett a szaporodási csúcson belül, és a hegytetőn volt a legmagasabb: 17 (± 7.24), 31 (± 12.6) és 32 (± 8.76). A legkisebb méretű szaporodó nőstények, a legalacsonyabb tojásszámmal a hűvösebb patak part mentén fordultak elő (5.14. ábra). A statisztikai elemzések során kapott eredmények alapján a kedvező szaporodási időszakban (május közepétől június első feléig) átlagosan 7,54-gyel több tojása volt a nőstényeknek, mint a kedvezőtlen időszakban szaporodóknak. ($p < 0,0001$, standard hiba = 1,36, 95%-os konfidencia intervallum: 7,54+1,96*1,36).



5.14. ábra A *Protracheoniscus politus* fejszélesség (mm) és a tojásszám (db/nőstény) regressziós összefüggése mezohabitatonkénti eloszlása [A: kedvező időszak; B: kedvezőtlen időszak]; jelmagyarázat: + hegytető; o patakpart; Δ lejtő

A mezo-habitat szintű, azaz finom skálájú összehasonlítás lehetővé tette, hogy egy élőhelyen belül fenotípusos különbségeket mutassunk ki a faj reprodukív mutatóiban. Szaporodási időszaka – a vele szimpatrikusan együttélő más fajú ászka populációkkal összehasonlítva – meglehetősen hosszú, májustól szeptemberig tartott (5.3. táblázat, 5.5. ábra). A valós szaporodási csúcs a korai időszakokra tehető, és magas a fekunditási aránya.

Ha mezohabitat szinten megvizsgáljuk a gravid nőstényeket, a legkevesebb egyedet a patakparton csapdáztuk ($n = 9$). Ez a terület a patak által állandó zavarásnak van kitéve, így a szárazabb mikroklímát kedvelő fajnak nem a legkedvezőbb élőhely. A lejtőn összesen 242 gravid egyedet fogtunk. Az ideális élőhely a száraz hegytető, ahol valóban a legtöbb gravid egyed található ($n = 353$).

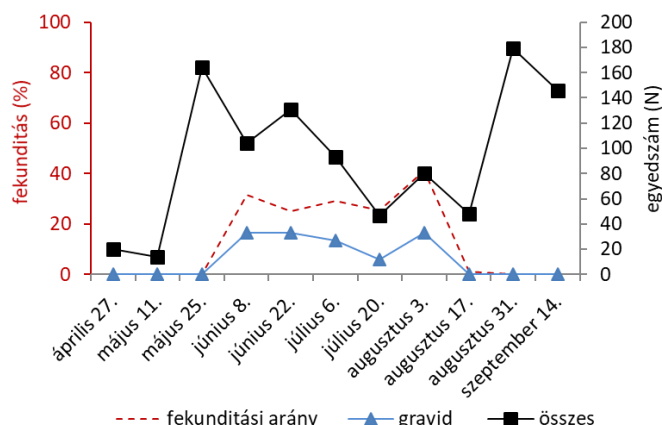
5.4. táblázat: A három mezohabitat szaporodási mutatói (*Protracheoniscus politus*)

mezohabitat	szaporodási csúcs	átl. tojásszám ($N \pm SD$)	átl. fejsszélesség ($mm \pm SD$)
patakmenti árterület	május vége-június	$24,61 \pm 7,8$	$1,65 \pm 0,17$
patakmenti lejtő	május vége-június	$27,43 \pm 10$	$1,65 \pm 0,13$
hegytető	kora május	$29,53 \pm 12,2$	$1,66 \pm 0,13$

5.2.2. *Armadillidium vulgare* Latreille, 1804

A populációdinamikai jellemzéshez szintén a talajcsapdák kéthetenkénti egyedszámát és annak ivaronkénti megoszlását, az egyedek testméretének ivaronkénti és gyűjtési időszakonkénti alakulását elemeztük. A mintavételi időszak elején nagyobb méretű, a reprodukív időszak után a kisebb fejsszélességű egyedek megjelenése jellemezte a mintákat. A teljes mintavételi időszak összesített adatai alapján a hímek és nőstények fejsszélessége között nincs különbség, a hímek fejsszélesség átlaga 2.62 mm, míg a nőstényeké 2.63 mm volt (Welch - próba, $p = 0.6$). Viszont a fejsszélességet az egyes egymást követő mintavételi időszakokban tesztelve a hímek fejsszélessége között szignifikáns különbség adódott (lineáris regresszió, $p < 0.05$, ANOVA: $p < 0.05$).

A fejsszélességet, mint testméret mutatót gyűjtési időszakonként összehasonlítva mind a hím, mind a nőstény ászkáknál méret csökkenést tapasztalunk az időben. A gyűjtési időszak elején április – májusban voltak aktívak a legnagyobb nőstények. Szignifikáns különbség volt az áprilisi és a többi időszak során a mintákba került nőstények fejsszélességében (lineáris regresszió, $p < 0.05$). A reprodukív időszak végén, augusztusban egy második fejsszélességi maximummal jellemezhető csúcs azonosítható, ami a szaporodásra alkalmas mérettartományba eső, nagyobb méretű egyedek jelenlétét igazolta, ami alapján a nagyméretű/többszörös egyedek újraszaporodását feltételezhetjük (iteropár, bivoltin típus). Hasonló, bimodális szaporodást igazolt Lawlor (1976) egy Texasban élő *A. vulgare* populáción: a fajnak évente két szaporodási időszaka volt, egy tavasszal és egy második késő nyáron, ahogyan az jellemző más mediterrán régiókban is (Mocquard *et al.*, 1980, 1998).



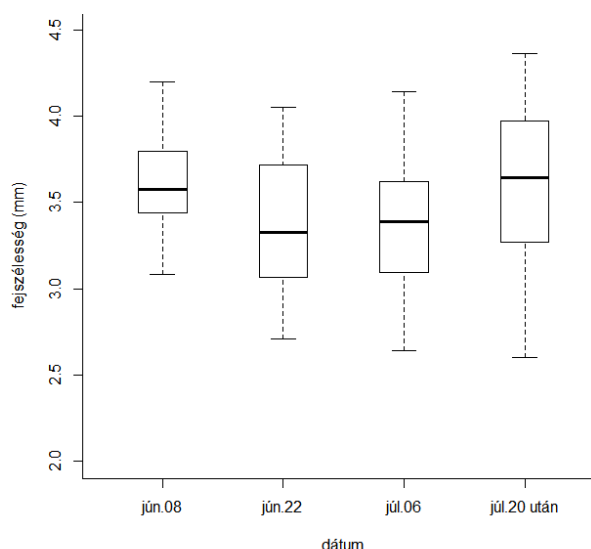
5.15. ábra: Az *Armadillidium vulgare* populáció különböző szaporodási stádiumú nőstényeinek aktivitási denzitása a gyűjtési időszak alatt.

A tojást inkubáló nőstények aktivitásának első csúcs időszaka május végétől július elejéig tartott, amit egy alacsony frekvenciájú második oviger nőstény hullám követett augusztus első két hetében, egy csökkenő tojásszám értékekkel jellemezhető köztes

inkubációs időszakot követően (5.15. ábra: kék háromszög). A gravid egyedek boncolása során világossá vált, hogy a második fekunditási csúcs során olyan nőstény egyedek is estek a talajcsapdába, melyek költőtáskája már nem tartalmazott tojásokat, tehát az utódok (manca) már kikeltek. Látható, hogy csak két csúcs rajzolódik ki az ábrán: az első a szaporodási időszak kezdetén figyelhető meg május végétől, és egy 1 hónapos idő intervallumot jelent, egészen június harmadik negyedéig, amely során a nőstények kis része (31 %-a) szaporodik. A második reprodukciós csúcs július vége, augusztus eleje időszakra tehető, amikor az összes csapdába kerülő nőstény 41 %-a volt szaporodó stádiumban (5.15. ábra: piros szaggatott vonal).

A gravid nőstények fejsszélességének időbeni alakulását tekintve júniusban és augusztusban kerültek a legnagyobb méretű nőstények a csapdába, míg a köztes időszakban, júliusban a kisebb méretű egyedekkel volt jellemezhető a populáció felszínaktív része (5.16. ábra).

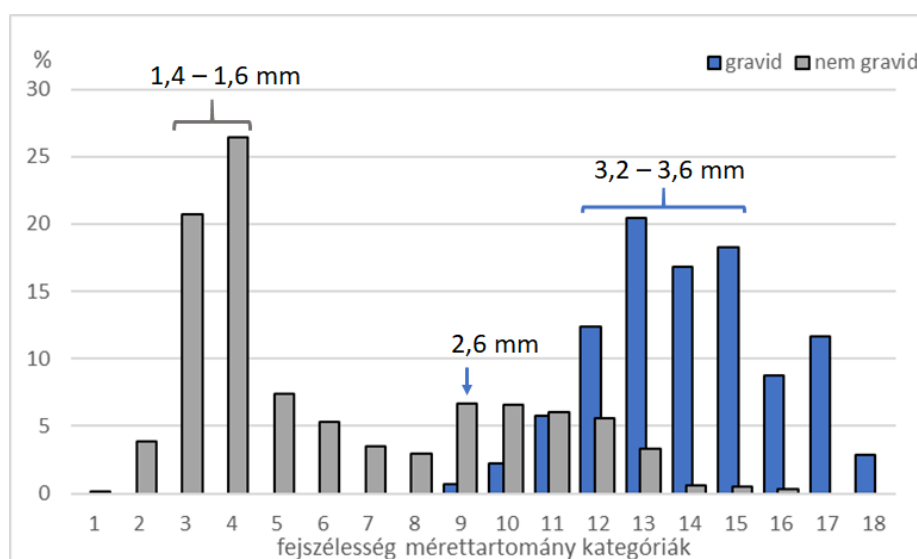
Különbség van a gravid nőstények fejsszélességében a szaporodási időszak egyes időintervallumai között is (5.16. ábra; ANOVA, $p < 0.05$). A június eleji két hetes időszak nőstényeinek fejsszélessége (3.64 ± 0.29 mm) szignifikánsan nagyobb volt a június végén (3.40 ± 0.38 mm), illetve a július elején (3.36 ± 0.36 mm) csapdázott nőstények fejsszélességénél (Tukey féle *post hoc* teszt, $p = 0.03$, ill. $p = 0.05$). Az augusztusban, július 20. után csapdázott gravid nőstények fejsszélessége (3.61 mm) nem különbözött szignifikánsan a június elején fogottaktól (Tukey *post hoc* teszt, fejsszélességbeli különbség 0.03 mm, $p = 0.98$). Az első csúcs időszak után szaporodó, júliusi nőstények fejsszélessége szignifikánsan kisebb volt a július 20. után csapdába került egyedekénél 0.24 mm -rel (Tukey féle *post hoc* teszt, $p = 0.04$), és a graviditási arány (fertilitás) is kisebb volt. Különbség van a gravid nőstények fejsszélességében a szaporodási időszak egyes időintervallumai között is (5.16. ábra; ANOVA, $p < 0.05$). A június eleji két hetes időszak nőstényeinek fejsszélessége (3.64 ± 0.29 mm) szignifikánsan nagyobb volt a június végén (3.40 ± 0.38 mm), illetve a július elején (3.36 ± 0.36 mm) csapdázott nőstények fejsszélességénél (Tukey féle *post hoc* teszt, $p = 0.03$, ill. $p = 0.05$). Az augusztusban, július 20. után csapdázott gravid nőstények fejsszélessége (3.61 mm) nem különbözött szignifikánsan a június elején fogottaktól (Tukey *post hoc* teszt, fejsszélességbeli különbség 0.03 mm, $p = 0.98$). Az első csúcsidőszak után szaporodó, júliusi nőstények fejsszélessége szignifikánsan kisebb volt a július 20. után csapdába került egyedekénél 0.24 mm -el (Tukey féle *post hoc* teszt, $p = 0.04$), és a graviditási arány (fertilitás) is kisebb volt.



5.16. ábra. Boxplotok a gravid nőstények fejsszélességének időbeni alakulására.

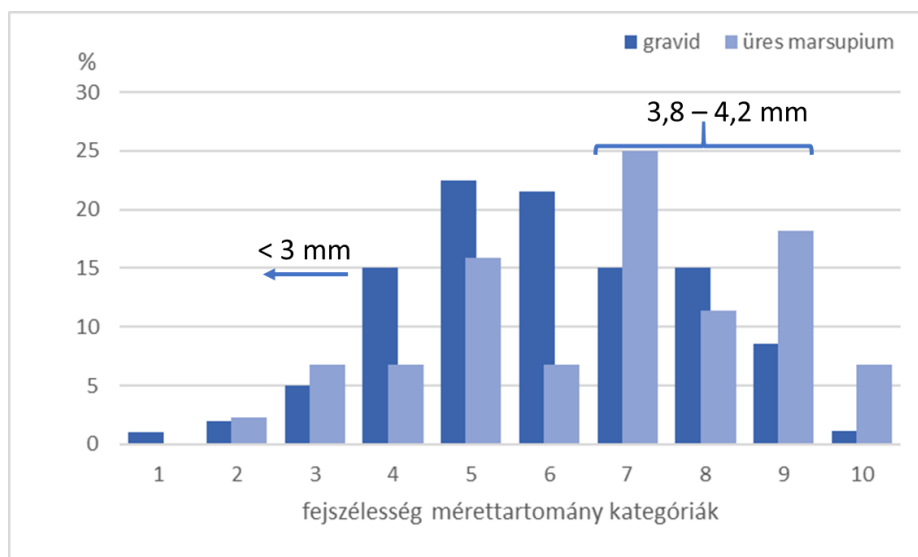
5.2.2.1. A gravid nőstények testmérete a szaporodási időszakban

A gravid és nem gravid nőstények fejsszélességét ábrázoló (5.17. ábra) hisztogramokról leolvasható hogy (az összehasonlíthatóság érdekében %-os arányuk van megadva), a gravid nőstények fejsszélessége normál eloszlást mutat. A nem gravid nőstények eloszlásából két maximumra lehet következtetni (5.17. ábra szürke oszlopok): az első csúcst a fiatal nőstények alkotják, melyek még nem érték el a szaporodáshoz szükséges méretet. A második csúcst (~ 2.6 mm – nél nagyobb fejsszélességűek) az idősebb, feltehetően 2 - 3 éves egyedek alkotják, illetve valószínűleg olyan egyedek is, amelyek már korábban szaporodtak és egy posztparturiális vedlésen is túl vannak, így a szaporodásra utaló költőtáska már nincs jelen. A marsupiumukban tojást hordozó nőstények fejsszélessége különbözik a szaporodási periódus egyes időszakai között. A gravid, tojásos marsupiummal rendelkező nőstények fejsszélességének alakulásáról elmondható, hogy a legtöbb tojást hordozó nőstény a 3.2 – 3.6 mm – es tartományba esik.



5.17. ábra: A gravid (kék) és nem gravid (szürke) nőstények fejsszélességének százalékos eloszlása. (mm mérettartományok = fejsszélesség értékek)

Csupán nagyon kevés 3 mm – nél kisebb fejsszélességű, a költőtáskájában tojásokat inkubáló nőstény került a csapdába, ugyanakkor sok, 3.8 – 4.2 mm-es extrém nagy fejsszélesség értékkel rendelkező, a szaporodáson már túlesett, üres marsupiumú ászka volt a mintában (5.18. ábra).



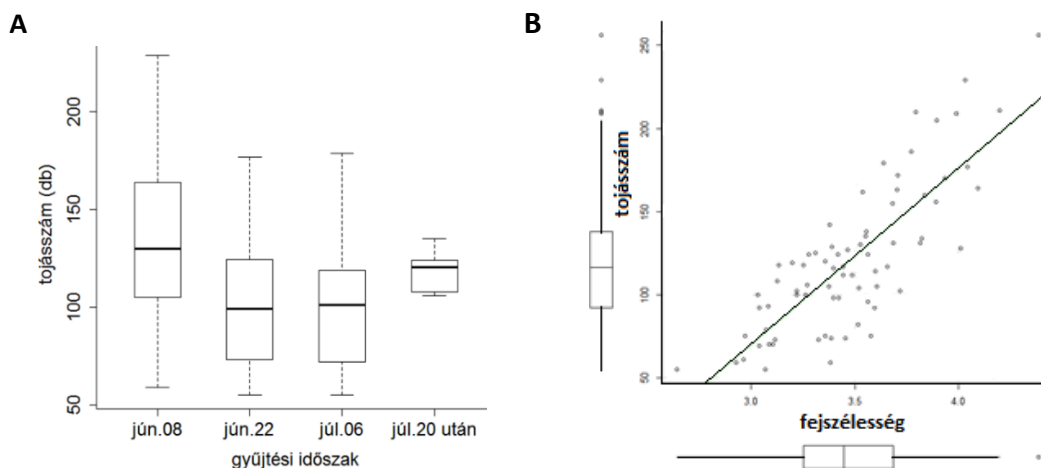
5.18. ábra: A szaporodó, marsupiumukban tojást hordozó (A) és az üres marsupiummal rendelkező nőtények (B) fejsszélességére

A gravid nőtények tojásszám alakulását az idő függvényében boxplotokon ábráztuk (5.19.A ábra). A tojásszám a reprodukzív időszak elején szignifikánsan magasabb, mint annak végén. A legtöbb tojást hordozó egyedek június első két hetében kerültek a csapdába, majd ezután megnőtt az üres marsupiumú nőtények aránya a mintákban. A szaporodási időszak végén, augusztus első két hetében ismét emelkedtek a tojásszámok.

Kimutattuk, hogy a gravid nőtények tojásszámai között időben szignifikáns különbség van (ANOVA, $p = 0.001$). A június eleji tojásszámok ($139,7 \pm 49.85$ db) szignifikánsan magasabbak a június végi időszak ($101,2 \pm 33.32$ db) és a július eleji tojásszámoknál 38.48 db -val (105 ± 32.72 db) (Tukey féle *post hoc* teszt, $p = 0.05$). A július utolsó harmadában csapdába került gravid nőtények tojásszám átlaga 119 ± 10.77 db (5.19.A ábra).

5.2.2.2. A tojásszám – fejsszélesség közötti összefüggés vizsgálata

A gravid nőtények fejsszélessége és tojásszáma között pozitív kapcsolat van (lineáris regresszió, $p < 0.05$; 5.19.B ábra). Az egyedenkénti tojásszámot számos tényező befolyásolhatja, úgy, mint a nőtények testmérete, az élőhely típusa, illetve a környezeti tényezők, pl. hőmérséklet, nedvesséviszonyok (ld. még *P. politus* példája; Souty-Grosset *et al.*, 1990, 1998).

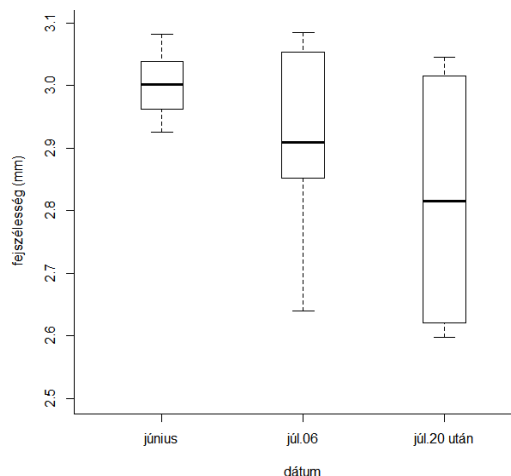


5.19. ábra **A**: A tojásszám változása időben; **B**: Tojásszám – fejsszélesség összefüggés vizsgálata

5.2.2.3. A gravid nőstények kritikus testmérete, és annak időbeni változása

A populációban a szaporodó nőstények testmérete csökkent a reprodukciós időszak során (5.20. ábra) (Brunner - Munzel próba, $p = 0.04$).

A teljes szaporodási időszak alatt a minimális szaporodási méretet elért ászkák fejszélesség átlaga 2.93 ± 0.16 mm volt. A szaporodás szempontjából kritikus, minimális méretet a legkisebb csapdázott gravid nőstény alapján jelöltük ki, ami 2.6 mm fejszélesség volt.



5.20. ábra: A szaporodó nőstények méretének (fejszélesség) időbeni változása

5.2.3. *Chaetophiloscia sicula* Verhoeff, 1908

A szárazföldi ászkarakoknál ritka az ivari dimorfizmus megnyilvánulása lehetőségének bemutatása morfológiai jellegekben (BES: *Chaetophiloscia sicula*).

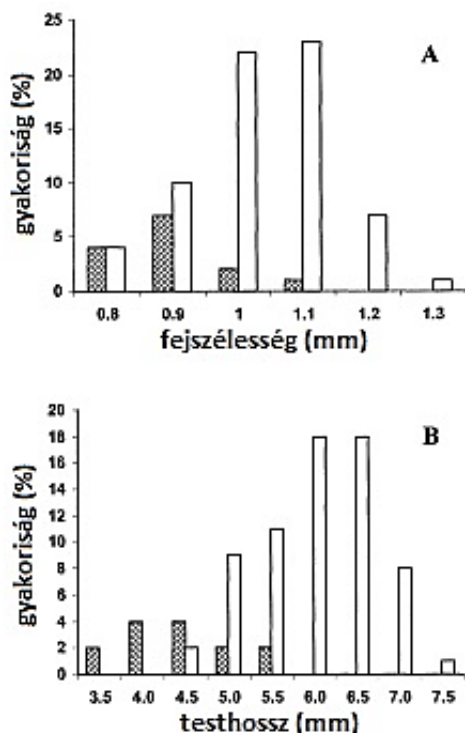
Valószínűsíthetően egy közelmúltban behurcolt faj sikeresen megtelepedett populációja. Eredetileg Európa mediterrán régiójában honos (Schmalfuss 2003, Vandel 1960). Az időben egymást követő többszöri mintavételre alapozva elmondható, hogy az ivarok között méretbeni dimorfizmus áll fenn (5.5. táblázat; 5.21. ábra). A szexuális dimorfizmus nem jellemző a szárazföldi ászkafajok között, és ha jelen van, rendszerint nem méretben, hanem enyhe színezeti eltérésben mutatkozik meg. Például míg az *Armadillidium vulgare* hímjei egyszínű sötétszürkék, a nőstények sárgán foltozattak.

5.5. táblázat: A nemek közti méretkülönbség (*Chaetophiloscia sicula*)

2001 (Cross Keys, Baltimore, US)		nőstények ♀♀	hímek ♂♂
egyedsszám (N)		67	14
testhossz (mm)	min - max	4,3 – 7,1	3,3 – 5,2
	medián	5,9	4,3
fejszélesség (mm)	min - max	0,8 – 1,3	0,8 -1,1
	medián	1,0	0,9

A nőstények túlnyomó többsége gravidnak bizonyult június (főként tojásokkal) és július (lárvákkal) hónapokban (91%, ill. 82%), míg áprilisban, illetve augusztus-szeptember során nem volt nyoma szaporodásnak. A nőstényenkénti tojásszám 7 – 18, míg a lárvák száma 5 – 7 között variált. A legkisebb gravid nőstények mérete 4.7 mm volt. Június végén mind tojásos, mind lárvás (35%), mind a szaporodáson túlesett, de újra még nem vedlett, üres marsupiumú nőstényeket is

találtunk (65%, az összes gravid nőstény arányában). A hímek aránya a vizsgált populációban 17%-nak adódott.



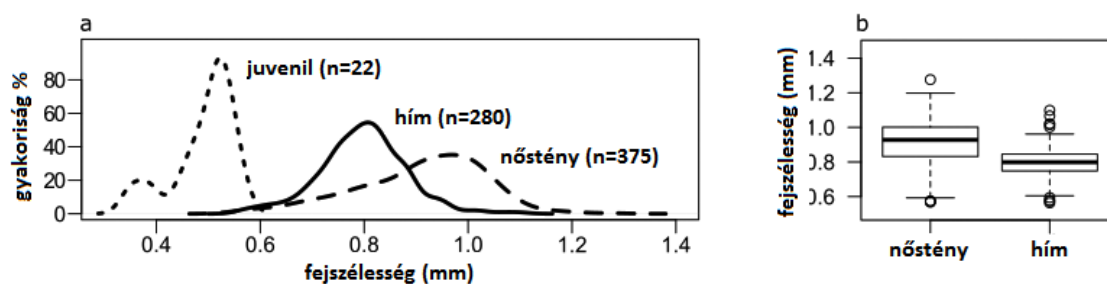
5.21. ábra: *Cetophiloscia sicula* hím és nőstény testméretbeli különbségek morfológiai ivari dimorfizmusra utalnak.

5.2.4. *Mesoniscus graniger* (Frivaldszky, 1865)

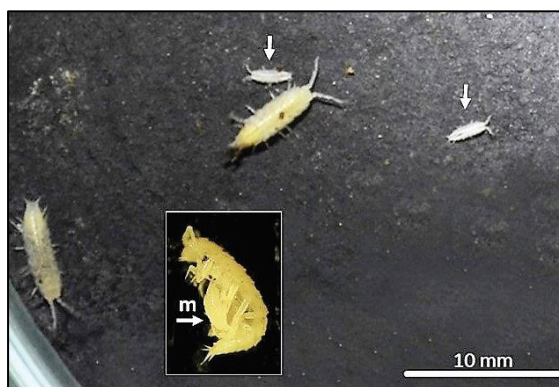
Az endogeikus és troglófil faj életmenet jellemzőit annak tipikus élőhelyén, az ANP Baradla barlangjában, illetve a barlang szlovákiai szakaszának talajcsapdázott anyaga alapján tanulmányoztuk (Derbák *et al.*, 2018).

A különböző ivarú, illetve juvenilis egyedek testméretére utaló fejszélesség mérés adatainak ($N = 677$) elemzésével egyértelműen elkülönülő csoportokat kaptunk (5.22a ábra), és a *C. sicula* fajhoz hasonlóan (Hornung & Szlavecz, 2003) itt is igazolni tudtuk a testméretben megnyilvánuló ivari dimorfizmust (6.22b ábra). A populációban kimutatható nőstény dominancia [hím:nőstény = 0.43:0.57; $p < 0.001$ (GLM)] mellett a nőstények fejmérete (0.87 ± 0.18 mm) szignifikánsan nagyobbak bizonyult a hímekénél [0.79 ± 0.08 mm; $p < 0.001$ (Welch-teszt)].

Fő kérdésünk a faj szaporodási jellemzőire irányult: a $\pm$ konstans abiotikus környezeti változók mellett (állandó sötét, kb. 10 °C állandó hőmérséklet és állandó magas páratartalom (96%) mi jellemző a faj szaporodására? A több, mint egy éves (2016-2017), a barlangban, modell populációkon (15 ismétlés, mintánként 12 random választott felnőtt egyedből kiindulva; $\Sigma N = 180$) havi gyakorisággal történt megfigyeléseink alapján megállapíthattuk, hogy a populációban évszaktól függetlenül folyamatosan vannak szaporodó egyedek (binomiális teszt), és az egyedek élettartama legalább egy év. A szaporodást feltehetően a nőstény kritikus méretének elérése váltja ki (Caubet, 1998). Hímek folyamatosan jelen vannak. Az utódszám alacsony, 3-5 manca, ami a sztenodinamikus ('K' stratégia) életmenetet követő fajokra jellemző (Sutton *et al.*, 1984). Jelentős az utódok mérete (testhossz: 4.22 ± 0.53 mm) a nőstény méretéhez képest.



5.22. ábra: *Mesoniscus graniger* nemek és korcsoportok elkülönülése a testméretre utaló fejszélesség adatok alapján (a); a nőstények és hímek mérete közötti szignifikáns különbség (b). (Derbák et al., 2018 nyomán)



5.23. ábra: Adult és juvenil *Mesoniscus graniger* példányok (juv – fehér nyíl); inzert: gravid nőstény és a marsupiumból éppen kibúvó manca (m). (Derbák et al., 2018)

Legfőbb megállapítások, eredmények, következtetések

- 1) A *Protracheoniscus politus* faj szubpopulációinak egyedei a faj számára legoptimálisabb környezeti tényezők mellett (itt a hegytetőn), a számukra kedvezőbb mezohabitatban (fenotípusos plaszticitás)
 - korábban kezdtek szaporodni;
 - a szaporodó nőstények aránya itt volt a legnagyobb;
 - a nőstényenkénti utódszám itt volt a legmagasabb;
 - a faj nagy valószínűséggel fakultatív iteropár.
- 2) Az *Armadillidium vulgare* esetében megállapítható volt, hogy
 - a nemek átlagos fejsszélessége között nem volt különbség, de méretük csökken az időben;
 - az aktivitási időszak alatt két szaporodási maximum volt igazolható (iteropár, bivoltin) magas utódszámmal;
 - a szaporodó nőstények mérete minden időszakban meghaladja a nem szaporodókét;
- 3) a nőstény méret – potenciális utódszám között egyértelmű pozitív korreláció áll fenn. A *Chetophiloscia sicula* esete
 - bizonyítékul szolgált egy feltehetően behurcolt faj megtelepedésére;
 - a nemek között méretben megnyilvánuló ivari dimorfizmust találtunk;
 - az ivararány erősen eltolt a nőstények javára;
 - szaporodásuk mintázata unimodálisnak, míg az utódszám alacsonynak bizonyult (<10).
- 4) A *Mesoniscus graniger* fajnál
 - az ivarok méretben szignifikánsan különböztek;
 - erőteljes nőstény dominanciát igazoltunk;
 - feltételezzük, hogy a barlangi állandó körülmények mellett a szaporodás időszakát a nőstény kritikus mérete határozza meg;
 - az utódméret nagy, az utódszám alacsony (<10).

5.3. Reprodukciós potenciál - Geográfiai mintázat

A reprodukció fajon belüli kimenetének (utódszám) és a nőstény méretének szoros összefüggése, az ászkarák nőstények mérete és utódaik száma közti pozitív korreláció ismert tény (pl. Hornung 1984, 1988, 1989; Quadros *et al.*, 2004; Warburg 1993, 2007; jelen munka példái). Ugyancsak igazolt, hogy minderre negatív hatással vannak a stresszelő környezeti tényezők (pl. szárazság, hideg periódus...), a habitat jellemzői, a környezeti stressz (ld. pl. jelen munka: *P. politus* mezohabitatonkénti összehasonlítása; 5.2.1. fejezet) a szaporodás – túlélés csereviszony összefüggésében. De nem találtunk egyes fajokon belüli, élőhelyek közötti, valamint fajok közötti összehasonlításra vonatkozó adatokat.

Kérdésem volt a különböző fajok ivararány adatainak alakulása különböző geográfiai régiókban (Európa), élőhelyi szinten, illetve ugyanazon földrajzi régió egy-egy élőhelyén belül mezohabitat szinten (Magyarországon).

Összegyűjtve a publikált és saját, a reprodukció 'output'-ra (tojás, embrió, juvenil szám) vonatkozó információinkat (5.6. táblázat), megkísértem ezeket összegezve, standardizálva (testméret paraméter alapján) valamilyen általánosítható összefüggés felállítását (5.24. ábra). Kísérletet tettem összeválogatni az egymással összehasonlítható adatokat, és azokat elemezni. Ennek eredményeként a lineáris regresszió a fejméret – marsupialis tojások száma között erős korrelációt igazolt (5.24. ábra; $y = 35,074x - 26,266$, $R^2 = 0,7013$).

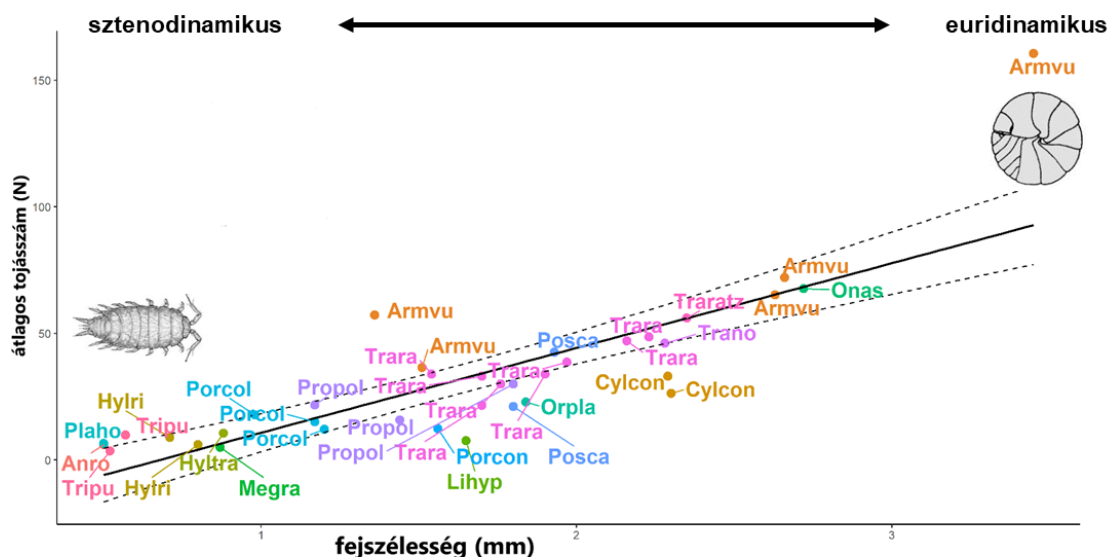
Az összehasonlíthatóságra létrehoztam a '*Reproductive Potential Index*' (**RPI**) mérőszámot, aminek segítségével standardizált fekunditás értékek *geográfiai skálájú* összevetése vált lehetővé

(**RPI**=utódszám/testméret mutató). Az **RPI**-t összefüggésbe hoztuk az ászkarákoknál ismert életmenet és ökomorfológiai típusokkal. A fajok **RPI** értékeik szerint sorbaállíthatók, egy gradiens mentén elrendezhetők. A gradiens a sztenodinamikus – eurodinamikus életmenet stratégiák között állítható fel (5.25. ábra): az alacsony RPI értékek a főként talaj aktív, élőhely specialista, sztenodinamikus fajokhoz tartoznak, mint a *Ligidium*, *Hyloniscus*, *Androniscus*, köztük a *Cylisticus* genus. Az *Armadillidium vulgare* messze a legmagasabb értékekkel bír, egy széles tartományban, ami igazolja a kozmopolita, olykor invazív jellegű faj generalista sajátosságait, eurodinamizmusát. Ezt követik az ugyancsak extenzív, jó terjedőképességű fajok mint a *Trachelipus* and *Porcellium* genusok fajtái (magas és közepes értékekkel). Eredményként azt az új felismerést nyertük, hogy a nőstényméret - reprodukció siker összefüggés nemcsak fajon belül, de feltehetően fajok között is érvényes (még több, összehasonlítható alapadatra van szükségünk különböző geográfiai régiókból a trend megerősítéséhez).

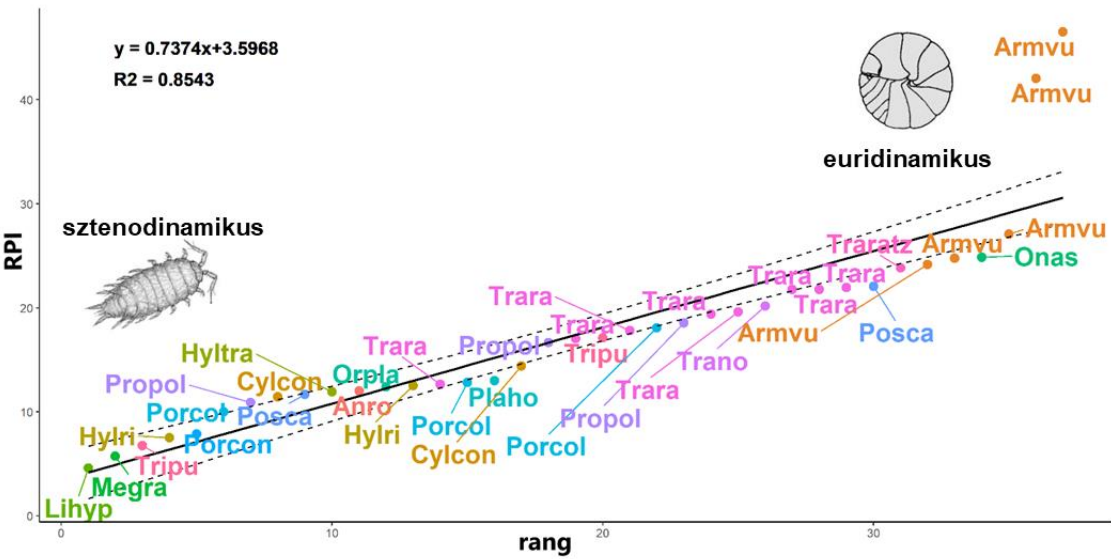
Mindkét, általunk is több tanulmányban szerepeltetett, invazívnek, extenzívnek ismert faj, az *Armadillidium vulgare* és a *Trachelipus rathkii*, az eurodinamikus ('r' stratégista) csoportba sorolható.

Az irodalomban található adatok összegyűjtésekor sajnos nehézséget okoz, hogy az utódszámot nem azonos testparaméterre vonatkoztatták a különböző szerzők (leggyakoribbak: fejszélesség, testhossz, testsúly), így nem sok esély van az összehasonlító statisztikákra. De a megszámlolt potenciális utódok stádiumában is eltérő állapotokkal találkozunk: petesejt, tojás, embrió, manca vagy juvenil.

A reprodukció paraméterek fajon belüli, de különböző típusú ökoszisztémákból és különböző földrajzi régiókból származó adatainak összehasonlítása azt sugallja, hogy az élőhely jellege (pl. száraz gyepek, agrárterületek vs lombhullató erdők, vizes láprétek) nagyobb hatással van a nőstény utódszámára, mint a földrajzi távolság, vagy a szélességi fok. Például a *Trachelipus rathkii* esetén egy földrajzi skálán: Baltimore, USA (fejszélesség=1,7 mm/ tojásszám=33/RPI 19), Csehország (2,0/38,6/20). Míg ugyanez habitat skálán, egy régió belül (Magyarország: Debrecen-GlobeNet): száraz erdő (1,7/20,9/13) vs szuburbán erdő (2,2/48,5/22). További adatok: 5.6. táblázat.



5.24. ábra: fejméret – marsupialis tojások száma (általános lineáris modell alapján illesztett egyenes a 95%-os konfidenciaintervallumokkal; fajnevek rövidítései az F1 táblázatban)



6.25. ábra: Reproductive Potential Index (RPI) értékek alapján a fajok egy sztenodinamikus – eurodinamikus life-history grádiens mentén rendeződnek el. (Fajnevek rövidítései: ld. F1 táblázat) [Adatok forrásai: Al-dabbagh & Block, 1981; Beyer, 1957/58; Dangerfield & Telford, 1990; Donker et al., 1993b; Gruner, 1966; Hornung et al., 2007a; Krumpál, 1976; Medini et al., 2000; Meinertz, 1950; Miller & Cameron, 1983; Nair, 1976, 1978; Oberfrank et al., 2011; Tomescu et al., 1992; Warburg et al., 1993.]

5.6. táblázat: Egyes fajok méret és tojásszám adatai habitat szinten megkülönböztetve. Habitat: N-természetes, U-urbán, SU-szuburbán; BP-Budapest, Bliget-Bátorliget; Az országok azonosítására a nemzetközi jelzéseket használtuk.

	habitat	fej- szélesség	tojás- szám	RPI
<i>Armadillidium vulgare</i>	H: láprét	1,53	57,18	37
<i>A vulgare</i>	H: erdő-N	2,37	58,23	25
<i>A vulgare</i>	H: erdő-SU	2,79	73,13	26
<i>A vulgare</i>	H: erdő-U	2,73	65,72	24
<i>A vulgare</i>	H: száraz gye	2,66	72	27
<i>A vulgare</i>	H: nedves gye	3,45	160,5	47
<i>Protracheoniscus politus</i>	H: erdő (Bp)	1,8	30	17
<i>P politus</i>	H: erdő(Bliget)	1,17	21,7	18,5
<i>Trachelipus rathkii</i>	Cz: erdő	1,97	38,61	20
<i>T rathkii</i>	H: erdő (Bp)	2,23	48,5	22
<i>T rathkii</i>	H: erdő-U	2,16	47	22
<i>T rathkii</i>	USA: erdő-U	1,7	32,97	19
<i>T rathkii</i>	USA: fenyőerdő	1,9	33,8	18
<i>T rathkii</i>	USA: agrár	1,7	21,5	13
<i>T rathkii</i>	H: ártéri erdő1	1,66	20,91	13
<i>T rathkii</i>	H: ártéri erdő2	1,76	30	17
<i>T rathkii</i>	H: vizes gye	1,54	33,8	22

Az új megközelítések és adatok alapján az életmenetre vonatkozó 5.1. táblázatot kiegészíthetjük az alábbiak szerint (5.7. táblázat), és egy, a korábbiaknál teljesebb képet állíthatunk fel a szárazföldi ászkarákok stratégiájáról.

5.7. táblázat: Módosított, kiegészített 'life history' stratégiák

Karakter	sztenodinamikus (talaj-aktív*) 'K' stratégista	átmeneti	euodinamikus * (felszín-aktív*) 'r' stratégista
méret	kicsi (<1 cm)	közepes, nagy (1-1,5 cm)	nagy (>1,5 cm)
alak (szélesség)	megnyúlt	lapos	átlagos
szem (ocellusok száma)	nincs v. Kevés	sok	sok
pigmentáltság	hiányzik vagy elszórt	jelentős	jelentős
tergít felszín	antiadhezív struktúrák	'viaszos' felszín; szekréció; érzékelő struktúrák	felszíni, főleg érzékelő struktúrák (pl. tricorn)
mozgás	lassú	± gyors	± gyors
szaporodási hozzájárulás	kicsi	közepes	nagy
utódszám	kevés	közepes	sok
juvenil méret	rel. nagy	közepes	rel. kicsi
növekedési ráta	lassú	± gyors	gyors
ivarérésig szükséges idő	hosszú	közepes	rövid
reprodukciós stratégia	?	(fakultatív) iteropár, univoltin	iteropár, multivoltin
RPI*	~5-15	~15-30 <i>Pl. T. rathkii</i> : 13-22	>30
utódméret	rel. nagy (nőstény:utód méretarány)	átlagos±	átlagos/pici
ÖMT	creeper endogeikus	clinger, runner epigeikus	clinger, roller epigeikus
példák	<i>Mesoniscus graniger</i> , <i>Androniscus</i> , <i>Haplophthalmus</i> , <i>Platyarthrus</i>	<i>Ligidium</i> , <i>Hyloniscus</i> , <i>Orthometopon</i> , <i>Porcellio scaber</i> , <i>Protracheoniscus politus</i>	<i>Armadillidium vulgare</i> , <i>Trachelipus spp</i> , <i>Cylisticus convexus</i>

* RPI = 'Reproductive Potential Index' (potenciális utódszám/testméret mutató)

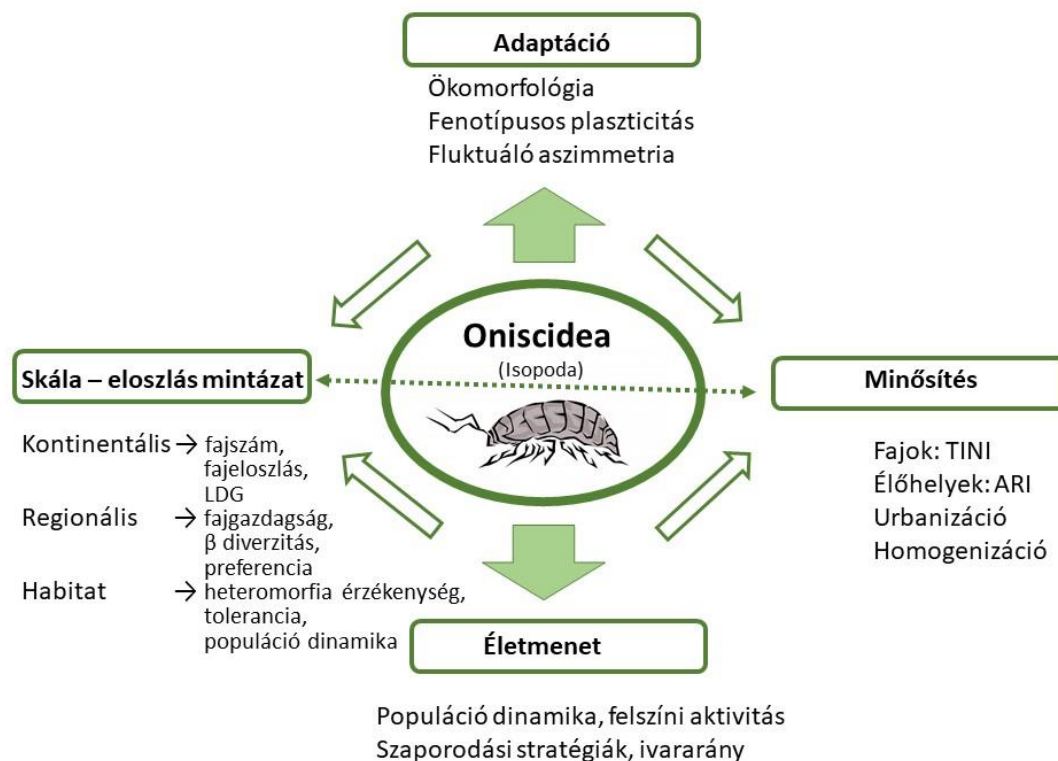
** ÖMT = ökomorfológiai típus

Legfőbb megállapítások, eredmények, következtetések

- A morfológiai jellegek mellett a fajok populációs szintű stratégiáikban is különböznek (ivararány, aktivitás, szaporodási jellemzők).
- A populációs stratégiákban bizonyos plaszticitás is felismerhető, ami időben (évek között), ill. mezo-habitat szinten is megnyilvánulhat, és összefüggésbe hozható a környezeti -elsősorban mikroklimatikus- tényezőkkel.
- A szaporodásban résztvevő nőstények mérete minden időpontban szignifikánsan meghaladja a nem szaporodókét. A potenciális utódszám a nőstény méretével pozitívan korrelál, de a szezon előrehaladtával méretfüggetlenül csökken.
- A fajok reprodukció jellemzői sokkal inkább az élőhely jellegétől, mint azok földrajzi távolságától, vagy a szélességi fokától függenek, azaz interspecifikus latitudinális trend nem mutatható ki.
- A fajok fekunditási mutatóik (**RPI**) alapján elhelyezhetők egy szteno-, euodinamikus grádiens mentén, lelőhelyük latitudinális helyzetétől függetlenül.

6. Összegzés

A disszertációban bemutatott eredmények, következtetések alapján a Bevezetés (1. fejezet) 1.3. ábráját újragondolva, azt kiegészítve a leírtakat a 6.1. ábrában tudnám összegezni és a vizsgálatok kiinduló céljai alá rendelni:



6.1. ábra: A vizsgálatok céljainak és eredményeinek összefoglalása

1. Skála – mintázat

1.A: Az *Oniscidea* taxon eloszlási mintázata egymásba ágyazott, abban egyértelmű trend/törvényszerűség állapítható meg, ami a különböző skálákon különböző háttér okok 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, 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 grádiens a családok szintjén is konzisztens, fokozatos csökkenést mutat észak felé minden nagyobb család esetén. Hasonló trendet ismertünk fel a Ny-európai, atlanti hatás alatt álló területek és a keleti, száraz, sztyepphatás alatt álló régiók között tekintet nélkül a fajok taxonómiai hovatartozására.

Biogeográfiai szempontból is felállítható egy latitudinális grádiens: a Mediterráneum faunája különül el, 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 mintázat mögött álló magyarázó tényezők, evolúciós, valamint szétterjedési és antropogén terjesztési okokkal magyarázhatók.

1.B: Egy földrajzi régió belül (Magyarország: Dunántúl & Budapest agglomerátuma) bebizonyítottuk, hogy *az élőhelyek jellege* (vegetáció, nedvesség viszonyok, zavartság, antropogén hatás) *meghatározza a habitatok fajgazdagságára, a közösségek fajösszetételének természetességére.* Ehhez létrehoztunk egy adatlapot, illetve a *fajok (TINI) és a közösségek minősítésére (ARI) alkalmazható indexeket.* Így az eddig használatos fajgazdagsági és diverzitás indexek értelmezhetőségét kibővítettük egy természetességet/zavartságot jelző aspektussal, ami használható élőhelyek minősítésére, monitorozására.

Eredményeinkkel igazoltuk, hogy a fajok előfordulási adatai és az élőhelyi kategóriák adatbázisa megfelelő térinformatikai, ökológiai háttérváltozókkal kapcsolatban biztos alapul szolgálhat a biogeográfiai, konzervációbiológiai és ökológiai kérdéseket felvető elemzésekhez.

1.C: 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

II. Élőhelyválasztás – faj- és élőhely minősítés – elterjedés – sikeres megtelepedés (urbanizáció)

Több hazai és egy tengeren túli urbán esettanulmány kapcsán megállapítottuk, hogy *a fajok terjedésében történelmi távlatokban is nagy szerepe van az emberi tevékenységnek.* A behurcolt fajok megtelepedése a városokban rendszeres és meghatározó, míg természetes közösségekben nem mutatható ki. Bizonyítottuk, hogy *a magánkertek és botanikus kertek kiemelkedő fontosságú behurcolási gócpontoknak tekinthetők.*

Az urbanizációval járó, és a biodiverzitást veszélyeztető egyik legnagyobb hatás a *biotikus homogenizáció,* ami a városok talajfaunájának konvergenciájával jár. Több város példáján bemutattuk, hogy *a közös, homogenizáló fajok részaránya rendszerint meghaladja a lokális fauna 50 %-át.*

Kimutattuk, hogy *a faj-együttesek természetességi mutatója az urbanizáció fokával csökken.*

III. Ökomorfológia – életmenet, szaporodási stratégia, tolerancia – mintázat

3.A 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. Kiemelten foglalkoztunk a fajok *kiszáradás tűrésével,* 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 kimutathatóságára.

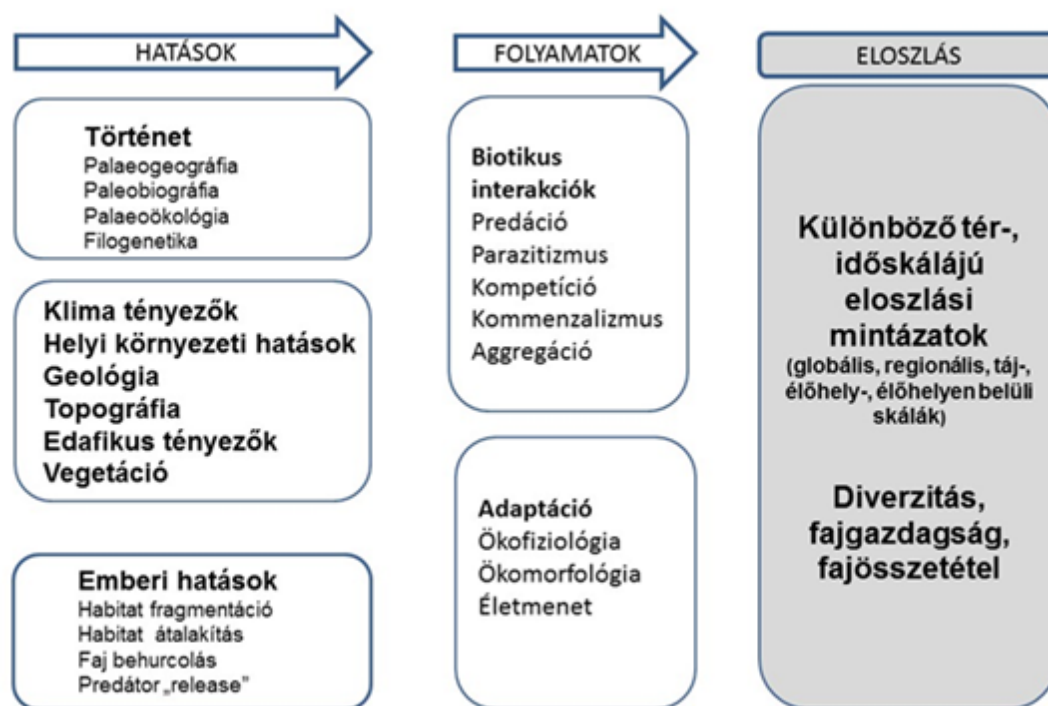
A morfológiai jellegek, és a deszikkációtűrés összevetésével megállapítottuk, hogy a fajok eltérő mezo-, mikroélőhely preferenciája mögött igazolható morfológiai jellegek (kutikula vastagság, felszíni struktúrák, pszeudotrachea szerkezet) és élettani (kiszáradástűrés) különbségek állnak; mindez összefüggésbe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

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

3.B A populációk dinamikájának finom skálájú fajon belüli, és fajok közötti összehasonlítása alapján kimutattuk azok *eltéréseit életmenet stratégiájukban* (pl. ivararány, szaporodás időzítése, utódszám), *szümpatrikus helyzetekben* (is). Bizonyítottuk a kulcs környezeti tényezők (talaj hőmérséklet, nedvesség) meghatározó hatását az aktivitási denzitás időbeni alakulásában. Ezek *a különbözőségek lehetőséget adnak a fajok kompetíció nélküli együttélésére.*

Bizonyítottuk a *nőstény méret–utódszám szoros korrelációját*, valamint 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*. A fajok szaporodási mutatói kis-, és nagyskálájú összehasonlítására bevezettük a *‘reprodukción potenciál’ indexét*.

Összefoglalásul, ‘take home message’-ként álljon itt egy ábra az eloszlási mintázatokat befolyásoló háttértényezők, folyamatok különböző tér-, időskálán lejátszódó hatásairól.



6.1.ábra: Az Oniscidea taxon különböző tér/időskálákon kialakuló mintázatait befolyásoló háttértényezők és folyamatok összefoglaló áttekintése.

7. Köszönetnyilvánítás

Olyan sok személyre gondolok hálás szívvel, hogy felsorolni sem tudnám. Itt most először azokat a személyeket említeném, akik szemléletemet meghatározóan formálták, valószínűleg sokszor tudtukon kívül. Így szeretettel gondolok biológiai tanáraimra, **dr. Lábai Lászlóra** és **dr. Richnovszky Andorra**ra, akiknek elismerései sikerélményként hatottak, és egyre inkább a biológia tudományterülete felé sodortak.

Dr. Móczár László indítására kezdtem foglalkozni a szárazföldi ászkarákkal. Ezért a rámhátasért mai napig hálás vagyok. **Dr. Gallé László** tanított meg az ökológikus szemléletmódra, a természethez való 'közel hajolásra' és a miértek jelentőségére. Hálás vagyok, hogy ökológiai csoportjának, a 'bugaci teamnek' tagja lehettem, és olyan kollégákkal dolgozhattam együtt, mint **Györfy György** és **Körmöczy László**, hogy csak a kezdő csapatot említsem. Szemléletem alakulását és 'publikációs stratégiám' javítását nagyban segítette a mesteremnek tekintett néhai **Michael R. Warburg** professzor (Haifa/Izrael) mindenkorai bátorítása és a nemzetközi szakmai találkozók légköre, az azokon keresztül megismert kollégákkal való beszélgetések, kooperációk lehetősége. Kiemelten **Szlávecz Katalin** (Baltimore/USA), **Helmuth Schmalfuss** (Stuttgart/Németország), **Stefano Taiti** (Firenze/Olaszország), **Kees van Gestel**, **Matty Berg** és **Nico Van Straalen** (Amszterdam/Hollandia). Nagy hatással voltak rám **Juhász Nagy Pál** és **Fekete Gábor** akadémikusok tudásukkal, szemléletmódjukkal, emberségükkel, ami mögött éreztem pártfogásukat, szimpátiájukat. Mellettük még sokakat említhetnék, akik felől hasonló töretlen jószándékot éreztem mindig, de félek, valakit kihagynék a hosszú listából, így nem merek felsorolásba kezdeni. Közülük azért feltétlenül meg kell említenem **Papp László** akadémikust, akinek noszogatása nélkül nem lett volna kandidátusi fokozatom, illetve nem pályáztam volna az ÁOTE Ökológiai tanszékének vezetésére, ami kiemelkedően fontos mérföldkő volt életem alakulásában. **A Lang Zsolt**, **Dombos Miklós**, **Tóth Zsolt** nyújtotta statisztikai segítség nélkül biztosan nem éltem volna túl a mai kor kihívásait. Ugyanígy örök jótevőmként gondolok **Dr. Bakonyi Gáborra**, akivel minden szakmai problémámat megbeszélhettem, aki tapasztalataival, józan, bölcs gondolkodásával segített nehéz helyzetekben. Neki és **Dr. Buczkó Krisztinának** köszönöm, hogy nem hagyták kialudni bennem a 'mégiscsak meg kellene írni' tüzét.

Munkásságom legnagyobb része a szárazföldi ászkarák (Oniscidea) taxonhoz kötődik, amit több szempontból közelítettem: a leíró faunisztikai munkákon túl a fajok, populációk eloszlási mintázata mögötti okokat keresve kutatásaim elvezettek a fiziológia, morfológia, populáció dinamika, demográfia, életmenet tanulmányozásának területére. A fajok eloszlási mintázatának keresése a fajok terjedése, megtelepedése kérdésén át jutottam a különböző antropogén zavartságú élőhelyek, így a városi élőhelyek faunájának jellemzéséhez, illetve a faunatagok természetességi minősítésének kérdéséhez. A fajok habitat szintű megjelenése pedig igényelte a környezeti faktorok hatásának, a fajok tűrőképessége felőli megközelítést. Így alakult ki az a vezérfonal, ami a fajok különböző skálájú eloszlási mintázatát, terjedésük, megtelepedésük, zavarástűrésük és a mögöttük álló tolerancia tartományok, ökomorfológiai sajátosságok, populációdinamikai történések, életmenet stratégiák leírását öleli fel.

Mindez átvezetett az utóbbi évtizedben a funkcionális megközelítéshez, ami a mikrobióta és a makro-, mezodekomponáló szervezetek diverzitása, valamint a lebontó folyamatok, mint ökoszisztéma szolgáltatások kapcsolataival foglalkozik, de ami túlmutat a jelen disszertáció keretein (Djukic *et al.*, 2018; Tóth *et al.*, 2017a,b, 2018; Schmidt *et al.*, 2017, 2019).

Az idő teltével az egyéni, vagy 1-2 társzerzős vizsgálatoktól munkám egyre komplexebb team munka részévé vált, így olyan eredményeket is felölel, amelyek tanítványaim, hazai és külföldi kollégáim nélkül sohasem jöhettek volna létre. Tehát az átfedés egyes, ötleteim alapján, irányításom és állandó aktív részvételem mellett készült szakdolgozatokkal (BSc, MSc, TDK, OTDK dolgozatok), PhD disszertációkkal nem a véletlen műve. Mindez rendszerint közös prezentációkban, megjelent cikkekben, vagy készülő kéziratokban is megnyilvánul. Ezért érzem

úgy, hogy munkámban sokhelyen jogos a többes szám első személy használata. A közös munka mindig nagy örömmre szolgált, mivel ennek során taníthattam és tanulhattam. Köszönet érte. Közülük kiemelendők (időrendben) **Gottl Elza** és **Kertész F. Bernadett** (biológia MSc), **Kutas János** (biológus MSc), **Oberfrank Anita** (biológia BSc), **Végh Attila** (zoológus MSc), **Szudoczki Róbert** (biológus MSc), **Derbák Dávid** és **Kásler Andrea** (biológus BSc), és **Vilisics Ferenc**, **Csonka Diána**, **Tóth Zsolt** (PhD hallgatók) munkái.

A lehetőséget több hazai és nemzetközi projekt biztosította, és több egyéb hazai és külföldi kooperáció segítette.

Közvetlen tanítványaimat már említettem, de mellettük a zoológus-biológus képzések hallgatói és eredményeik, pályájuk alakulása visszaigazolást adott oktatói, vezetői tevékenységem fő vonalának jó irányára. Sokakkal tartom ma is a kapcsolatot -az internetnek köszönhetően-, gyakorlatilag minden földrészről, vagy az ország minden tájáról. És persze nagyon büszke vagyok mindegyikükre.

Köszönet mindenkori társszerzőimnek, közülük -a disszertáció tartalmát, és az ászkarákat érintően- kiemelten (abc sorrendben) **Csonka Diána**, **Farkas Sándor**, **Halasy Katalin**, **Kontschán Jenő**, **Korsós Zoltán**, **Magura Tibor**, **Sólymos Péter**, **Szlávecz Katalin**, **Szabó Péter**, **Tóthmérés Béla**, **Tóth Zsolt**, **Vilisics Ferenc**.

Hálás szívvel gondolok **szüleimre**, **nagyszüleimre**, akik bár nem értették a miértjeimet, de mindig támogatták, lehetővé tették, hogy saját elképzeléseim után kószáljak, segítették életem nehéz időszakait.

És persze köszönet családomnak, férjemnek, **Dr. Csúcs Sándornak** és gyermekeimnek, **Petrának** és **Petinek**, akik mindezt türelmesen és támogatóan végigasszisztálták.

Az egyes projektek és pályázati támogatásaik:

BES LTER: 9714835 (Steward Pickett - Institute of Ecosystem Studies); NSF: 1997-től;
 GLUSEEN: NSF ACI – 1244820 (Szlávecz Katalin), NSF-DEB0423476 (Szlávecz K.), SZIE-ÁOTK: KK-UK-12007 [Hornung E. (HE)] és SZIE-KTDI (Tóth Zsolt). ÁOTK-NKB 2007 (HE),
 OTKA T 043508 (HE), MTA 049-OTKA 31623-NSF (HE),
 SZIE ÁOTK Kutató Kari Kiválósági Támogatás [KK_UK 12007 (HE)], és az Országos Tudományos Kutatási Alapprogram (K112576).
 Aggtelek: ÁOTK-NKB 15714 (HE), OTKA (T 43508) és HUSKUA 05/02/068 (Sólymos P.).
 Dunántúl: OTKA T 43508 (HE), NKB 15714/2007 (HE)
 Részt vállaltunk (támogatás nélkül) az alábbi projektek anyag/adat feldolgozásában:
 GlobeNet (felelős: Magura Tibor, Tóthmérés Béla)



8. Hivatkozott irodalom

- Achouri MS, Charfi-Cheikhrouha F, Marques JC 2003. Biology, population structure, and field-growth rates of *Porcellionides pruinosus* (Brandt, 1833)(Isopoda, Oniscidea) at Garat Nâam (Kasserine, Tunisia). *Crustaceana*, **75**(10), 1241-1262. <http://www.jstor.org/stable/20105510>
- Alexandrovskaya EI, Alexandrovskiy AL 2000. History of the cultural layer in Moscow and accumulation of anthropogenic substances in it. *Catena* **41**(1): 249–259.
- Al-Dabbagh KY, Block W 1981. Population Ecology of a Terrestrial Isopod in Two Breckland Grass Heaths. *Journal of Animal Ecology*, **50**(1): 61-77.
- Allee WC 1926. Studies in animal aggregations: causes and effects of bunching in land isopods. *Journal of Experimental Zoology*, **45**(1): 255-277.
- Allee WC 1929. Studies in animal aggregations: natural aggregations of the isopod, *Asellus communis*. *Ecology*, **10**: 14–36.
- Ammar KN, Morgan E 2005. Preliminary observations on the natural variation in the endogenous rhythm of the desert isopod *Hemilepistus reaumuri*. *Pedobiologia*, **41**: 63-68.
- Anderson JM 1988. Spatiotemporal effects of invertebrates on soil processes. *Biology and Fertility of Soils*, **6**: 216-227.
- André J 1984. Biogeographical studies on the terrestrial molluscs of the bioclimatological region of the Mediterranean parts of the Iberian Peninsula and France. In: Solem, A. & van Bruggen A. C. (eds): *World-wide snails*. Brill, Leiden, pp. 207–223.
- Appel C, Quadros AF, Araujo PB 2011. Marsupial extension in terrestrial isopods (Crustacea, Isopoda, Oniscidea). *Nauplius*, **19**(2): 123–128.
- Araujo P B, Bond-Buckup G 2005. Population structure and reproductive biology of *Atlantoscia floridana* (van Name, 1940)(Crustacea, Isopoda, Oniscidea) in southern Brazil. *Acta Oecologica*, **28**(3): 289-298.
- Bakó B, Korsós Z 1999. A magyarországi herpetofauna U.T.M.-térképezésének felhasználási lehetőségei. *Állattani Közlemények*, **84**: 43–52.
- Barber HS 1931. Traps for cave-inhabiting insects. *Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society*, **46**(2), 259-266.
- Barbercheck ME, Neher DA, Anas O, El-Allaf SM, Weicht TR 2009. Response of soil invertebrates to disturbance across three resource regions in North Carolina. *Environmental Monitoring and Assessment*, **152**(1): 283-298.
- Bardgett R 2005. The biology of soil: a community and ecosystem approach. Oxford University Press.
- Bába K 1988. Ökológiai adatbázis a magyarországi malakológiai ismeretek érdekében. *Soosiana*, **16**: 57–68.
- Bába K 2006. Antropogén hatások Szeged környéki gyűjtőhelyeken. *Malakológiai Tájékoztató*, **24**: 41–44.
- Báldi A, Csorba G 1997. Ecological validation to the legal status of terrestrial vertebrates in Hungary. *Természetvédelmi Közlemények*, **5–6**: 79–86.
- Báldi A, Csorba G, Korsós Z 2001. Setting priorities for the conservation of terrestrial vertebrates in Hungary. *Biodivers. Conserv.* **10**: 1283–1296.
- Bárány I. 1985. A karsztos dolinák talajainak és növényzetének sajátosságai. *Földrajzi Értesítő*, **3**: 195–208.
- Bárány-Kevei I. 1999. Microclimate of karstic dolines. *Acta Climatologica*, **32–33**: 19–27.
- Beaton MJ, Herbert DN 1988. Geographical parthenogenesis and polyploidy in *Daphnia pulex*. *The American Naturalist*, **137**: 837-845.
- Bell WJ, Bohm MK 1975. Oosorption in insects. *Biol. Rev.*, **50**: 373-396
- Berg MP 1996. Preliminary atlas of the terrestrial isopods of the Netherlands. Report D95006, Department of Ecology and Ecotoxicology, Vrije Universiteit, Amsterdam, 56p.
- Berg MP, Soesbergen M, Tempelman D, Wijnhoven H 2008. Verspreidingsatlas Nederlandse landpissebedden, duizendpoten en miljoenpoten (Isopoda, Chilopoda, Diplopoda). – EIS-Nederland, Leiden & Vrije Universiteit-Afdeling Dierecologie, Amsterdam. pp. 1-194.
- Berg MP, Wijnhoven H 1997. Landpissebedden. Een tabel voor de landpissebedden (Crustacea; Oniscidae) van Nederland en België. Stichting Uitgeverij van de Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging, Utrecht.
- Berg MP, Soesbergen M. Tempelman D, Wijnhoven H 2008. Verspreidingsatlas pissebedden, duizendpoten en miljoenpoten. EIS-Nederland, Leiden & Vrije Universiteit-Afdeling Dierecologie, Amsterdam ISBN 978-90-76261-07-2
- Bertin A, Cézilly F 2005. Density dependent influence of male characters on mate-locating efficiency and pairing success in the waterlouse *Asellus aquaticus*: an experimental study. *J. Zoology*, **265**: 333-338.
- Beyer R 1957/58. Ökologische und brutbiologische Untersuchungen an Landisopoden der Umgebung von Leipzig. *Wiss. Z. Karl-Marx-Univ. Lei. Math. Naturwiss. Reihe*, **7**: 291-308
- Beyer R 1964. Faunistisch-ökologische Untersuchungen an Land-isopoden in Mitteldeutschland. *Zool. Jb. Syst.* **91**: 341-402.
- Beyer R 1965. Über den Einfluss des Lichtes auf die Entwicklung der Landasseln (Crustacea: Isopoda). *Pedobiologia*, **5**: 122-130.
- Bizé V, Celerier ML 1986. Etude d'une écosystème forestier mixte. XI. Contribution à la connaissance du bilan énergétique de *Philoscia muscorum* (Scopoli 1763) (crustacé, isopode). *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, **23**: 259-269.
- Blackburn TM, Gaston KJ 1997. The relationship between geographic area and the latitudinal gradient in species richness in New World birds. *Evolutionary Ecology*, **11**: 195-204.
- Blair RB 2001. Birds and Butterflies Along Urban Gradients in Two Ecoregions of the United States: Is Urbanization Creating a Homogeneous Fauna?. In: Lockwood, J.L., McKinney, M. (Eds.): *Biotic Homogenization*. New York, Springer US, 33-56.

- Bleeker EAJ, Heather AL, Groenendijk D, Plans M, Admiraal W 1999. Effects of exposure to azaarenes on emergence and mouthpart development in the midge *Chironomus riparius* (Diptera: Chironomidae), *Environ. Toxicol. Chem.* **18**: 1829–1834.
- Blocker HD, Harvey TL, Launchbaugh JL 1972. Grassland Leafhoppers. 1. Leafhopper populations of upland seeded pastures in Kansas. *Ann. Entomol. Soc. America*, **65**: 166–172.
- Bodrogközy G 1965. Ecology of the halophilic vegetation of the Pannonicum. *Acta Bot. Hung.*, **11**: 1–51.
- Bodrogközy G 1980. Szikes puszták és növénytakarójuk. A Békés Megyei Múzeumok Közleményei, **6**: 29–50.
- Bogyó D, Magura T, Simon E, Tóthmérész B 2015. Millipede (Diplopoda) assemblages alter drastically by urbanisation. *Landscape and Urban Planning*, **133**: 118–126.
- Borhidi A. 1993. A magyar flóra szociális magatartás típusai, természetességi és relativ ökológiai értékszámai. Pécs: Janus Pannonius Tudományegyetem Növénytan Tanszék, 95 pp.
- Borhidi A 1995. Social behaviour types, the naturalness and relative ecological indicator values of the higher plants in the Hungarian flora. *Acta Botanica Hungarica*, **39**: 97–181.
- Boyko CB, Bruce NL, Hadfield KA, Merrin KL, Ota Y, Poore GCB, Taiti S, Schotte M, Wilson GDF (Eds) (2008 onwards). World Marine, Freshwater and Terrestrial Isopod Crustaceans database. <http://www.marinespecies.org/isopoda> elérés: 2019-11-23.
- Böhlöni J, Molnár Z, Kun A (szerk.) 2011: Magyarország Élőhelyei. Vegetációtípusok leírása és határozója, ÁNÉR 2011., MTA Ökológiai és Botanikai Kutatóintézet, Vácrátót, 441 pp.
- Bursell E 1955. The transpiration of terrestrial isopods. *Journal of Experimental Biology*, **32**(2), 238–255.
- Bradford MA, Tordoff GM, Eggers T, Jones TH, Newington JE, 2002. Microbiota, fauna, and mesh size interactions in litter decomposition. *Oikos*, **99**(2): 317–323
- Brereton JLG 1956. A study of some factors controlling the population of some terrestrial. PhD Thesis: Oxford University. – idézi Paris OH 1963.
- Brereton JLG 1957. The distribution of woodland isopods. *Oikos*, **8**: 85–106.
- Brody MS 1991. Variation in reproductive output of the isopod *Armadillidium vulgare*. *Crustacean Issues*, **7**: 171–179.
- Brody MS, Edgar MH, Lawlor LR 1983. A cost of reproduction in a terrestrial isopod. *Evolution*, **37**(3): 653–655.
- Brody MS, Lawlor LR 1984. Adaptive variation in offspring size in the terrestrial isopod, *Armadillidium vulgare*. *Oecologia (Berl)*, **61**: 55–59.
- Broly P, Mullier R, Deneubourg J-L, Devigne C 2012. Aggregation in woodlice: social interaction and density effects. *Zookeys*, **176**: 133–144.
- Broly P, Deneubourg J-L, Devigne C 2013. Benefits of aggregation in woodlice: a factor in the terrestrialization process? *Insectes Sociaux*,
- Campos-Filho IS, Araujo PB, Bichuette ME, Trajano E, Taiti S 2014. Terrestrial isopods (Crustacea: Isopoda: Oniscidea) from Brazilian caves. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **172**(2), 360–425.
- Campos-Filho IS, Bichuette ME, Taiti S 2016. Three new species of terrestrial isopods (Crustacea, Isopoda, Oniscidea) from Brazilian caves. *Nauplius*, **24**.
- Campos-Filho IS, Bichuette ME, Araujo PB, Taiti S 2017. Description of a new species of *Cylindroniscus Ancangeli*, 1929 (Isopoda: Oniscidea) from Brazil, with considerations on the family placement of the genus. *North-Western Journal of Zoology*, **13**(2): 227–233.
- Cardillo M, Orme CDL, Owens IPF 2005. Testing for latitudinal bias in diversification rates: An example using New World birds. *Ecology*, **86**: 2278–2287.
- Cardoso RS, Defeo O 2003. Geographical patterns in reproductive biology of the Pan-American sandy beach isopod *Excirolana braziliensis*. *Marine Biology*, **143**(3): 573–581.
- Cardoso RS, Defeo O 2004. Biogeographical patterns in life history traits of the Pan-American sandy beach isopod *Excirolana braziliensis*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **61**: 559–568.
- Carefoot TH 1973. Feeding, food preference, and the uptake of food energy by the supralittoral isopod *Ligia pallasii*. *Marine Biology*, **18**: 228–236.
- Carefoot T, Mann M, Kalwa S 1990. The effect of desiccation on oxygen uptake in terrestrial isopods. In: Biology of Terrestrial Isopods III, Third International Symposium, pp. 157–164. Poitiers. 10–12 July
- Carefoot TH, Taylor BE 1995. *Ligia*: a prototypal terrestrial isopod. *Crustaceana*, **9**: 47–60.
- Carefoot TH, Taylor BE, Brett K 1998. A day in the life of an isopod: time and energy allocations in the semiterrestrial *Ligia pallasii*. *Israel Journal of Ecology and Evolution*, **44**(3–4), 463–471.
- Case TJ 1990. Invasion resistance arises in strongly interacting species-rich model competition communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **87**(24): 9610–9614.
- Castañeda LE, Lardies MA, Bozinovic F 2004. Adaptive latitudinal shift in the thermal physiology of a terrestrial isopod. *Evolutionary Ecology Research*, **6**: 579–593
- Caubet Y 1998. Individual life histories in terrestrial isopod populations: a simulation program. *Israel Journal of Zoology*, **44**: 423–437.
- 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.
- Caubet Y, O'Farrell G, Lefebvre F 2008. Geographical variability of aggregation in terrestrial isopods: What is the actual significance of such behaviour? in Zimmer M, Charfi-Cheikhrouha & Taiti S (eds) *Proceedings of the International Symposium of Terrestrial Isopod Biology*, Biology – ISTIB-7, Shaker Verlag: Aachen, Germany, pp.137–148.
- Charlesworth B 1980. *Evolution in Age-structured Populations* - Cambridge Univ. Press
- Chelazzi G, Ferrara F 1978. Researches on the coast of Somalia, the shore and the dune of Sar Uanle. 19. Zonation and activity of terrestrial isopods (Oniscoidea). *Monit. Zool. Ital. N.S. Suppl.* **11**: 8: 189–219.
- Christensen B 1983. Genetic variation in coexisting sexual diploid and parthenogenetic triploid *Trichoniscus pusillus* (Isopoda, Crustacea). *Hereditas*, **98**(2): 201–207.

- Christensen B, Noer H, Theisen BF 1987. Differential reproduction of coexisting clones of triploid parthenogenetic *Trichoniscus pusillus* (Isopoda, Crustacea), *Hereditas*, **106**: 89-95.
- Clarke GM 1993. Fluctuating asymmetry of invertebrate populations as a biological indicator of environmental quality. *Environmental Pollution*, **82** (2) 207–211.
- Cloudsley-Thompson JL 1956. Studies in diurnal rhythms. VI. Humidity responses and nocturnal activity in woodlice (Isopoda). *J Exp Biol*, **33**: 576-582.
- Cloudsley-Thompson JL 1959. Microclimate, diurnal rhythms and the conquest of the land by arthropods. *Int J Bioclimatol Biometeorol B*, **3**: 1-8.
- Cloudsley-Thompson JL 1977. The water and temperature relations of woodlice. Meadowfield Press Ltd., Shildon VI+84 pp.
- Cloudsley-Thompson JL 1988. Evolution and Adaptation of Terrestrial Arthropods, Springer, pp.135.
- Cloudsley-Thompson JL, Constantinou C 1987. Humidity reactions and aggregation in woodlice (Isopoda, Oniscoidea). *Crustaceana*, **53**: 43-48.
- Cohen N 1988. Soil invertebrate communities in the Segev wood. Population structure and reproductive strategies of two pillbugs: *Armadillo officinalis* and *Schizidium tiberianum* in the Segev wood. MSc Thesis, Technion, Haifa, pp. 119
- Cole LC 1946. A study of the cryptozoa of an Illinois woodland. *Ecol.Monogr.*, **16**: 49-86.
- Compère P 1991. Fine structure and elaboration of the epicuticle and the pore canal system in tergite cuticle of the land isopod *Oniscus asellus* during a moulting cycle - pp. 169-175 in: P.Juchault & J.P.Mocquard (eds.). 'Third Symposium on the Biology of Terrestrial Isopods', Poitiers
- Compère P 1995. Fine structure and morphogenesis of the sclerite epicuticle in the Atlantic 19 shore crab *Carcinus maenas*. *Tissue and Cell*, **27**: 525-538
- Connell JH 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, **199**(4335): 1302-1310.
- Cooper SJB, Saint KM, Taiti S, Austin AD, Humphreys WF 2008. Subterranean archipelago: mitochondrial DNA phylogeography of stygobitic isopods (Oniscidea : Haloniscus) from the Yilgarn region of Western Australia. *Invertebrate Systematics*. **22**(2): 195–203.
- Cox CB 2001 The biogeographic regions reconsidered. *Journal of Biogeography*, **28**: 511–523.
- Crawford CS, Warburg MR 1982. Water balance and apparent oocyte resorption in desert millipedes. *J. Exp. Zool.*, **222**: 215-226
- Craul PJ, Klein CJ 1980. Characterization of streetside soils of Syracuse, New York. *Metria* **3**: 88–101.
- Colwell RK, Lees DC 2000 The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *TREE*, **15**(2): 70-76.
- Csiki E 1926. Magyarország szárazföldi Isopodái (Isopoda terrestria Hungariae). *Annales Historico-naturales Musei Nationales Hungarici*, **23**: 1-79.
- Csongor G 1957. Természetvédelmi feladataink Szeged környékén I. Zombói erdő.- MFM Évk. 216-236.
- Csonka D 2017. Isopoda közösségek szerveződésének ökomorfológiai háttere. PhD disszertáció, ÁTE, Aujeszky Aladár Elméleti Állatorvostudományok Doktori Iskola, pp. 135. <http://www.huvea.hu/handle/10832/1712?show=full>
- Csonka D, Halasy K, Mrak P, Strus J, Hornung E 2011. Eco-morphological comparison of three *Armadillidium* species (Crustacea: Oniscidea). 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. 45-46.(ISBN:978-961-6822-09-1)
- Csonka D, Halasy K, Mrak P, Štrus J, Hornung E 2012. Armadillidium-fajok (Isopoda: Oniscidea) élőhelyi adaptációjának morfológiai háttere. *Természetvédelmi Közlemények*, **18**: 115-126. <http://www.mbtktv.mtesz.hu/tvk2012.html>
- 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.
- Csonka D, Halasy K, Hornung E 2014a. Eco-morphological comparison on the marsupium of terrestrial isopods (Crustacea, Isopoda, Oniscidea). Abstract book of 9th ISTIB, Poitiers/France, 26-30. June, 2014. p. 34.
- Csonka D, Huber J, Ziegler A, Halasy K, Hornung E 2014b. The morphology of tergal cuticle in two isopod species (Crustacea, Isopoda, Oniscidea). Abstract book of 9th ISTIB, Poitiers/France 26-30. June, 2014. p. 108.
- Csonka D, Halasy K, Hornung E 2015. Histological studies on the marsupium of two terrestrial isopods (Crustacea, Isopoda, Oniscidea). *Zookeys*, **515**: 81–92.
- 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.
- Csordás B, Kotschán J, Hegyessy G 2005. Két ritka ászkarak (*Oniscus asellus* Linnaeus, 1758 és *Protracheoniscus major* (Dollfus, 1903)) újabb előfordulásai Magyarországon (Crustacea: Isopoda: Oniscidea). *Folia historico naturalia Musei Matraensis*, **29**: 81-83.
- Csuzdi C, Pavlicek T, Nevo E 2008. Is *Dichogaster bolau* (Michaelsen, 1891) the first domicole earthworm species? *Eur J Soil Biol* **44**(2):198–201.
- Currie DJ, Mittelbach GG, Cornell HV, Field R, Guégan JF, Hawkins, BA, ... & Turner JRG 2004. Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecology letters*, **7**(12), 1121-1134.
- Daily G. 2003. What are ecosystem services. Global environmental challenges for the twenty-first century: Resources, consumption and sustainable solutions, 227-231.
- Dailey TM, Claussen DL, Ladd GB, Buckner ST 2009. The effects of temperature, desiccation, and body mass on the locomotion of the terrestrial isopod, *Porcellio laevis*. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A*, **153**: 162 – 166.
- Dangerfield JM 1997. Growth and survivorship in juvenile woodlice: Is birth mass important? *Ecography*, **20**: 132-136.
- Dangerfield JM Hassall M 1992. Phenotypic variation in the breeding phenology of the woodlouse *Armadillidium vulgare*. *Oecologia*, **89**(1): 140-146.
- Dangerfield JM, Hassall M 1994. Shelter site use and secondary sex ratios in the woodlice *Armadillidium vulgare* and *Porcellio scaber* (Crustacea: Isopoda). *J. Zool. Lond.*, **233**: 1-7.

- Dangerfield JM, Telford SR 1990. Breeding phenology, variation in reproductive effort and offspring size in a tropical population of the woodlouse *Porcellionides pruinosus*. *Oecologia*, **82**: 251-258.
- Dangerfield JM, Telford SR 1994. Population size structure and sex ratios in some woodlice (Crustacea: Oniscidea) from southern Afrika. *J. Top. Ecol.*, **10**: 261-271.
- Dangerfield JM, Telford SR 1995. Tactics of reproduction and reproductive allocation in four species of woodlice from southern Africa *Journal of Tropical Ecology*, **11**: 641-649.
- Databank of Slovak fauna <http://www.dfs.sk> – utolsó elérés: 2008. 04. 09.
- David P, Hingle A, Fowler K, Pomiankowski A 1999. Commentary-measurement bias and fluctuating asymmetry estimates, *Anim. Behav.*, **57**: 251–253.
- Davis RC 1984. Effect of weather and habitat structure on the population dynamics of isopods in a dune grassland. *Oikos*, **42**: 387-395.
- Davis RC, Hassall M, Sutton SL 1977. The vertical distribution of isopodss and diplopods in a dune grassland. *Pedobiologia*, **17**:320-329.
- De'Ath G 2002. Multivariate regression trees: a new technique for modeling species-environment relationships. *Ecology*, **83**(4): 1105-1117,
- Deák JÁ 2006. Morfológia–talaj–növényzet kapcsolatának mintázat-vizsgálata a Dorozsma-Majsai-homokháton. in: Táj, környezet és társadalom (eds. Kiss, A., Mezősi, G., Sümeghy, Z.). SZTE Éghajlattani és Tájföldrajzi Tanszék, SZTE Természeti Földrajzi és Geoinformatikai Tanszék, Szeged
- 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.
- Defeo O, Gómez J 2005. Morphodynamics and habitat safety in sandy beaches: life-history adaptations in a supralittoral amphipod. *Marine Ecology Progress Series*, **293**: 143-153.
- Den Boer PJ 1961. The ecological significance of activity patterns in the woodlouse *Porcellio scaber* Latr. (Isopoda). *Arch.Néer.Zool.*, **14**: 283-409.
- Denno RF, Grissell EE 1979. The adaptiveness of wing-dimorphism in the salt-marsh-inhabiting planthopper, *Prokelisia marginata* (Homoptera: Delphacidae). *Ecology*, **60**: 221-236.
- Derbák D 2017. *Mesoniscus graniger* (Frivaldsky, 1865) barlangi ászkarák faj életmenetének és morfológia jellemzőinek vizsgálata. BSc szakdolgozat, ÁTE Budapest, pp 37
- Derbák D, Dányi L, Hornung E 2018. Life history characteristics of a cave isopod (*Mesoniscus graniger* Friv.). In: Hornung E, Taiti S, Szlavecz K (Eds) Isopods in a Changing World. *ZooKeys* 801: 359–370.
- de Oliveira MPA, Bastos-Pereira R, Torres SHS, Pereira TS, Batista FM, Alves JP, Moretti Iniestac LF, Bouzanc RS, Chagas-Jrd A, Prouse X, Pietrobone T, Ferreira RL 2019. Choosing sampling methods for Chilopoda, Diplopoda and Isopoda (Oniscidea): A case study for ferruginous landscapes in Brazilian Amazonia. *Applied Soil Ecology*, **143**, 181-191.
- De Smedt P, Boeraeve P, Arijs G, Segers S 2018. Woodlice of Belgium: an annotated checklist and bibliography (Isopoda, Oniscidea). *ZooKeys*, (801), 265.
- De Smedt P, Baeten L, Proesmans W, Van de Poel S, Van Keer, Giffard B, Martin L, Vanhulle R, Brunet J, Cousins S A O, Decocq G, Deconchat M, Diekmann M, Gallet-Moron E, Le Roux V, Liira J, Valdés A, Wulf M, Andrieu E, Hermey M, Bonte D, Verheyen K 2019. Strength of forest edge effects on litter-dwelling macro-arthropods across Europe is influenced by forest age and edge properties. *Diversity and Distributions*.
- Devigne C, Broly P, Deneubourg J-L 2011. Individual preferences and social interactions determine the aggregation of woodlice. *PLoS One*. 2011, 6(2):e17389. Epub Feb 25.
- Dévai G, Miskolczi M 1987. Javaslat egy új környezetminősítő értékelési eljárásra a szitakötők hálótérkép szerinti előfordulási adatai alapján. *Acta Biol. Debrecina*, **20**: 33–54.
- Dias AT, Krab EJ, Mariën J, Zimmer M, Cornelissen JHC, Eilers J, Wardle DA, Berg MP 2013. Traits underpinning desiccation resistance explain distribution patterns of terrestrial isopods. *Oecologia*, **172**:667–677.
- Dias N, Sprung M, Hassall M 2005. The abundance and life histories of terrestrial isopods in a salt marsh of the Ria Formosa lagoon system, southern Portugal. *Marine Biology*, **147**: 1343-1352.
- Dixie B, White H, Hassall M 2015. Effects of microclimate on behavioural and life history traits of terrestrial isopods: implications for responses to climate change. *ZooKeys*, **515**: 145-157.
- Djukic I, Kepfer-Rojas S, Kappel Schmidt I, Steenberg Larsen K, Beier C, Berg B, Verheyend K, TeaComposition team 2018. Early stage litter decomposition across biomes. *Science of the Total Environment*, **628**: 1369-1394.
- Domokos T 2014. Szórványadatok Budapest belterületének – különös tekintettel a temetőkre – szárazföldi malakofaunájához. *Folia Historico-Naturalia Musei Matraensis* **38**: 9-22.
- Donker MH, Van Capelleveen H, Van Straalen NM 1993a. Metal contamination affects size-structure and life-history dynamics in isopod field populations. *Ecotoxicology of metals in invertebrates* (szerk. Dallinger R, Rainbow PH) CRC Press, pp: 383-399.
- Donker MH, Zonneveld C, van Straalen NM 1993b. Early reproduction and increased reproductive allocation in metal adapted populations of the terrestrial isopod *Porcellio scaber*. *Oecologia*, **96**: 316–323.
- Drahokoupilová T, Tuf IH 2012. The effect of external marking on the behaviour of the common pill woodlouse *Armadillidium vulgare*. *ZooKeys*, **176**: 145-154.
- Drobne D 1997. Terrestrial isopods - a good choice for toxicity testing of pollutants in the terrestrial environment. *Environmental Toxicology and Chemistry*, **16**(6): 1159–1164.
- Drobne D, Blažič M, van Gestel CAM, Lešer V, Zidar P, Jemec A, Trebše P 2008. Toxicity of imidacloprid to the terrestrial isopod *Porcellio scaber* (Isopoda, Crustacea). *Chemosphere*, **71**: 1326-1334.
- Drobne D, Hopkin SP 1994. Ecotoxicological laboratory tests for assessing the effects of chemicals on terrestrial isopods. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, **53**: 390-397.
- Dudich E 1928. Faunisztikai jegyzetek III. *Állattani Közlemények*, **25**: 35-45
- Dudich E 1942. Nachträge und Berichtigungen zum Crustaceen-Teil des ungarischen Faunen- kataloges II . *Fragm. Faun. Hung.* **5**: 1-13.

- Dudich E. 1954. Állatföldrajz, Egyetemi jegyzet I— II. Kézirat. — Budapest, 1—98., 1—204
- Dufrene M & Legendre P 1997. Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, **67**:345-366.
- Dukes, JS, Mooney, HA 1999. Does global change increase the success of biological invaders? *TREE* vol. **14**(4): 135-139.
- Dufrene M, Legendre P 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monograph*, **67**: 345–366.
- Dures SG, Cumming GS 2010. The confounding influence of homogenising invasive species in a globally endangered and largely urban biome: Does habitat quality dominate avian biodiversity? *Biological Conservation*, **143**(3), 768-777.
- Edney EB 1951. The evaporation of water from woodlice and the millipede *Glomeris*. *Journal of Experimental Biology*, **28**(1), 91-115.
- Edney EB 1954. Woodlice and the land habitat. *Biol.Rev.(Camb)*, **29**:185-219.
- Edney E 1968. Transition from Water to Land in Isopod Crustaceans. *American Zoologist*, **8**(3): 309-326.
- Edney EB, Allen W, McFarlane J 1974. Predation by terrestrial isopods. *Ecology*, **55**: 428-433.
- Ellenberg 1992. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica*, **18**: 1-158.
- Elton CS 2000. Ecology of invasions by animals and plants. The university of Chicago Press, Chicago
- Faberi AJ, López AN, Clemente NL, Manetti PL 2011. Importance of diet in the growth, survivorship and reproduction of the no-tillage pest *Armadillidium vulgare* (Crustacea: Isopoda). *Revista Chilena de Historia Natural*, **84**: 407-417.
en:<<http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=369944299008>> ISSN 0716-078X
- Farkas S 1998. Population dynamics, spatial distribution, and sex ratio of *Trachelipus rathkei* Brandt (Isopoda: Oniscidea) in a wetland forest by the Drava river, *Isr. J. Zool.* **44**: 323–331.
- Farkas S 1999. Isopodák szünbiológiai vizsgálata a Dráva-ártéren. PhD disszertáció . JATE, Szeged. 125 pp
- Farkas S 2003. First record of *Protracheoniscus franzi* Strouhal, 1948 (Isopoda, Oniscidea: Porcellionidae) from Hungary. *Acta. Phytopath. Entom. Hung.* **38**: 385–390.
- Farkas S. 2004a. First record of *Proporcellio vulcanius* (Verhoeff, 1908) (= *P. quadriseriatus*) (Isopoda, Oniscidea: Porcellionidae) from Hungary. *Acta. Phytopath. Entom. Hung.* **39**: 399–404.
- Farkas S 2004b. Data to the knowledge of the terrestrial isopod (Isopoda: Oniscidea) fauna of Somogy county (Hungary: South Transdanubia). *Somogyi Múzeumok Közleményei*, **16**: 313–323.
- Farkas S 2004c. Data to the knowledge of the terrestrial Isopod (Isopoda: Oniscidea) fauna of the Mecsek Mountains (Hungary: South Transdanubia). *Folia Comloensis*, **13**: 69–78.
- Farkas S 2005. Data to the knowledge of the terrestrial Isopod (Isopoda: Oniscidea) fauna of Baranya county (Hungary: South Transdanubia). *Acta Agraria Kaposváriensis*, **9**(1): 67–86.
- Farkas S 2006. Tolna megye szárazföldi ászkaráfaunájának (Isopoda: Oniscidea) alapvetése. *Állatt. Közl.*, **91**(1): 29 - 42.
- Farkas S 2007. The terrestrial isopod fauna of South Transdanubia (Hungary). *Somogyi Múzeumok Közleményei B Természettudomány* **17**: 159–168.
- Farkas S, Hornung E, Morschhauser T 1999. Composition of isopod assemblages in different habitat types –in: Soil Zoology in Central Europe (eds. Tajovsky, K. & Pizl, V.) Proc. Of the 5th Central European Workshop on Soil Zoology, Ceske Budejovice, 1999.
- Farkas S, Vadkerti E 2002. First Record of *Armadillidium nasutum* Budde-Lund, 1885 (Isopoda, Oniscidea: Armadillidae) from Hungary. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, **37**(4): 407-408.
- Farkas S, Vilisics F 2006. A Mecsek szárazföldi ászkarák együttese (Isopoda: Oniscidea). In: Fazekas, I. (ed.): A Mecsek állatvilága 1. / The fauna of the Mecsek Mts. 1, Hungary. *Folia comloensis*, **15**: 25–34.
- Farkas S, Vilisics F 2013. Magyarország szárazföldi ászkarák faunájának határozója (Isopoda: Oniscidea). *Natura Somogyiensis*, **23**: 89-124.
- Fehér Z, Majoros G, Varga A 2006. A scoring method for the assessment of rarity and conservation value of the aquatic molluscs in Hungary. *Heldia*, **6**: 101–114.
- Fekete G, Molnár Z, Horváth F 1997. A magyarországi élőhelyek leírása, határozója és a Nemzeti Élőhely-osztályozási Rendszer. Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest, 374 pp.
- Ferrara F, Maschwitz U, Steghaus-Kovac S, Taiti S 1987. The Genus *Exallonicus* Stebbing, 1911 (Crustacea, Oniscidea) and its relationship with social insects. *Pubblicazioni dell'Istituto di Entomologia dell'Università di Pavia*, **36**: 43-46.
- 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) Th e Biology of Terrestrial Isopods. III. Proceedings of the Th ird International Symposium on the Biology of Terrestrial Isopods. Poitiers, France. 10-12 July , 1990. Universiteit de Poitiers, France. 221 pp.
- Ferenți S, Lucaci M, Mihaș A 2015. Terrestrial Isopods from Salonta town, western Romania. *South Western Journal of Horticulture, Biology and Environment* **6** (1): 21–31.
- Fernandes CS, Batalha M A, Bichuette ME 2016. Does the Cave Environment Reduce Functional Diversity? *PloS one*, **11**(3): e0151958.
- Ferrara F, Paoli P, Taiti S 1991. Morphology of the pleopodal lungs in the Eubelidae (Crustacea, Oniscidea). pp. 169-175. In, Juchault, P. and J.P. Mocquard (Eds) the Biology of Terrestrial Isopods. III. Proceedings of the third International Symposium on the Biology of Terrestrial Isopods. Poitiers, France. 10-12 July, 1990. Universiteit de Poitiers, France. 221 pp.
- Ferrara F, Paoli P, Taiti S 1994. Philosciids with pseudopodal lungs? The case of the genus *Aphiloscia* Budde-Lund, 1908 (Crustacea: Isopoda: Oniscidea), with a description of six new species . *Journal of Natural History* (London), **28**: 1231 - 1264.
- Ferrara F, Paoli P, Taiti S 1997. An original respiratory structure in the xeric genus *Periscyphis* Gerstaecker, 1873 (Crustacea: Oniscidea: Eubelidae). *Zoogischer Anzeiger*, **235**: 147 - 156.
- Flasarova M 2000. Übersicht über die faunistische Erforschung der Landasseln (Isopoda, Oniscidea) in der Tschechischen Republik. *Crustaceana*, **73**(5): 585-608.
- Forró L, Farkas S 1998. Checklist, preliminary distribution maps, and bibliography of woodlice in Hungary. *Miscellanea*

- Zoologica Hungarica*, **12**: 21–44.
- Frankel B, 1978. The identification of gravid females of two subspecies of *Trichoniscus pusillus* Brandt (Crustacea: Isopoda). *Journal of natural History*, **12**: 177–183.
- Frankel B, Sutton SL, Fussey GD 1981. The sex ratios of *Trichoniscus pusillus* Brandt (Crustacea: Oniscoidea). *Journal of natural History*, **15**: 301–307.
- Frivaldszky J. 1865: Adatok a magyarhoni barlangok faunájához. Matematikai és Természettudományi Közlemények III, 2–52.
- Fussey GD 1984. The distribution of the two forms of the woodlouse *Trichoniscus pusillus* Brandt (Isopoda: Oniscoidea) in the British Isles: a reassessment of geographic parthenogenesis, *Biological Journal of the Linnean Society*, **23**: 309–321.
- Gadgil M, Bossert W 1970. Life historical consequences of natural selection. *Am. Nat.*, **104**: 1–24.
- Gallé L 2013. A szupraindividuális biológia alapjai: Populációk és közösségek ökológiája – egyetemi jegyzet, JATEPress, Szeged, pp. 403.
- Gallé L, Györfy Gy, Hornung E, Körmöczy L 1989. Indication of environmental heteromorphy and habitat fragmentation by invertebrate communities in grassland - In: J.Bohac, V.Ruzicka, eds., Bioindicators deteriorationis regionis I-II., Proc. Vth Int. Conf., Ceske Budejovice, pp.167–170.
- Ganter PF, Hanton WK 1984. A note on the cause of skewed sex ratios in populations of terrestrial isopods in North Carolina. *Crustaceana*, **46**(2): 154–159.
- Gaston KJ 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature*, **405**: 220–227.
- Gaston KJ, Blackburn TM 2000. Pattern and Process in Macroecology. Blackwell Publ. ISBN 0-632- 05653-3 pp. 377.
- Garthwaite RL, Lawson R, Sassaman C 1995. Population genetics of *Armadillidium vulgare* in Europe and North America. In: Alikhan MA (ed). Crustacean Issues 9: Terrestrial Isopod Biology. Balkema: Rotterdam. 145–199.
- Gibb H, Hochuli DF 2002. Habitat fragmentation in an urban environment: large and small fragments support different arthropod assemblages. *Biological Conservation*, **106**: 91–100.
- Giesel JT 1976. Reproductive strategies as adaptations to life in temporally heterogeneous environments. *Annu. Rev. Ecol.Syst.* **7**: 57–79.
- Gist CS, Crossley Jr. DA 1973. A method for quantifying pitfall trapping. *Environmental Entomology*, **2**(5): 951–952.
- Giurginca A 2006. On some Oniscoidea and Diplopoda from Bucharest Romania. *Arch Biol Sci*, **58**: 31–35.
- Giurginca A, Nae A, Popa I 2006. Oniscoidea (Isopoda, Malacostraca) from the Piatra Craiului National Park in Romania. <http://www.doiserbia.nb.rs/img/doi/0354-4664/2006/0354-46640601025G.pdf>
- Giurginca A, Baba SC, Munteanu C-M 2017. New data on the Oniscoidea, Diplopoda and Chilopoda from urban parks of Bucharest. *North-Western Journal of Zoology*, **13** (2): e161306
http://biozoojournals.ro/nwjz/content/v13n2/nwjz_e161306_Giurginca.pdf
- Goddard MA, Dougill AJ, Benton TG 2010. Scaling up from gardens: biodiversity conservation in urban environments. *Trends in ecology & evolution*, **25**(2), 90–98.
- Godet JP, Demuyne S, Waterlot C, Lemièrre S, Souty-Grosset C, Douay F, Leprêtre A, Pruvot C 2012. Fluctuating asymmetry analysis on *Porcellio scaber* (Crustacea, Isopoda) populations living under metals-contaminated woody habitats. *Ecological Indicators*, **23**: 130–139.
- Gomes V, Ribeiro R, Carretero MA 2011. Effects of urban habitat fragmentation on common small mammals: species versus communities. *Biodiversity and Conservation* **20**: 3577–3590.
- Gongalsky KB, Kuznetsova DM 2011. Fauna and population of woodlice (Isopoda, Oniscoidea) of Abrau peninsula (the northwestern Caucasus). *Zoologitseskij Zhurnal* **90**(8): 916–922.
- Greenaway P, Warburg MR 1998. Water fluxes in terrestrial isopods. *Israel Journal of Zoology*, **44**(3–4), 473–486.
- Greenslade PJM 1964. Pitfall trapping as a method for studying populations of Carabidae (Coleoptera). *Journal of Animal Ecology*, **33**(2):
- Gregory SJ 2009. Woodlice and Waterlice (Isopoda: Oniscoidea & Asellota) in Britain and Ireland. Shrewsbury: FSC Publications. ISBN: 978-0-9557672-8-9, pp. 175
- Gregory SJ, Hornung E, Korsós Z, Barber AD, Jones RE, Kime RD, Lewis JGE, Read HJ 2009. Woodlice (Isopoda: Oniscoidea) 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. 301–310. <http://www.jstor.org/stable/2632>
- Groffman PM, Cavender-Bares J, Bettez ND, Grove JM, Hal SJ, Heffernan JB, Hobbie SE, Larson KL, Morse JL, Neill C, Nelson K, O'Neil-Dunne J, Ogden L, Pataki DE, Polsky C, Chowdhury RR, Steele MK 2014. Ecological homogenization of urban USA. *Frontiers in Ecology and the Environment* **12**:74–81.
- Groffman PM, Avolio M, Cavender-Bares J, Bettez ND, Grove JM, Hall SJ, Hobbie SE, Larson KL, Lerman SB, Locke DH, Heffernan JB, Morse JL, Neill C, Nelson KC, O'Neil-Dunne J, Pataki DE, Polsky C, Chowdhury RR, Trammell TLE 2017. Ecological homogenization of residential macrosystems. *Nature Ecology & Evolution*, **1**(7), s41559–017
- Gruber G, Taiti S 2004. Morphology of the respiratory apparatus in the family Armadillidae (Crustacea, Isopoda, Oniscoidea). p. 63. 6th International Symposium on the Biology of Terrestrial Isopods. University of Aveiro . Aveiro, Portugal. Abstract Book. p 77.
- Grundy AJ, Sutton SL 1989. Year class splitting in the woodlouse *Philoscia muscorum* explained through studies of growth and survivorship. *Holarctic Ecology*, **12**:112–119.
- Gruner H 1966. Die Tierwelt Deutschlands. 53. Teil. Krebstiere oder Crustacea. V. Isopoda, 2. Lieferung, pp. 151–380; Jena.
- Györfy G, Kincsek I 1986. The Cicadinea fauna of sodic zonation at the Southern Lowlands. *Acta Biol.Szeged.*, **32**:157–174
- Györfy G, Karsai I 1991. Estimation of the spatio-temporal rearrangement in a patchy habitat and its application to some Auchenorrhyncha populations. *J.Anim.Ecol.*, **60**: 843–855.
- Haider T 1997. Urban climates and heat islands: albedo, evapotranspiration, and anthropogenic heat. *Energy and Buildings* **25**: 99–103.

- Hanski I 1989. Metapopulation dynamics: does it help to have more of the same? *Trends in Ecol. Evol.*, **4**:113-114
- Hanlon RDG, Anderson JM 1980. Influence of macroarthropod feeding activities on microflora in decomposing oak leaves. *Soil Biology and Biochemistry*, **12** (3): 255–261.
- Harding PT, Sutton SL 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.
- Hassall M 1996. Spatial variation in favourability of a grass heath as a habitat for woodlice (Isopoda: Oniscidea). *Pedobiologia*, **40**: 514-528.
- Hassall M, Dangerfield JM 1997. The population dynamics of a woodlouse, *Armadillidium vulgare*: an example of biotic compensatory mechanisms amongst terrestrial macrodecomposers? *Pedobiologia*, **41**(4): 342-360.
- Hassall M, Davis RC, Procter D 1992. Lateral Movements of Isopods in a Dune Grassland - Proc. 4th ECE/XIII.SIEEC, Gödöllő, **2**: 733-740.
- Hassall M, Edwards DP, Carmenta R, Derhé MA, Moss A 2010. Predicting the effect of climate change on aggregation behaviour in four species of terrestrial isopods. *Behaviour*, **147**(2): 151-164.
- Hassall M, Helden A, Benton T 2003. Phenotypic plasticity and interpopulation differences in life history traits of *Armadillidium vulgare* Isopoda:Oniscidae). *Oecologia*, **137**(1): 85-89.
- Hassall M, Helden A, Goldson A, Grant A 2005. Ecotypic differentiation and phenotypic plasticity in reproductive traits of *Armadillidium vulgare* (Isopoda: Oniscidea). *Oecologia*, **143**: 51-60.
- Hassall M, Sutton SL 1978. The role of isopods as decomposers in a dune grassland ecosystems. *Sci. Proc. R. Dublin Soc.*, **6**: 235-245
- Hassall M, Turner JG, Rands MRW 1987. Effects of terrestrial isopods on the decomposition of woodland leaf litter. *Oecologia*, **72**: 597-604.
- Hassall M, Tuck J, Smith DW, Gilroy JJ, Addison RK 2002. Effects of spatial heterogeneity on feeding behaviour of *Porcellio scaber* (Isopoda: Oniscidea). *European Journal of Soil Biology*, **38**(1): 53-57.
- Heeley W. 1941. Observations on the life-histories of terrestrial isopods. *Proceedings of the Zoological Society of London (B)*, **111**: 79-149.
- Helden AJ, Hassall M 1998. Phenotypic plasticity in growth and development rates of *Armadillidium vulgare* (Isopoda: Oniscidea). *Israel Journal of Zoology*, **44**(3-4): 379-394.
- Hengeveld R 1999. Dynamic biogeography. Cambridge University Press, 249 pp.
- Herold W 1925. Untersuchungen zur Ökologie und Morphologie einiger Landasseln - *Z. Morphol. Ökol. Tiere*, **4**: 337-415.
- Herold W 1930. Beiträge zur Verbreitung und Ökologie der Landisopoden des Ostbaltikums. *Z. Morphol. Ökol. Tiere*, **18**: 474-535.
- Herreid CF 1969a. Water loss of crabs from different habitats. *Comparative Biochemistry and Physiology*, **28**: 829-839.
- Herreid CF 1969b. Integument permeability of crabs and adaptation to land. *Comparative Biochemistry and Physiology*, **29**: 423-429.
- Hillebrand H 2004. On the generality of the latitudinal diversity gradient. *The American Naturalist*, **163**: 192-211.
- Hoese B 1981. Morphologie und Funktion des Wasserleitungssystems der terrestrischen Isopoden (Crustacea, Isopoda, Oniscoidea). *Zoomorphology*, **98**: 135-167.
- 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.
- Hoese B 1983. Struktur und Entwicklung der Lungen der Tylidae (Crustacea, Isopoda, Oniscoidea). *Zoologische Jahrbücher , Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere*, **109**: 487-501.
- Hoese B 1984. The marsupium in terrestrial isopods. *Symp. Zool. Soc.Lond.*, **53**:65-76.
- Hoese B, Janssen HH 1989. Morphological and physiological studies on the marsupium in terrestrial isopods. *Monit. Zool. Ital.(NS) Monogr.*, **4**:153-173.
- Hoffmann AA 2010. Physiological climatic limits in Drosophila: patterns and implications. *J Exp Biol.*, **213**(6): 870-80.
- Holgate P 1967. Population survival and life history phenomena. *Journal of theoretical Biology*, **14**: 1-10.
- Holdich DM, 1984. The cuticular surface of woodlice: a search for receptors. Symposia of the Zoological Society of London, **53**: 9-48.
- Holdich DM, Lincoln RJ 1974. An investigation of the surface of the cuticle and 8 associated sensory structures of the terrestrial isopod, *Porcellio scaber*. *Journal of Zoology (Cambridge)* **172**: 469-482.
- Honek A, Martinkova Z, Saska P, Koprdiva S 2009. Role of post-dispersal seed and seedling predation in establishment of dandelion (*Taraxacum* agg.) plants. *Agriculture, ecosystems & environment*, **134**(1-2), 126-135.
- Hopkin SP 1991. A key to the woodlice of Britain and Ireland. *Field Studies*, **7**: 599-650.
- Hornung E 1984. The characteristics of the population of an Isopod species (*Trachelipus nodulosus* C.L.Koch) on a sandy soil grassland. *Acta Biol. Szeged.*, **30**: 153-158.
- Hornung E 1988. Preliminary data to the clutch-size of *Trachelipus nodulosus* C.L. Koch in different habitats. *Acta Biol. Szeged.*, **34**: 169-171.
- Hornung E 1989. Population dynamics and spatial distribution of *Trachelipus nodulosus* (C.L.Koch, 1838) (Crustacea Isopoda) in a sandy grassland - In: F.Ferrara, ed., *Monitore Zool. Ital. (N.S.) Monogr.* 4, pp.399-409. Il Sedicesimo, Firenze ISBN:IT ISSN 0391-1632
- Hornung E 1991. Isopod distribution in a heterogeneous grassland habitat - pp.73-79 in: P.Juchault & J.P.Mocquard (eds.). 'Third Symposium on the Biology of Terrestrial Isopods', Poitiers, Université de Poitiers, France
- Hornung E 1994. Szárazföldi Isopoda populációk reprodukciói stratégiái és tér-idő mintázata - kézirat, kandidátusi értekezés pp.1-97.
- Hornung E 1995/1996. Reproductive strategies and spatio-temporal patterns of terrestrial isopod populations. *Acta Biol. Szeged.*, **41**: 119-122.
- Hornung E 2011. Evolutionary adaptation of oniscidean isopods to terrestrial life: Structural – physiological – behavioural aspects. *Terrestrial Arthropod Reviews*, **4**:(2): 95-130.

- Hornung E, Fischer E, Farkas S 1998a. Tests on the isopod: *Porcellio scaber* - in: (eds. H. Lokke and C.A.M van Gestel) Handbook of Soil Invertebrate Toxicity Tests: New test systems for assessing sublethal effects of chemicals on the fauna in the soil ecosystem. Ecological & Environmental Toxicity (EET) Series, John Wiley & Sons Ltd. ISBN 0-471-97103-0. pp 207-226.
- Hornung E, Fischer E, Farkas S 1998b. Reproduction as an endpoint of sublethal toxicity tests in Isopods. *Israel J. Zool.*, **44**: 445-450.
- Hornung E, Szlavecz K 2003. Establishment of a Mediterranean Isopod (*Chaetophiloscia sicula* Verhoeff, 1908) in a North American Temperate Forest, Crustaceana Monographs 2 (2003) 181-189.
- Hornung E, Tartally A 2004. A *Platyarthrus schoblii* Budde-Lund 1885 (Isopoda: Oniscidea) és *Lasius neglectus* (Hymenoptera: Formicidae) együttes előfordulása Magyarországon. *Állattani Közlemények*, **89**(2): 17-22.
- Hornung E, Warburg MR 1993. Breeding patterns in the oniscid isopod, *Porcellio ficulneus* Verh., at high temperature and under different photophases. *Invertebrate reproduction & development*, **23**(2-3), 151-158.
- Hornung E, Warburg MR 1994. Oosorption and oocyte loss in a terrestrial isopod under stressful conditions. *Tissue and Cell*, **26**(2): 277-284
- Hornung E, Warburg MR 1995a. Isopod distribution at different scaling levels. Terrestrial isopod biology (ed. M.A. Alikhan) Crustacean Issues 9, (Balkema Publ.) 83-95. - Proceedings of a symposium held at the 1992 meeting of the American Society of Zoologists in Vancouver, B.C., sponsored by the Crustacean Society. Rotterdam; Brookfield, VT, USA: A.A. Balkema, 1995. ISBN: 9054101938
- Hornung E, Warburg MR 1995b. Seasonal changes in the distribution and abundance of isopod species in different habitats within the Mediterranean region of northern Israel. *Acta Oecologica*, **16**(4): 431-445.
- Hornung E, Warburg MR 1996. Intra-habitat distribution of terrestrial isopods. *European Journal of Soil Biology*, **32**(4): 179-185.
- Hornung E, Warburg MR 1998. Plasticity of a *Porcellio ficulneus* population under extrem weather conditions (a case study). *Israel Journal of Zoology*, **44**: 395-398.
- Hornung E, Warburg MR 1999. Diversity of terrestrial isopod species along a transect through northern Israel. *Biodiversity and Conservation*, **8**: 1469-1478.
- Hornung E, Gallé L, Györfy G, Kerekes J, Körmöczy L, Szőnyi G, Karsai I 1988. Különböző közösségek heteromorfia érzékenysége homokpusztai gyepeken - p.75, I. Magyar Ökológus Kongresszus, Budapest
- Hornung E, Kásler A, Tóth Z 2018. The role of urban forest patches in maintaining isopod diversity (Oniscidea). *ZooKeys*, **801**: 371-388.
- 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.
- Hornung E, Szlavecz K, Tuf IH 2007a. Variability of reproductive potential in terrestrial Isopods at regional and ecosystem scales. In: Tajovský, K. (ed.): 9th Central European Workshop on Soil Zoology, Abstract book. Institute of Soil Biology, Biology Centre, ASCR, v.v.i., České Budějovice: 28.
- Hornung E, Vajda Z, Gallé L 1992. Spatial dynamics of epigeic arthropod communities along an environmental gradient - Proc. 4th ECE/XIII. SIEEC, Gödöllő, **1**:168-173.
- Hornung E, Vilisics F, Tartally A 2005. Occurrence of *Platyarthrus schoblii* (Isopoda, Oniscidea) and its ant hosts in Hungary. *Eur. J. Soil Biol.*, **41**(3-4): 129-133.
- Hornung E, Tóthmész B, Magura T, Vilisics F 2007b. Changes of isopod assemblages along an urban-suburban-rural gradient in Hungary. *European Journal of Soil Biology*, **43**(3): 158-165.
- Hornung E, Vilisics F, Szlavecz K 2007c. Szárazföldi ászkarák (Isopoda, Oniscidea) fajok tipizálása hazai előfordulási adatok alapján (különös tekintettel a sikeres megtelepedőkre). *Természetvédelmi Közlemények*, **13**: 47-57.
- Hornung E, Vilisics F, Solymsos 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, Solymsos P 2009a. Ászkarák együttesek (Crustacea, Isopoda, Oniscidea) felhasználhatósága az élőhelyek természetességének minősítésében. *Természetvédelmi Közlemények*, **15**: 381-395.
- Hornung E, Tuf I, Szlavecz K, Végh A, Veszteg N, Vilisics F 2009b. Temporal patterns of sex ratio in terrestrial isopods (Crustacea, Oniscidea). p. 29. Abstract Book. 10th Central European Workshop on Soil Zoology, Česke Budejovice. 104 pp.
- Hornung E, Végh A, Vilisics F 2010. Temporal patterns of sex ratio in terrestrial isopods (Crustacea, Oniscidea). p. 199. In, Programme and Book of Abstracts of the IXth European Congress of Entomology. Budapest, Hungary. 263 p
- Hornung E, Végh A, Vilisics F, Szabó P 2011. Temporal patterns of sex ratio in terrestrial isopods (Crustacea, Oniscidea). 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. 83-84. (ISBN:978-961-6822-09-1)
- Hortal J, Trianti, KA, Meiri S, Thébaud E, Sfenthourakis S 2009. Island species richness increases with habitat diversity. *The American Naturalist*, **174**(6), E205-E217.
- Horváth F, Dobolyi KZ, Morschhauser T, Lőkös L, Karas L, Szerdahelyi T 1995. FLÓRA Adatbázis 1.2. Taxon-lista és attribútum-állomány. Flóra Munkacsoport MTA Ökológiai és Botanikai Kutatóintézete és MTM Növénytár, Vácrátót - Budapest, 252 pp.
- Houston AI, McNamara JM 1992. Phenotypic plasticity as a state-dependent life-history decision. *Evol. Ecol.*, **6**: 243-253.
- Howard H 1943. Length of life of sperms in the woodlouse *Armadillidium vulgare* Latr. *Nature* (London) 152: 331.
- Howard HW 1980. The distribution at breeding time of sexes of the woodlouse *Armadillidium vulgare* (Latreille, 1802)(Isopoda). *Crustaceana*, **39**: 52-58.
- Hudáková J, Mock A 2006. Suchozemské rovnakonőzky (Isopoda: Oniscidea) Pieninského národného parku. *Entomofauna carpathica* **18**: 47-55.
- <http://urbanhomogenization.org/BL.html> utolsó elérés: 2019. június 14.
- http://www.researchgate.net/profile/Hornung_Elisabeth/publications

- http1: <http://www.globalsoilbiodiversity.org/> utolsó elérés 2019 okt.28.
- http2: <http://globalsoilmap.net/>
- http3: <https://esdac.jrc.ec.europa.eu/>
- http4: <http://www.bmig.org.uk/>
- http5: <https://www.spinicornis.be/>
- http6: Fauna Europaea Web Service (2004) Fauna Europaea version 1.1, Available online at <http://www.fauna-eu.org> Boxshall Geoffrey (Crustacea group coordinator) – elérése új néven: <https://fauna-eu.org/> ill. https://fauna-eu.org/cdm_dataportal/taxon/5c315722-fa2f-4597-a3c9-6635b1051c6b - 2019 augusztus 3.
- http7: <http://www.marinespecies.org/isopoda/>
- http8: <http://www.oniscidea-catalog.naturkundemuseum-bw.de/>
- http9: <http://www.r-project.org>
- http10: <http://mefar-forge.r-project.org/>
- http11: <https://population.un.org/wup/> United Nation Population Division, World Urbanization Prospects, 2018
- http12: <http://www.beslter.org/projekt>
- Ilosvay G 1982. A zirci arborétum Isopoda, Diplopoda faunájának ökológiai vizsgálata. A *Magas-Bakony természettudományi kutatásának újabb eredményei*, pp. 53–65.
- Ilosvay, Gy. 1983. Ecological studies on the isopod, diplopod and chilopod fauna of the beechwood ecosystem from Farkasgyepű. *Folia mus. hist.-nat. Bakonyiensis*, **2**: 55–88.
- Ivanov FM 2011. Reproductive parameters of *Porcellium collicola* (Verhoeff, 1907) and *Trachelipus arcuatus* (Budde-Lund, 1885) (Crustacea: Isopoda: Oniscidea) in South Romania. *Travaux du Muséum National d'Histoire Naturelle «Grigore Antipa»* **54**(2): 365–377.
- Jass J, Klausmeier B 1990. Terrestrial isopod (Crustacea, Isopoda) species recorded from the Great Lakes region. *The Great Lake Entomologist*, **23**: 165–169.
- Jass J Klausmeier B 2000. Endemics and immigrants: North American terrestrial isopods (Isopoda, Oniscidea) north of Mexico. *Crustaceana*, **73**: 771–799.
- Jedryczkowski W 1981. Isopods (Isopoda) of Warsaw and Mazovia. *Memorabilia Zoologica*, **34**: 79–86.
- Johnson C 1976. Genetics of red body polymorphism in the isopod, *Venezillo evergladensis*. *Journal of Heredity*, **67**: 157–160.
- Johnson C 1977. Evolution of sex ratios in the isopod, *Venezillo evergladensis*. *Evolution*, (Lancaster) **31**: 603–610
- Johnson C 1982. Multiple insemination and sperm storage in the isopod, *Venezillo evergladensis* Schultz, 1963. *Crustaceana*, **42**(3): 225–232.
- Johnson C 1985. Mating behavior of the terrestrial isopod, *Venezillo evergladensis* (Oniscoidea, Armadillidae). *The American Midland Naturalist*, **114**(2): 216–224.
- Johnson C 1986. Parthenogenetic reproduction in the Philosciid isopod, *Ocelloscia floridana* (van Name, 1940). *Crustaceana*, **51**(2): 123–132.
- Jones A, Jeffery S, Gardi C, Montanarella L, Marmo L, Miko L, Cranfield KR, Peres G, Römbke J, van der Putten W (eds.) 2004. European Atlas of Soil Biodiversity. Joint Research Centre's Institute for Environment and Sustainability, pp. 128, ISBN: 978-92-79-15806-3
- Juchault P, Martin G, Mocquard JP, Souty-Grosset C, Picaud JL Raimond R 1989. La reproduction saisonnière chez les isopodes terrestres: Contrôle photopériodique et neurohumoral. *Invertebrate Reproduction and Development*, **16**: 63–73.
- Juchault P, Mocquard JP, Legrand JJ 1981. Déterminisme de la reproduction saisonnière des femelles d'*Armadillidium vulgare* Latr. (Crustace, Isopode, Oniscolde). III. Suppression ou prolongation de la période de repos sexuel saisonnier obtenue par application de programmes photopériodiques. *Ann. Sci. Nat. Zoo1.Paris*, **13**: 141–145.
- Judas M, Hauser H 1998. Patterns of Isopod distribution: from small to large scale. *Israel Journal of Zoology*, **44**(3–4): 333–343.
- Kammenga JE, Van Gestel CAM Hornung E 2001. Switching life-history sensitivities to stress in soil invertebrates. *Ecol Appl*, **11**(1): 226–238.
- Kappes HC, Catalanova C Topp W 2007. Coarse woody debris ameliorates chemical and biotic soil parameters of acidified broad-leaved forests. *Applied Soil Ecology*, **36**: 190–198.
- Kásler A 2017. Budai erdőfoltok biodiverzitás-megtartó szerepe. BSc szakdolgozat, Állatorvostudományi Egyetem, pp 1–47.
- Kemencei Z, Hornung E, Vilisics F Sólymos P 2011. Élőhelyek természetvédelmi értékelése szárazföldi csigák segítségével erdőrezervátumok példáján bemutatva. *Állattani Közlemények*, **96**(1–2): 89–98.
- Kondorosi E 2011. Bewertung der ungarischen Wanzen (Insecta, Heteroptera) aus Naturschutzaspekt. Abstract Vol. 22nd SIEEC, Varazdin, 2011. Croatian Entomological Society, 35–36.
- Kontschán J 2001a. A Bakonyvidék ászka (Crustacea: Isopoda: Oniscidea) faunájára új fajok. *Folia mus. hist.-nat. Bakonyiensis*, **18**: 11–14.
- Kontschán J 2001b. Két bakonyi telepített fenyves ászka együtteseinek (Crustacea: Isopoda: Oniscidea) összehasonlító vizsgálata - Comparative study on the woodlice-fauna of two planted pine forests. *Folia mus. hist.-nat. Bakonyiensis*, **18**: 7–10.
- Kontschán J 2001c. Adatok az Észak-Vértes és a Gerecse (Komárom-Esztergom megye) Peracarida (Crustacea: Isopoda et Amphipoda) faunájához. *Komárom-Esztergom Megyei Múzeumok Közleményei*, **8**: 383–388.
- Kontschán J 2001d. Adatok Majk (Észak-Vértes) magasabbrendű rák (Crustacea: Amphipoda et Isopoda et Decapoda) faunájához. *Folia hist. nat. Mus. Matr.*, **25**: 65–68.
- Kontschán J. 2002a. A Dunántúli-középhegység (Gerecse, Vértes és Bakony-vidék) Peracarida faunája. I. Vízi fajok (Amphipoda et Isopoda: Asellota) - Peracarida fauna of the Transdanubian Mountains (Gerecse, Vértes, and the region of Bakony). I. Aquatic species. *Folia Musei Historico-Naturalis Bakonyiensis*, **19**: 25–30.
- Kontschán J 2002b. The isopod and amphipod fauna of Ferti-Hanság National Park. In: Mahunka S. (ed). The fauna of

- the Fert.-Hanság National Park. Magyar Természettudományi Múzeum. 255-258.
- Kontschán J 2002c. *Ligidium* fajok újabb adatai hazánkból és egy Magyarország faunájára új ászkarák, a *Ligidium intermedium* Radu, 1950 előkerülése a Zempléni hegységből (Crustacea: Isopoda: Oniscidea). *Folia Entomologica Hungarica*, **63**: 183-186.
- Kontschán J 2003. Néhány ritka ászkarák (Crustacea: Isopoda: Oniscidea) újabb előfordulási adatai Magyarországról. *Folia Musei Historico Naturalis Matrensis*, **27**: 43-48.
- Kontschán J 2004a. Magyarország faunájára új ászkarák (*Reductoniscus constulatus* Kesselyák, 1930 – Crustacea: Isopoda: Oniscidea) előkerülése az ELTE Fűvészkertjéből (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.
- Kontschán J 2004c. *Reductoniscus costulatus* Kesselyák, 1930, a new isopod species from Hungary. *Folia Historico-Naturalia Musei Matraensis*, **28**: 89-90.
- Kontschán J, Berczik Á 2004. A Dunántúli-középhegység (Gerecse, Vértes, Bakony-vidék) Peracarida (Crustacea) faunája. II. Szárazföldi fajok (Isopoda: Oniscidea). *Folia mus. hist.-nat. Bakonyiensis*, **21**: 73-82.
- Kontschán J, Hornung E 2001. Peracarida (Crustacea: Isopoda et Amphipoda) fajok újabb adatai Magyarországról. – In: Isépy I, Korsós Z. & Pap I. (eds): *II. Kárpát-medencei Biológiai Szimpózium, Előadások összefoglalói*. MBT & MTM, Budapest, pp. 185-187.
- Kontschán J, Hegyessy G Csordás B 2006. Abaúj és Zemplén tájainak makroszkópikus rákjai (Crustacea). Abaúj-Zemplén Értékeiért Közhazsnú Egyesült, Sátoraljaújhely, pp. 89.
- Kornberg, FRS Williamson MH (eds) 1987. Quantitative aspects of the ecology of biological invasions. The Royal Society, London
- Korsós Z 1992. Millipedes from anthropogenic habitats in Hungary (Diplopoda). *Berichte des Naturwissenschaftlich-Medizinischen Vereins in Innsbruck, Supplementum*, **10**: 237-241.
- 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.
- Kovač L, Kosturova N, Miklisova D 2005. Comparison of collembolan assemblages (Hexapoda, Collembola) of thermophilous oak woods and Pinus nigra plantations in the Slovak Karst (Slovakia). *Pedobiologia*, **49**: 29-40.
- Krumpál M, 1976. Knowledge from biology isopode reproduction in Jurský šúr. *Acta Fac. Rer. Nat. Univ. Comen., Zool.*, **20**: 63-67.
- Kuznetsova DM, Gongalsky KB 2012. Cartographic analysis of woodlice fauna of the former USSR. *ZooKeys*, **176**: 1-11.
- Lardies MA, F Bozonovic 2008. Genetic variation for plasticity in physiological and life-history traits among populations of an invasive species, the terrestrial isopod *Porcellio laevis*. *Evolutionary Ecology Research*, **10**: 747-762
- Lardies MA, Carter MJ, Bozinovic F 2004. Dietary effects on life history traits in a terrestrial isopod: the importance of evaluating maternal effects and trade-offs. *Oecologia*, **138**: 387-395.
- Lawlor LR 1976. Parental investment and offspring fitness in the terrestrial isopod *Armadillidium vulgare* (Latr.)(Crustacea: Oniscoidea). *Evolution*, **30**(4): 775-785.
- Leary RF, Allendorf FW 1989. Fluctuating asymmetry as an indicator of stress: implications for conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution*, **4**: 214-216.
- Leclercq-Dransart J, Pernin C, Demuynck S, Grumiaux F, Lemièrre S, Leprêtre A 2019. Isopod physiological and behavioral responses to drier conditions: An experiment with four species in the context of global warming. *European Journal of Soil Biology*, **90**: 22-30.
- Leistikow A, Araujo PB 2001. Morphology of respiratory organs in South American Oniscidea (Philosciidae) In: Kensley B, Brusca R (Eds) Isopod Systematics and Evolution, Rotterdam, A.A. Balkema, *Crustacean Issues*, **13**: 329-336.
- Levin SA 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, **73**(6): 1943-1967.
- Lighton JRB, Garrigan DA, Duncan FD, Johnson RA 1993. Spiracular control of respiratory water loss in female alates of the harvester ant *Pogonomyrmex rugosus*. *Journal of Experimental Biology*, **179**: 233-244.
- Liker A, Papp Z, Bókony V, Lendvai ÁZ 2008. Lean birds in the city: Bodysize and condition of house sparrows along the urbanization gradient. *Journal of Animal Ecology*, **77**: 789-795.
- Lillywhite HB, Maderson PFA 1988. The structure and permeability of integument. *American Zoologist*, **28**: 945-962.
- Lindroth CH 1957. The faunal connections between Europe and North America: 1-344. (John Wiley & Sons, Inc., New York).
- Lindqvist OV 1968. Water regulation in terrestrial isopods, with comments on their behaviour in a stimulus gradient. *Annales Zoologici Fennici*, **5**: 279-311.
- Linsenmair KL 1989. Sex-specific reproductive patterns in some terrestrial isopods - In: Rasa E.A.O., Vogel C. & Volland E.(eds): Sociobiology of sexual reproductive strategies, Chapman & Hall
- Little C 1990. The Terrestrial Invasion: An Ecophysiological Approach to the Origins of Land Animals. New York: Cambridge University Press, 304 pp
- Lloyd M, Ghelardi RJ 1964. A table for calculating the 'equitability' component of species diversity. *Journal of Animal Ecology*, **33**: 217-225.
- Loksa I 1958. Budapest és környékének állatvilága, pp. 645-661. In: Somogyi S (szerk.) Budapest természeti képe. Akadémiai Kiadó, Budapest, 744p
- Loksa I 1966. Die bodenzoozoologischen Verhältnisse der Flaumeichen-Buschwalder Südostmitteleuropas. Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 437
- Lomolino MV 2001. Elevation gradients of species-density: Historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography*, **10**(1) 3-13.
- Longo, G., Musmeci, R., Privitera, R. & Sottile, L. 1998. Ultrastructural organization of seminal receptacle and sperm storage in *Porcellio scaber* Latreille (Crustacea: Isopoda: Oniscidea). *Tissue and Cell*, **30**: 464-474.

- Lopes ERC, Mendoca MS, Bond-Buckup G, Araujo PB 2005. Oniscidea diversity across three environments in an altitudinal gradient in northeastern Rio Grande do Sul, Brazil. *European Journal of Soil Biology*, **41**: 99-107.
- Luff ML 1975. Some features influencing the efficiency of pitfall traps. *Oecologia* **19**: 345.
- Lueken, W. 1962. Zur Spermienspeicherung bei Armadillidien (*Isopoda terrestria*). *Crustaceana*, **5**, 27-34.
- Lueken W 1963. Zur Spermienspeicherung bei Armadillidien. *Crustaceana*, **5**: 27-34.
- Lueken W 1968. Mehrmaliges Kopulieren von Armadillidium-Weibchen (*Isopoda*) während einer Parturialhäutung. *Crustaceana*, **14**: 113-118.
- Lundmark M, Saura A 2006. Asexuality alone does not explain the success of clonal forms in insects with geographical parthenogenesis, *Hereditas*, **143**: 23-32.
- Ma HHT, Lam PKS, Dudgeon D 1991. Inter- and intraspecific variation in the life histories of three sympatric isopods in a Hong Kong forest. *J. Zool (London)*, **224**: 677-687.
- Mabelis AA 2005. Green infrastructure of a city and its biodiversity: take Warsaw as an example. *Fragmenta Faunistica*, **48**(2): 231-247.
- Magura T, Hornung E, Tóthmérész B 2008a. Abundance patterns of terrestrial isopods along an urbanization gradient. *Community Ecology*, **9**(1): 115-120.
- Magura T, Tóthmérész B, Hornung E, Horváth R 2008b. Urbanisation and ground-dwelling invertebrates. pp. 213-225. In: Wagner LN (Editor). *Urbanization: 21st Century Issues and Challenges*. Nova Science Publishers Inc. New York, NY, U.S.A. 242 pp.
- Marceau DJ 1999. The scale issue in the social and natural sciences. *Canadian journal of remote sensing*, **25**(4), 347-356.
- Margó T 1879. Budapest és környéke állattani tekintetben. A budapesti fauna általános jellemzése s rövid rendszeres átnézete a fajok lelőhelyeivel és az azokra vonatkozó jegyzetekkel. In: Gerlőczy Gy. & Dulácska G. (szerk.): *Budapest és környéke természetrajzi, orvosi és közművelődési leírása. Budapest főváros a Magyar Orvosok és Természetvizsgálók XX. nagygyűlésére (Budapest) emlékül*. I. kötet, M. Kir. Egyetemi Könyvnyomda, Budapest, pp. 295-432.
- Martinez G, Defeo O 2006. Reproductive biology of the isopod *Excirrolana braziliensis* at the southern edge of its geographical range. *Helgoland marine research*, **60**(4): 273.
- McDonnell MJ, Pickett STA 1990. Ecosystem structure and function along urban - rural gradients: an unexploited opportunity for ecology. *Ecology*, **71**: 1232-1237.
- McGee GG, Leopold DJ, Nyland RD 1999. Structural characteristics of old-growth, maturing, and partially cut northern hardwood forests. *Ecological Applications*, **9**: 1316-1329.
- McKinney ML 2006. Urbanisation as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation*, **127**: 247-260. 2006
- McKinney ML 2008. Effects of urbanization on species richness: A review of plants and animals. *Urban Ecosystems*, **11**: 161-176.
- McPherson GE 1998. Structure and sustainability of Sacramento's urban forest. *Journal of Arboriculture*, **24**: 175-190.
- Mead F 1976. La place de l'accouplement dans le cycle de reproduction des isopodes terrestres (Oniscoidea). *Crustaceana*, **31**: 27-41.
- Medini L, Nashri-Ammar K, Charfi-Cheikhrouha, F. 2000. Reproduction saisonnière de *Porcellio variabilis* Lucas, 1846. C. R. Acad. Sci. Paris, *Sciences de la Vie-Life Sciences*, **323**: 689-695.
- Medvegy M 2001a. Hogyan határozhatjuk meg egy rovarfaj veszélyeztetettségét? *Természetvédelmi közlemények*, **9**: 151-161.
- Medvegy M 2001b. Magyarország cincéereinek veszélyeztetettsége (Cerambycidae, Coleoptera). *Természetvédelmi Közlemények*, **9**: 163-199.
- Meinertz T 1944. Beiträge zur Ökologie der Landisopoden mit besonderer Berücksichtigung ihrer Atmungsorgane. *Zool.Jb.Syst.*, **76**: 501-518.
- Meinertz T 1950. The distribution of the terrestrial Isopods in Denmark and some remarks on their distribution in neighbouring countries. *Videnskabelige Meddelelser fra Danks Naturhistorisk Forening i København*, **112**: 165-223.
- Melbourne B 1999. Bias in the effect of habitat structure on pitfall traps: An experimental evaluation. *Australian Journal of Ecology*, **24**(3): 228-239.
- Miller MA 1938. Comparative ecological studies on the terrestrial isopod Crustacea of the San Francisco Bay region. *Univ.Calif.Publ.Zool.*, **43**: 113-142.
- Miller RH, Cameron GN 1983. Intraspecific variation of the life history parameters in the terrestrial isopod, *Armadillidium vulgare*. *Oecologia* (Berlin), **57**: 216-226.
- Mittelbach GG, Schemske DW, Cornell HV, Allen AP, Brown JM, Bush MB, Harrison SP, Hurlbert AH, Knowlton N, Lessios HA, McCain CM, McCune AR, McDade LA, Thomas MA, Near J, Price TD, Ricklefs RE, Roy K, Sax DF, Schluter D, Sobel JM, Turelli M 2007. Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters*, **10**: 315-331.
- Mock A, Kania G, Miklisová . 2007. Terrestrial isopods (Oniscidea) of the Ojców National Park (Poland). 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.
- Mocquard JP, Pavese A, Juchault P 1980. Déterminisme de la reproduction saisonnière des femelles d'*Armadillidium vulgare* Latr. (Crustace, Isopode, Oniscoidea). *Ann. Sci. Nat. Zoo1. Paris*, **14**: 91-97.
- Mocquard J-P, Juchault P, Caubet Y 1998. Biotic triggers of female reproduction in the terrestrial isopod *Armadillidium vulgare* Latr. (Crustacea Oniscoidea). *Ethology Ecology & Evolution*, **10**(3): 209-226.
- Molnár Z 1992. A Pitvarosi-puszták növénytakarója, különös tekintettel a löszpusztagyepkekre, *Bot. Közlem.*, **79**: 19-27.
- Molnár Z 1996. A Pitvarosi-puszták és környékük vegetáció- és tájtörténete a középkortól napjainkig. *Natura Bekesiensis*, **2**: 65-97.
- Monmonier MS 1973. Maximum-Difference Barriers: An Alternative Numerical Regionalization Method. *Geographical analysis*, **5**(3): 245-261.

- Mooney HA, Drake JA 1987. The ecology of biological invasions. *Environment: Science and Policy for Sustainable Development*, **29**(5), 10-37.
- Moreau J, Rigaud T 2002. The shape of calcium carbonate deposits as an external marker for female reproductive status in terrestrial isopods. *Journal of Crustacean Biology*, **22**: 353–356.
- Moreau J, Seguin S, Caubet Y, Rigaud T 2002. Female remating and sperm competition in a terrestrial crustacean. *Animal Behavior*, **64**: 569–577.
- Moreau J, Seguin S, Caubet Y, Rigaud T 2002. Female remating and sperm competition patterns in a terrestrial crustacean. *Animal Behaviour*, **64**: 569–577.
- Mödlinger G 1931. Beiträge zur Morphologie der Respirationsorgane der Landisopoden. *Studia Zoologica (Budapest)*, **2**: 52–79.
- Møller AP, Zamora-Muñoz C 1997. Antennal symmetry and sexual selection in a cerambycid beetle. *Anim. Behav.*, **54**: 1509–1515.
- Nair GA 1976. Food and reproduction of the soil isopod, *Porcellio laevis*. *Int.J.Ecol.Environ.Sci*, **2**: 7-13.
- Nair GA 1978. Some aspects of the population characteristics of the soil isopod, *Porcellio laevis* (Latreille), in Delhi region. *Zoologischer Anzeiger*, **201**: 86–96.
- Navrátil M 2007. Stonožky, mnohonožky a suchozemští stejnonožci ve městě (Olomouc, Hodonín). MSc Thesis, Palacky University of Olomouc, 78 pp.
- Niemelä J 1999. Is there a need for a theory of urban ecology? *Urban Ecosystem*, **3**: 57–65.
- Niemelä J, Kotze DJ, Ashworth A, Brandmayr P, Desender K, New T, Penev L, Samways M, Spence J 2000. The search for common anthropogenic impacts on biodiversity: a global network. *J Insect Conserv.*, **4**: 3–9.
- Niemelä J, Kotze DJ, Venn S, Penev L, Stoyanov I, Spence J, Hartley D, Montes de Oca E 2002. Carabid beetle assemblages (Coleoptera, Carabidae) across urban-rural gradients: an international comparison. *Landscape Ecology*, **17**: 387–401.
- Nishi, Y. & Numata, H. 1998. Photoperiodic control of reproductive arrest in *Armadillidium vulgare* in the field. 15 (Suppl.): 52, Behavior Biology and Ecology; Proceedings of the sixty-ninth Annual Meeting of the Zoological Society of Japan.
- Oberfrank, A 2011. A *Protracheoniscus politus* (C. Koch, 1841)(Oniscidea, Crinocheta: Agnaridae) ászkafaj reprodukciós jellemzői. BSc szadolgozat, SZIE ÁOTK Budapest, pp 57
- 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)
- Olden JD, Rooney TP 2006. On defining and quantifying biotic homogenization. *Global Ecology and Biogeography* **15**: 113–120.
- Otártics MZ, Juhász N, Üst N, Farkas S 2014. Egy heterogén erdőállomány avarlakó szárazföldi ászkarák közösségeinek (Isopoda: Oniscidea) összehasonlítása. *Natura Somogyensis*, **24**: 61–70.
- Palmer AR 1994. Fluctuating asymmetry analysis: A primer, in: T.A.Markow(Ed.) Developmental Instability, Its Origins and Evolutionary Implications, Kluwer, Dordrecht, Netherlands, pp. 335–364.
- Palmer AR 1999. Notes and comments, detecting publication bias in meta-analyses: a case study of fluctuating asymmetry and sexual selection. *American Naturalist*, **154**: 220–233.
- Palmer AR, Strobeck C 1997. Fluctuating asymmetry and developmental stability: heritability of observable variation vs. heritability of inferred cause, *J. Evol. Biol.*, **10**: 39–49.
- Paoletti MG, Hassall M 1999. Woodlice (Isopoda, Oniscidea): their potential for assessing sustainability and use as bioindicators, *Agric. Ecosyst. Environ.* **74** 157–165. [20]
- Paoletti, MG, Cantarino, CM 2002. Sex ratio alterations in terrestrial woodlice populations (Isopoda: Oniscidea) from agroecosystems subjected to different agricultural practices in Italy. *Applied Soil Ecology*, **19**: 113–120.
- Paoletti, MG, Tsitsilas A, Thomson J, Taiti S, Umina PA 2008. The flood bug, *Australiodillo bifrons* (Isopoda: Armadillidae): A potential pest of cereals in Australia? *Applied Soil Ecology*, **39**(1): 76–83.
- Paoli P, Ferrara F, Taiti S 2002. Morphology and evolution of the respiratory apparatus in the family Eubelidae (Crustacea, Isopoda, Oniscidea). *Journal of Morphology*, **253**: 272–289.
- Papp D, Simon E, Nagy L, Mizser S, Tóthmérész B 2018. The Effect of Urbanization on Trace Element Concentration and Symmetry of Woodlice (*Armadillidium vulgare* Latreille, 1804). *Biological Trace Element Research*, 1–8.
- Paris OH 1963. The ecology of *Armadillidium vulgare* (Isopoda: Oniscoidea) in California grassland: food, enemies and weather - *Ecol.Monogr.*, **33**:1-22.
- Paris OH 1965. Vagility of P32 labelled isopods in grasslands. *Ecology*, **46**(5): 635–648.
- Paris OH, Pitelka, FA 1962. Population characteristics of the terrestrial isopod *Armadillidium vulgare* in California grassland. *Ecology*, **43**(2): 229–248.
- Parker AN, Minor MA 2015. Native and adventive detritivores (Diplopoda, Isopoda and Amphipoda) in a modified landscape: influence of forest type and edge. *New Zealand Journal of Ecology*, **39**(2): 323–331.
- Parker ED, Niklasson M 2000. Desiccation resistance among clones in the invading parthenogenetic cockroach, *Pycnoscelus surinamensis*: a search for the generalpurpose genotype, *Journal of Evolutionary Biology*, **8**: 331–337.
- Pásztor E 1998. Csereviszonyok ("trade offok"), interakciók, korrelációk és rejtett változók. In: Gallé, L., Körmöczy, L. (szerk.): *Mintázat és háttérmechanizmus a szünbiológiában*. Kivonatok, JATE Ökológiai Tanszék, Szeged, 55.
- Perring MP, Manning P, Hobbs RJ, Lugo AE, Ramalho CE, Standish RJ 2013. Novel urban ecosystems and ecosystem services. 38. fejezet, pp. 3010–325. in Novel ecosystems: Intervening into the new ecological world order. (eds: Hobbs, R.J., Higgs, E., Hall, C.M) Wiley-Blackwell, Chichester. online: http://www.fs.fed.us/global/iitf/pubs/bc_iitf_2013_Perring001.pdf (elérés: 2018. aug. 11.)

- Peters EL, Jagoe CH, Bell TJ 2001. Effects of accumulation of hazardous metals on terrestrial isopod (*Armadillidium vulgare*) in urban environments. Poster presentation, 86. Annual meeting of the Ecological Society of America, Madison, WI.
- Pianka ER 1966. Latitudinal Gradients in Species Diversity: A Review of Concepts. *The American Naturalist*, **100**(910): 33-46.
- Pielou EC 1979. *Biogeography* (No. Sirsi) i9780894647390.
- Pimentel D, Lach L, Zuniga R, Morrison D 2000. Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *BioScience*, **50**(1), 53-66.
- Podani J 2001. SYN-TAX 2000 user's manual. Scientia Kiadó, Budapest.
- Potočník F 1979. Prispevek k poznavanju favne mokric (Isopoda terrestria) Slovenije. *Biološki Vestnik (Ljubljana)*, **27**: 63-70.
- Pouyat RV, Yesilonis ID, Russell-Anelli J, Neerchal NK 2007. Soil chemical and physical properties that differentiate urban land-use and cover types. *Soil Science Society of America Journal*, **71**: 1010-1019.
- Pouyat RV, Yesilonis ID, Szlavecz K, Csuzdi C, Hornung E, Korsós Z, Russell-Anelli J, Giorgio V 2008. Response of forest soil properties to urbanization gradients in three metropolitan areas. *Landscape Ecology*, **23**(10):1187-1203.
- Pouyat RV, Szlavecz K, Yesilonis ID, Groffman PM, Schwarz K 2010. Chemical, Physical, and Biological Characteristics of Urban Soils. In: Aitkenhead-Peterson, J., Volder, A. (Eds): *Urban Ecosystem Ecology*. United States of America, American Society of Agronomy, Inc., Crop Science Society of America, Inc., Soil Science Society of America, Inc. 119-152.
- Pouyat RV, Yesilonis ID, Dombos M, Szlavecz K, Setälä H, Cilliers S, Hornung E, Kotze DJ, Yarwood S 2015. A Global Comparison of Surface Soil Characteristics Across Five Cities: A Test of the Urban Ecosystem Convergence Hypothesis. *Soil Science*, **180**(4/5): 136-145.
- Power LW, Bliss DE 1983. Terrestrial adaptation. In: Vernberg FJ, Vernberg W. B (eds). *The Biology of Crustacea*, Vol. 8. New York, London Academic Press, pp. 271-334.
- Price JB, Holdich DM 1980. The formation of the epicuticle and associated structures 32 in *Oniscus asellus* (Crustacea, Isopoda). *Zoomorphologie*, **94**: 321-332.
- Quadros FA, Araujo BP 2007. Ecological traits of two neotropical oniscideans (Crustacea: Isopoda). *Acta Zoologica Sinica*, **53**(2): 241-249.
- Quadros AF, Araujo PB, Sokolowicz CC 2004. Reproduction of Neotropical isopods (Crustacea: Oniscidea) in southern Brazil: similarities and differences relative to temperate and tropical species. *Proceedings of the International Symposium of Terrestrial Isopod Biology – ISTIB-07 II. Reproduction & Development*: pp.81-90
- Quinlan MC, Hadley NF 1983. Water relations of the terrestrial isopods *Porcellio laevis* and *Porcellionides pruinosus* (Crustacea, Oniscidea). *Journal of Comparative Physiology*, **151**: 155-161.
- Raatikainen M 1971. Seasonal aspects of leafhopper (Hom., Auchenorrhyncha) fauna in oats. *Ann. Agr. Fenniae*, **10**: 1-8.
- Rabatin SC, Stinner BR 1988. Indirect effects of interactions between VAM fungi and soil-inhabiting invertebrates on plant processes. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **24**(1-3): 135-146.
- Rabatin SC, Stinner BR 1989. The Significance of Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal Fungal-Soil Macroinvertebrate Interactions in Agroecosystems. *Agricultural Ecology and Environment*, pp 195-204.
- Raschmanová N, Kováč L, Miklisová D 2008. The effect of mesoclimate on Collembola diversity in the Zádiel Valley, Slovak Karst (Slovakia). *European Journal of Soil Biology*, **44**(5-6), 463-472.
- Rácz IA 1998. Biogeographical survey of the Orthoptera fauna in central part of the Carpathian Basin (Hungary): fauna types and community types. *Articulata*, **13**: 53-69.
- R Development Core Team 2006. R: A Language and Environment for Statistical Computing. - R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, ISBN 3-900051-07-0, <http://www.R-project.org> – utolsó elérés: 2019. aug.3.
- R Development Core Team 2013. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <http://www.R-project.org/>
- Richter M, Weiland U (Eds.) 2012. *Applied Urban Ecology: A Global Framework*. Chichester, West Sussex, UK, Blackwell Publishing Ltd. 235 pp.
- Richardson A M, Devitt DM 1984. The distribution of four species of terrestrial amphipods (Crustacea, Amphipoda: Talitridae) on Mount Wellington, Tasmania. *Australian Journal of Zoology*, **21**: 143-156.
- Riedel P, Navrátil M, Tuf IH, Tufová J 2009. Terrestrial isopods (Isopoda: Oniscidea) and millipedes (Diplopoda) of the city of Olomouc (Czech Republic). *Contributions to Soil Zoology in Central Europe III, České Budějovice, Czech Republic*, pp 125-132.
- Rigaud T, Mureau J 2004. A cost of Wolbachia-induced sex reversal and female-biased sex ratios: decrease in female fertility after sperm depletion in a terrestrial isopod. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **271**: 1941-1946.
- Rigaud T, Juchault P, Mocquard JP 1991. Experimental study of temperature effects on the sex ratio of broods in Terrestrial Crustacea *Armadillidium vulgare* Latr. Possible implications in natural populations. *J. evol. Biol.*, **4**: 603-617.
- Rigaud T, Mocquard J, Juchault P 1991. Determinism of the variability in the vertical transmission of feminizing endocytobionts in *Armadillidium vulgare* Latr. (Crustacea, Oniscidea). In: Juchault, P. & Mocquard, J. (eds.): *The Biology of Terrestrial Isopods III. Proceedings of the Third International Symposium on the Biology of Terrestrial Isopods*, pp. 205-206; Poitiers
- Rigaud T, Bouchon D, Souty-Grosset C, Raimond R 1999. Mitochondrial DNA polymorphism, sex ratio distorters and population genetics in the isopod *Armadillidium vulgare*. *Genetics*, **152**(4), 1669-1677.
- Rohde PA, Amundsen T, Fiske P, 1997. Fluctuating asymmetry, mate choice and experimental designs. *Anim. Behav.*, **54**: 1030-1033.
- Roman M-L, Dalens H 1999. Ordre des Isopodes (Épicarides exclus) (*Isopoda* Latreille, 1817). In: Forest, J., (Editor) *Traité de Zoologie. Anatomie, Systématique, Biologie*. Tome 7, Crustacés, Fascicule 3A, Péracarides. Mémoires de l'Institut

- Océanographique, Monaco, **19**: 177-278.
- Rushton S, Hassall M 1983. The effects of food quality on the life history parameters of the terrestrial isopod (*Armadillidium vulgare* (Latreille)). *Oecologia* (Berlin), **57**: 257-261.
- Rushton SP, Hassall M 1987. Effects of food quality on isopod population dynamics. *Functional Ecology*, 359-367.
- Russo D, Ancillotto L 2014. Sensitivity of bats to urbanization: A review. *Mammalian Biology*, **80**(3): 205-212.
- Samu F, Sárospataki M 1995. Estimation of population sizes and "home ranges" of polyphagous predators in alfalfa using mark-recapture: an exploratory study. *Acta Jutlandica*, **70**: 47-56.
- Santorufu L, Van Gestel CAM, Rocco A, Maisto G 2012. Soil invertebrates as bioindicators of urban soil quality. *Environmental Pollution*, **161**: 57-63.
- Saska P 2008. Granivory in terrestrial isopods. *Ecological Entomology*, **33**(6): 742-747.
- Saska P, Koprdoňa S, Martinková Z, Honěk A 2014. Comparing methods of weed seed exposure to predators. *Annals of Applied Biology*, **164**(2): 301-312.
- Sassaman C 1978. Mating systems in porcellionid isopods: Multiple paternity and sperm mixing in *Porcellio scaber* Latr. *Heredity*, **41**: 385-397.
- Sárospataki M, Novák J, Molnár V 2003a. Hazai poszméh- és álposzméhfajok (Hymenoptera: Apidae, Bombus és Psithyrus) UTM-térképezése és az adatok természetvédelmi felhasználhatósága. *Állattani Közlemények*, **88**: 85-108.
- Sárospataki M, Novák J, Molnár V 2003b. Distribution and relative abundance of bumble bees (*Bombus* and *Psithyrus*) in Hungary. *J. Agr. Sci.*, **47**: 73-78.
- Sárospataki M, Novák J, Molnár V 2004. Hazai poszméh fajok (*Bombus* spp.) veszélyeztetettsége és védelmük szükségessége. *Természetvédelmi Közlemények*, **11**: 299-307.
- Sárospataki M, Novák J, Molnár V 2005. Assessing the threatened status of bumble bee species (Hymenoptera: Apidae) in Hungary, Central Europe. *Biodiversity and Conservation*, **14**: 2437-2446.
- Schmalfuss H. 1975. Morphologie, Funktion und Evolution der Tergithöcker bei Landisopoden (Oniscoidea, Isopoda, Crustacea). *Zeitschrift für Morphologie der Tiere*, **80**: 287-316.
- Schmalfuss H 1983. Asseln. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie C*, **17**: 1-28.
- Schmalfuss H 1984. Eco-morphological strategies in terrestrial isopods. *Symp. zool. Soc. Lond.*, **53**: 49-63.
- Schmalfuss H 1998. The terrestrial isopod fauna of the Central Near East: Composition and biogeography. *Isr J Zool.*, **44**: 263-271.
- Schmalfuss H 2003. World catalog of terrestrial isopods (Isopoda: Oniscoidea). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie A (Biologie)*, **654**: 1-341. Frissített elektronikus változata (2004) elérhető a <http://www.oniscoidea-catalog.naturkundemuseum-bw.de/> web helyen (2019. aug. 3.)
- Schmalfuss H 1998. The terrestrial isopod fauna of the central Near East: composition and biogeography. *Israel Journal of Zoology*, **44**(3-4): 263-271.
- Schmalfuss H, Ferrara F 1982. Observations on the distribution and ecology of terrestrial isopods (Oniscoidea) in South-West Cameroon. *Monit. Zool. Ital. N.S. Suppl.* **17**: 10: 243-265.
- Schmera D 2004. Effect of 'species weighting' on conservation status evaluation: a case study with light-trapped adult caddisflies (Insecta: Trichoptera). *Limnologia* **34**: 274-278.
- Schmera D, Kiss O 2004. A new measure of conservation value combining rarity and ecological diversity: a case study with light trap collected caddisflies (Insecta: Trichoptera). *Acta Zool. Acad. Sci. Hung.* **50**: 195-210.
- Schmidt C, Wägele JW 2001. Morphology and evolution of respiratory structures in the pleopod exopodites of terrestrial Isopoda (Crustacea, Isopoda, Oniscoidea). *Acta Zoologica* (Stockholm) **82**: 315-330.
- Schmidt E, Kotze DJ, Hornung E, Setälä HM, Yesilonis I, Szlavecz K, ... & Yarwood SA 2019. Metagenomics reveals bacterial and archaeal adaptation to urban land-use: N catabolism, methanogenesis, and nutrient acquisition. *Frontiers in microbiology*, **10**, 2330
- Schmidt DJE, Pouyat R, Szlavecz K, Setälä H, Kotze DJ, Yesilonis I, Cilliers S, Hornung E, Dombos M, Yarwood SA 2017. Urbanization erodes ectomycorrhizal fungal diversity and may cause microbial communities to converge. *Nature Ecology & Evolution*, 1:1-9. article no 0123.
- Schmölzer K 1965. Bestimmungsbücher zur Bodenfauna Europas. Ordnung Isopoda (Landasseln). Lieferung 4 and 5, Berlin, 468 pp.
- Schmölzer K 1974. Catalogus Faunae Austriae, Teil 8e, Isopoda. Vienna. 1-16
- Schneider DC 1998. Applied scaling theory. Pp. 253-269. In: Peterson D.L. & Parker V.T. (szerk.): Ecological scale. Theory and applications. Columbia University Press, New York. ISBN 0-231-10503-7
- Schneider DC 2001. The rise of the concept of scale in Ecology. *Bioscience*, **51**(7): 545-553.
- Schöbl J 1880. Über die Fortpflanzung Isopoder Crustacea. *Archiv für mikroskopische Anatomie*, **17**: 125-140.
- Schotte M, Kensley BF, Shilling S (1995-től folyamatosan). World list of Marine, Freshwater and Terrestrial Crustacea Isopoda. National Museum of Natural History Smithsonian Institution: Washington D.C., USA. <http://invertebrates.si.edu/isopod/> (2012. febr. 12.)
- Schultz GA 1963. The distribution and general biology of *Hyloniscus riparius* (Koch) (Isopoda, Oniscoidea) in North America. *Crustaceana*, **8**: 131-140.
- Scott RR 1984. The isopod fauna of some Auckland reserves and areas of native vegetation. *Tane*, **30**: 227.
- Seress G, Lipovits Á, Bókonyi V, Czúni L 2014. Quantifying the urban gradient: A practical method for broad measurements. *Landscape and Urban Planning*, **131**: 42-50.
- Sfenthourakis S 1992. Altitudinal effect on species richness of Oniscoidea (Crustacea; Isopoda) on three mountains in Greece. *Global Ecology and Biogeography Letters*, **2**(5): 157-164.
- Sfenthourakis S 1996. The Species-Area Relationship of Terrestrial Isopods (Isopoda; Oniscoidea) from the Aegean Archipelago (Greece): A Comparative Study. *Global Ecology and Biogeography Letters*, **5**(3): 149-157.
- Sfenthourakis S, Hornung E 2018. Isopod distribution and climate change. *ZooKeys* **801**: 25-61.
- Sfenthourakis S, Anastasiou I, Strutenschi T 2005. Altitudinal terrestrial isopod diversity. *European Journal of Soil Biology*, **41**(3/4): 91-98.

- Sfenthourakis S, Kassara C, Mylonas M, Schmalfuss H 2007. An analysis of the global distribution of known Oniscidea. In *Abstracts Volume of the 7th International Symposium on the Biology of Terrestrial Isopods. Tunis, Tunisia* (Vol. 44).
- Sfenthourakis S, Legakis A 2001. Hotspots of endemic terrestrial invertebrates in southern Greece. *Biodiversity and Conservation*, **10**(8): 1387–1417.
- Sfenthourakis S, Taiti S 2015. Patterns of taxonomic diversity among terrestrial isopods. *ZooKeys*, **515**: 13–25.
- Sfenthourakis S, Anastasiou I, Strutenschi T 2005. Altitudinal terrestrial isopod diversity. *European Journal of Soil Biology*, **41**: 91–98.
- Sfenthourakis S, Tzanatos E, Giokas S 2006. Species co-occurrence: the case of congeneric species and a causal approach to patterns of species association. *Global Ecology and Biogeography*, **15**(1), 39–49.
- Sheldon AL 1969. Equitability Indices: Dependence on the Species Count. *Ecology*, **50**(3): 466–467.
- Short JR, Fanning DS, Foss JE, Patterson JC 1986. Soils of the Mall in Washington, DC: I. Statistical Summary of Properties. *Soil Science Society of America Journal*, **50**: 699–705.
- Singer C, Bello NM, Snyder BA 2012. Characterizing prevalence and ecological impact of non-native terrestrial isopods (Isopoda, Oniscidea) in tallgrass prairie. *Crustaceana*, **85**(12–13): 1499–1511.
- Smigel JT, Gibbs AG 2008. Conglobation in the pill bug, *Armadillidium vulgare*, as a water conservation mechanism. *Journal of Insect Science*, **8**(44): 1–9.
- Snider R, Shaddy H 1980. The ecobiology of *Trachelipus rathkii* (Isopoda). *Pedobiologia*, **20**: 394–410.
- Sorensen EM, Burkett RD 1977. A population study of the isopod *Armadillidium vulgare*, in northeastern Texas. *The Southwet. Nat.*, **22**: 375–388.
- Southwood TRE, Henderson PA 2000. Ecological methods. 3. kiadás, John Wiley & Sons, pp 592
ISBN 0632054778, 9780632054770
- Souty-Grosset C, Badenhäusser I, Reynolds JD, Morel A 2005. Investigations on the potential of woodlice as bioindicators of grassland habitat quality. *European Journal of Soil Biology*, **41**(3–4), 109–116.
- 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. *Inv. Repr. Develop.*, **14**: 131–151.
- Souty-Grosset C, Chentoufi A, Juchault P, Mocquard JP 1990. Reproduction saisonnière chez *Armadillidium vulgare* Latr. (Crustacé, Isopode terrestre): déterminisme génétique de la variabilité des réponses à la photopériode, in: Ferron, P., Missonnier, J. and Mauchamp, B. (eds), Régulation des cycles saisonniers chez les Invertébrés, Les Colloques de l'Inra, **52**: 175–179.
- Souty-Grosset C, Nasri K, Mocquard JP, Juchault P 1998. Individual variation in the seasonal reproduction of the terrestrial isopod *Armadillidium vulgare* Latr. (Crustacea, Oniscidea). *Acta Oecologica*, **19**(4): 367–375.
- Sólymos P 2004. The assessment of the Hungarian land molluscs based on their rarity, and its applications. *Természetvédelmi Közlemények*, **11**: 511–520.
- Sólymos P 2007. Are current protections of land snails in Hungary relevant to conservation? *Biodiversity and Conservation*, **16**: 347–356.
- Sólymos P 2009. Processing Ecological Data in R with the mefa Package. *Journal of Statistical Software*, **29**(8), 1–28.
- Sólymos P, Fehér Z 2005. Conservation prioritization using land snail distribution data in Hungary. *Conservation Biology*, **19**: 1084–1094.
- Sólymos P, Kemencei Z, Páll-Gergely B, Farkas R, Vilisics F, Hornung E 2009. Does shell accumulation matter in micro-scale land snail surveys? *Malacologia*, **51**(2): 389–393.
- Sólymos P, Páll-Gergely B 2007. Unusually rich land snail fauna in coniferous forest, Slătioara, Romania. *Tentacle*, **15**: 6–5.
- Sólymos P, Vilisics F, Hornung E 2008. Terepi adatlap a hazai epigeikus makrogerinctelenek elterjedésének és élőhelyi preferenciájának vizsgálatára. *Állattani Közlemények*, **98**(2): 39–46
- Stachursky A 1972. Population density, biomass and maximum natality rate and food conditions in *Ligidium hypnorum* L. (Isopoda). *Ecol. Pols.*, **20**(19): 186–198.
- Standen V 2000. The adequacy of collecting techniques for estimating species richness of grassland invertebrates. *Journal of Applied Ecology*, **37**(5): 884–893.
- Stearns CS 1976. Life-history tactics: A review of the ideas. *The Quarterly Review of Biology*, **51**(1): 3–47.
- Stearns SC 1992. The Evolution of Life Histories. Oxford University Press. 248 p.
- Stearns SC 1992. The evolution of life histories. Oxford Univ. Press.
- Steele DH 1991 Is the oostegite structure of amphipods determined by their phylogeny or is it an adaptation to their environment? *Hydrobiologia*, **223**: 27–34.
- Steinbauer MJ, Irl SDH, Beierkuhnlein C 2013. Elevation-driven ecological isolation promotes diversification on Mediterranean islands. *Acta Oecologica*, **47**: 52–56.
- Strouhal H 1958. Neue südostalpine Trichoniscus Arten aus Österreich (Isopoda, Oniscoidea). *Ann Nathist Mus Wien*, **62**: 283–295.
- Sukopp H 2004. Human-caused impact on preserved vegetation. *Landscape and Urban Planning*, **68**: 347–355.
- Sulkava P, Huhta V 1998. Habitat patchiness affects decomposition and faunal diversity: a microcosm experiment on forest floor. *Oecologia*, **116**(3), 390–396.
- Sunderland KD, Hassall M, Sutton SL 1976. The population dynamics of *Philoscia muscorum* (Crustacea, Oniscoidea) in a dune grassland ecosystem. *J. Anim. Ecol.* **45**: 487–506.
- Sutton SL 1968. The population dynamics of *Trichoniscus pusillus* and *Philoscia muscorum* (Crustacea, Oniscoidea) in limestone grassland. *Journal of Animal Ecology*. **37**: 425–444.
- Sutton SL 1972. Invertebrate types: Woodlice. pp 1–144. Ginn, London.
- Sutton SL, Harding PT 1989. Interpretation of the distribution of terrestrial isopods in the British Isles. *Monit. Zool. Ital. (N.S.) Monogr.* **4**: 43–61.

- Sutton SL, Hassall M, Willows R, Davis RC, Grundy A, Sunderland KD 1984. Life histories of terrestrial isopods. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, **53**:369-294.
- Suzuki S 2001. Structural changes of the female genitalia during a reproductive cycle in the isopod crustacean, *Armadillidium vulgare*. *Invertebrate Reproduction and Development*, **40**: 9–15.
- Suzuki S 2002. Reconstruction of the female genitalia at molting in the isopod crustacean, *Armadillidium vulgare* (Latreille, 1804). *Crustacean Research*, **30**: 18–27.
- Suzuki S, Yamasaki K 1989. Ovarian control of oostegite formation in *Armadillidium vulgare* (Crustacea, Isopoda). *Zoological Science*, **6**: 11–32.
- Suzuki S, Ziegler A 2005. Structural investigation of the female genitalia and sperm-storage site in the terrestrial isopod *Armadillidium vulgare* (Crustacea, Isopoda). *Arthropod Structure & Development*, **34**: 441-454.
- Suzuki S, Ziegler A 2014. Female genitalia, reproductive cycle and sperm storage in *Armadillidium vulgare* (Crustacea, Isopoda, Oniscidea). *Invertebrate Reproduction & Development*, **58**(4): 245-258.
- Swaddle JP 1997. Experimental design and the signaling properties of fluctuating asymmetry. *Animal Behaviour*, **54**: 1034–1037.
- Szlavec K 1991. The terrestrial isopod fauna of the Hortobágy National Park. *Miscellanea Zoologica Hungarica*, **6**(1991).
- Szlavec K, Hornung E, Csuzdi C, Korsós Z, Vilisics F, Sólymos P, Pouyat R 2008a. Patterns in Urban Soil Biodiversity: Biotic Homogenization and Urban Vicariance. Baltimore Ecosystem Study (BES) Annual Meeting, Baltimore USA 2008.
- Szlavec K, Csuzdi C, Korsós Z, Hornung E, Vilisics F 2008b. Earthworms, Isopods and Millipedes on the Urban Landscape: Patterns in European and American Cities (Session: Evaluation of exotic plants and animals in cities) Urban Biodiversity & Design- Implementing the Convention on Biological Diversity in towns and cities, International Conference Erfurt, Germany, 21. – 24. May, 2008. (oral presentation) Book of Abstracts p. 234.
- Szlavec K, Csuzdi C, Hornung E, Korsós Z (in press): Urban soil fauna. In: Pippin, Anderson; Ian, Douglas; David, Goode; Mike, Houck; David, Maddox; Harini, Nagendra; Tan, Puay Yok (szerk.) Routledge Handbook of Urban Ecology, London : Routledge of Taylor and Francis Group (várható megjelenés 2020)
- Szlavec K, Yesilonis I, Pouyat RV 2018a. Soil as foundation for urban biodiversity. In: Ossola A. and Niemelä J. (Eds): Urban Biodiversity: from Research to Practice. Routledge Studies in Urban Ecology, Taylor and Francis, London, pp18-36
- Szlavec K, Vilisics F, Tóth Z, Hornung E 2018b. Terrestrial isopods in urban environments: an overview. *ZooKeys*, **801**: 97–126.
- Szudoczki R 2014. Egy Isopoda faj populációdinamikája [*Armadillidium vulgare* (Latreille, 1804), Isopoda, Oniscidea]. MSc Szakdolgozat, SZIE ÁOTK, 49 p.
- Taiti S 2004. Crustacea: Isopoda: Oniscidea (woodlice). Pp. 265-267. In: J. Gunn (ed). Encyclopedia of Caves and Karst Science. Fitzroy Dearborn, New York. 902 pp.
- Taiti S, Ferrara F 1988. Revision of the genus *Exallonicus* Stebbing, 1911 (Crustacea: Isopoda: oniscidea). *Zoological journal of the Linnean Society*, **94**(4), 339-377.
- Taiti S, Ferrara F 1989. Biogeography and ecology of terrestrial isopods from Tuscany. *Monit. Zool. Ital. (N.S.) Monogr.* **4**: 75–101.
- Taiti S, Paoli P, Ferrara F 1998. Morphology, biogeography, and ecology of the family Armadillidae (Crustacea, Oniscidea). *Israel Journal of Zoology*, **44**(3-4): 291-301.
- Tajovský K 1998. Diversity of terrestrial isopods (Oniscidea) in flooded and non flooded ecosystems of southern Moravia, Czech Republic. *Israel Journal of Zoology*, **44**(3-4), 311-322.
- Takeda, N 1984. The aggregation phenomenon in terrestrial isopods. Symposia of the Zoological Society of London, **53**: 381-404.
- Tartally A, Hornung E, Espadaler E 2004. The joint introduction of *Platyarthrus schoblii* (Isopoda: Oniscidea) and *Lasius neglectus* (Hymenoptera: Formicidae) into Hungary. *Myrmecologische Nachrichten*, **6**: 61-66.
- Taylor LR, Taylor RAJ 1983. Insect migration as a paradigm for survival by movement. The Ecology of Animal Movement (Ed. Swingland I.R. & Greenwood P.J.), Clarendon Press, Oxford, pp.181-214.
- Tomescu N 1972. Reproduction and ontogenetic development of *Protracheoniscus politus* C.L. Koch. *Rev. Roum. Biol. – Zoologie*, Bucurest, **17**(1): 31-39.
- Tomescu N, Accola S, Bereiu C 1992. Reproduction of terrestrial isopods of Cheile Turzii Natural Reservation (Romania). *Studia Universitatis Babeş-Bolyai, Biologia*, **37**: 39-45.
- Tomescu N, Bogdan H, Peter VI, Covaciu-Marcov SD, Sas I 2008. Terrestrial Isopods from the Western and North-Western Romania. *Studia Universitatis Babeş-Bolyai, Biologia*, **53**(2): 3-15.
- Topping C J, Sunderland K D 1992. Limitations to the use of pitfall traps in ecological studies exemplified by a study of spiders in a field of winter wheat. *Journal of Applied Ecology*, **29**: 485-491.
- Tóth Z 2017. Biotikus, abiotikus tényezők és különböző talajok lebontó hatékonyságának kapcsolata. PhD disszertáció, kézirat, Szent István Egyetem, KTDI, pp. 196
- Tóth Z, Táncsics A, Kriszt B, Kröel-Dulay Gy, Ónodi G, Hornung E 2017a. Extreme drought effects on soil bacterial community composition and plant tissue decomposition. *European Journal of Soil Science*, X (y): pp-pp.
- Tóth Z, Hornung E, Báldi A (2018) Effects of set-aside management on soil biota and early stage organic matter decomposition in a High Nature Value Area, Hungary. *Nature Conservation* **29**: 1–26
- Tóth Z, Hornung E, Dombos M 2017b. Tea Bag method: a new possibility to assess impacts of agrienviromental measures on soil functioning. *Hungarian Agricultural Research*, 2017/2: 19-26.
- Tóthmérész B, Magura T 2009. Az urbanizáció hatása a talajfaunára: Hipotézisek és nemzetközi kitekintés. *Természetvédelmi Közlemények*, **15**: 13-22.
- Tőkési N 2000. A Rupp-hegy növénytársulástani sokfélesége és a fauna összefüggése. Szakdolgozat, BDTF Szombathely, 1-112 pp
- Tratalos J, Fuller RA, Warren PH, Davies RG, Gaston KJ 2007. Urban form, biodiversity potential and ecosystem services. *Landscape and Urban Planning*, **83**: 308–317.

- Travis DF 1955. The molting cycle of the spiny lobster, *Panulirus argus* Latreille. II. Pre-16 ecdysial histological and histochemical changes in the hepatopancreas and integumental 17 tissues. *Biological Bulletin*, **108**: 88-112.
- Tsai M-L, Chen HC 1997. Variation of reproductive traits of two semi-terrestrial isopods, *Ligia exotica* and *L. taiwanensis* (Crustacea: Ligiidae), in southern Taiwan. *Zoological Studies*, **36**(1): 33-41.
- Tsai M-L, Dai CF, Chen H-C 1998. Desiccation Resistance of Two Semiterrestrial Isopods, *Ligia exotica* and *Ligia taiwanensis* (Crustacea) in Taiwan. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A Molecular & Integrative Physiology*, **119A**(1): 361-367, .
- Tsai M-L, Dai C-F 2001. Life history plasticity and reproductive strategy enabling the invasion of *Ligia exotica* (Crustacea: Isopoda) from the littoral zone to an inland creek. *Marine Ecology Progress Series*, **210**: 175-184.
- Tuf IH 2003. Development of the community structure of terrestrial isopods (Crustacea, Isopoda, Oniscidea) after a summer flood. In: Sfenthourakis S, de Araujo PB, Hornung E, Schmalfuss H, Taiti S, Szlávecz K (eds). *The biology of terrestrial isopods V*. (Crustaceana Monographs, 2). Brill Academic Publisher, Leiden. pp. 231-242.
- Tuf IH, Jeřábková E 2008. Diurnal epigeic activity of terrestrial isopods (Isopoda: Oniscidea). In: Zimmer, M., Charfi-Cheikhrouha, F., Taiti, S. (eds.): Proceedings of the international symposium on terrestrial isopod biology: ISTIB-07. Shaker, Aachen: 167-172.
- Tuf IH, Tufová J 2005. Communities of terrestrial isopods (Crustacea: Isopoda: Oniscidea). In: Epigeon of oak-hornbeam forests of SW Slovakia. *Ekológia*, **24**: 113-123. Suppl. 2/2005.
- Tuf IH, Tufova J 2008. Proposal of ecological classification of centipede, millipede and terrestrial isopod faunas for evaluation of habitat quality in Czech Republic. *Cas. Sle. Muz. Opava (A)*, **57**: 37-44. Časopis Slezského zemského muzea. Série A
- United Nation Population Division, World Urbanization Prospects, 2011. <http://esa.un.org/unpd/wup/Documentation/final-report.htm>, Accessed August 07, 2018
- Unwin E 1932. On the structure of the respiratory organs of terrestrial Isopoda. *Papers and Proceedings of the royal Society of Tasmania*, **1931**: 37-104.
- Vadkert E, Farkas S 2002. The terrestrial Isopod fauna of the Rinya region IV. Szilónics-pusztá. *Natura Somogyiensis*, **3**: 27-34.
- Vandel A 1941. Recherches sur la génétique et la sexualité des isopodes terrestres. VI. Les phénomènes de monogénie chez les oniscoïdes. *Bulletin biologique de la France et de la Belgique*, **75**: 316-363.
- Vandel A 1949. La faune Nord-Atlantique. *Revue Française d'Entomologie*, **16**: 1-12.
- Vandel A 1960. Faune de France 64 : les Isopodes terrestres, première partie. Lechevallier, Paris., 417 p.
- van der Putten W & EASAC expert group 2018. Opportunities for soil sustainability in Europe. EASAC policy report 36. ISBN: 978-3-8047-3898-0 <https://easac.eu/publications/details/opportunities-for-soil-sustainability-in-europe/> - utolsó elérés: 2019. aug. 9.
- van Name WG 1936. The American land and fresh-water isopod Crustacea. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **71**: 1-535.
- van Name WG 1940. Supplement of American isopod Crustacea. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **77**: 109-142.
- van Name WG 1942. A second supplement to the American land and fresh-water isopod Crustacea. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **80**: 299-329.
- van Valen L 1962. A study of fluctuating asymmetry. *Evolution*, **16**: 125-142.
- Varga J, Rácz I (szerk.) 1996. Állatföldrajz, kézirat, (Eszterházy Károly Tanárképző Főiskola), 310 p
- Varga Z 2019. Biogeográfia : Az élet földrajza. PARS Könyvek (12). PARS Kft., Nagykovácsi. ISBN 978-963-88339-9-0
- Végh A 2009. Szárazföldi ászkarák-testvérfajok (*Trichoniscus* spp.) taxonómiai, biogeográfiai és ökológiai kérdései. SZIE ÁOTK MSc szakdolgozat. Pp 30.
- Végh, A ; Berg, M ; Mariën, J ; Kreeftenberg, W ; Hornung, E 2008. Testvér fajok (*Trichoniscus provisorius* és *T. pusillus*, Isopoda: Oniscidea) geográfiai elterjedése Hollandiában és annak ökológiai háttere. In: Lengyel S; Mihók B; Lendvai Á Z; Sólmos PV (ed.): Magyar Természetvédelmi Biológiai Konferencia, Program és absztrakt-kötet, p.67.
- Verhoeff K (1917a): Zur Kenntnis der Atmung und der Atmungsorgane der Isopoda-Oniscoidea. Biologisches Zentralblatt, **37**: 113-127.
- Verhoeff K (1917b): Zur Kenntnis der Entwicklung der Trachealsysteme und der Untergattungen von Porcellio und Tracheoniscus. Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin **1917**: 195-223.
- Verhoeff KW 1920. Über die Atmung der Landasseln, zugleich ein Beitrag zur Entstehung 23 der Landtiere. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, **118**: 365-447.
- Verhoeff KW 1931. Vergleichende geographisch-ökologische Untersuchungen über die Isopoda terrestria von Deutschland, den Alpenländern und anschließenden Mediterrangebieten. *Z.Morphol.Ökol.Tiere*, **22**:231-268
- Vilisics F 2005. Új fajok és ritkaságok Magyarország terasztrisz ászkafaunájában (Isopoda: Oniscidea, Crustacea). In: Korsós Z.(ed.): IV. Kárpát-medencei Biológiai Szimpózium kötete, Budapest, 2005. okt. 17-19. Magyar Biológiai Társaság, Budapest, 2005. pp. 479-485.
- Vilisics F 2007. New and rare species in the isopod fauna of Hungary (Crustacea, Isopoda, Oniscidea): results of field surveys and revisions. *Folia Historico-Naturalia Musei Matraensis*, **31**: 115-123.
- Vilisics F, Farkas S 2004. Összehasonlító faunisztikai vizsgálat a dél-dunántúli Babarcszölösi-pikkely ászkafaunájában (Isopoda, Oniscidea). *Állattani Közlemények*, **89**: 17-25.
- Vilisics F, Hornung E 2008a. A budapesti szárazföldi ászkarákfauna (Isopoda: Oniscidea) kvalitatív osztályozása. *Állattani Közlemények*, **93**(2): 3-16.
- Vilisics F, Hornung E 2008b. City matrix as hot spot for introduction and shelter for native fauna elements: examples on Isopods (Crustacea, Oniscidea) from Hungary (Session: The value of different urban habitats for biodiversity) Urban Biodiversity & Design- Implementing the Convention on Biological Diversity in towns and cities, International Conference Erfurt, Germany, 21. – 24. May, 2008. (oral presentation) Book of Abstracts p. 234.

- Vilisics F, Hornung E 2009. Urban areas as hot-spots for introduced and shelters for native isopod species. *Urban Ecosyst*, **12**: 333-345.
- 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 posztterek összefoglalói (Szerk.: Kőrösi Á.), p. 28
- Vilisics F, Lapanje A 2005. Terrestrial isopods (Isopoda: Oniscidea) from the Slovenian karst. *Natura Sloveniae*, **7**(1), 13-21.
- 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.
- Vilisics F, Bogyó D, Sattler T, Moretti M 2012. Occurrence and assemblage composition of millipedes (Myriapoda, Diplopoda) and terrestrial isopods (Crustacea, Isopoda, Oniscidea) in urban areas of Switzerland. *Zookeys*, **176**:199–214.
- Vilisics F, Sólymos P, Hornung E 2007a. 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.
- Vilisics F, Elek Z, Lövei GL, Hornung E 2007b. Composition of terrestrial isopod assemblages along an urbanisation gradient in Denmark. *Pedobiologia*, **51**: 45–53.
- 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, 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.
- Vink K, Kurniawati TA 1996. Iteroparous reproduction, body growth and energy reserves in a tropical population of the isopod *Porcellionides pruinosus*. *Pedobiologia*, **40**(5): 467-476.
- Vona-Túri D, Szmátóna-Túri T 2012a. Adatok a Mátra-hegység ászkarák (Crustacea: Isopoda: Oniscidea) faunájához, különös tekintettel az út menti élőhelyekre. *Természetvédelmi Közlemények*, **18**: 537-548.
- Vona-Túri D, Szmátóna-Túri T 2012b. Szárazföldi ászkarák (Crustacea: Isopoda: Oniscidea) élőhely preferenciájának ökológiai háttere. 9. Magyar Ökológus Kongresszus (Keszthely, 2012. szeptember 5-7.) Előadások és posztterek összefoglalói p. 110.
- Vörös J. 2014. Kétéltűek molekuláris taxonómiája a Kárpát-medencében. *Magyar Tudomány*, **175**(4): 423-427.
- Wallace AR 1876. The geographical distribution of animals. Harper, New York
- Wallwork JA 1970. Ecology of Soil Animals. New York, McGraw-Hill, 283 pp.
- Wang H, He Q, Liu X, Zhuang Y, Hong S 2012. Global urbanization research from 1991 to 2009: A systematic research review. *Landscape and Urban Planning*, **104**: 299–309.
- Warburg MR 1968. Behavioral Adaptations of Terrestrial Isopods. *Integrative and Comparative Biology*, **8**(3): 545-559.
- Warburg MR 1987. Isopods and their terrestrial environment. *Adv. Ecol. Res.*, **17**:187-242.
- Warburg MR 1992a. Reproductive patterns in three isopod species from the Negev desert. *Journal of arid Environments*, **22**:73-85.
- Warburg MR 1992b. Life History patterns of Terrestrial Isopods from Mesic Habitats in the Temperate Region of Northern Israel (Isopoda: Porcellionidae, Armadillidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, **27**(2-3) 155-165.
- Warburg MR 1993. Evolutionary biology of land isopods. Berlin, Springer-Verlag. 159p.
- Warburg MR 1994. Review of recent studies on reproduction in terrestrial isopods. *Invertebrate reproduction & development*, **26**(1), 45-62.
- Warburg MR 1995a. Continuous breeding in two rare, fossorial, oniscid isopod species from the Central Negev Desert. *Journal of arid Environments*, **29**: 383-393.
- Warburg MR 1995b. Growth and reproduction in a rare desert isopod: *Porcellio barroisi* (Oniscidea; Porcellionidae) from the Central Negev Mountains. *Journal of arid Environments*, **31**: 199-204.
- Warburg MR 2007. Distribution, Reproduction, and Relative Abundance of Oniscids: A Long-term Study on Isopods (Isopoda, Oniscidea) in Israel. *Crustaceana*, **80**(10): 1223-1252.
- Warburg MR 2011. Cost of breeding in Oniscid Isopods: a partial review. *Crustaceana*, **84**(12-13): 1561-1580.
- Warburg MR, Calahorra Y, Amar KO 2001. Non-seasonal breeding in a Porcellionid isopod. *Journal of Crustacean Biology*, **21**(2): 375-383.
- Warburg MR, Cohen N 1991. Reproductive pattern, allocation and potential in a semelparous isopod from the Mediterranean region of Israel. *J. Crust. Biol.*, **11**: 368-374.
- Warburg MR, Cohen N 1992a. Reproductive pattern, allocation and potential of an iteroparous isopod from a xeric habitat in the Mediterranean region. *Journal of arid Environments*, **22**: 161-171.
- Warburg MR, Cohen N 1992b. Population dynamics, growth and longevity of *Armadillo officinalis* (Isopoda, Oniscidea), inhabiting the Mediterranean region of Northern Israel. *Pedobiologia*, **36**(5): 262-273
- Warburg MR, Cohen N, Weinstein D, Rosenberg M 1993. Life history of a semelparous oniscid isopod, *Schizidium tiberianum* Verhoeff, inhabiting the Mediterranean region of northern Israel. *Israel Journal of Zoology*, **39**(2): 79-93.
- Warburg MR, Hornung E 1999. Diversity of terrestrial isopod species along a transect through northern Israel. *Biodiversity and Conservation*, **8**(11): 1469-1478.
- Warburg MR, Linsenmair KE, Berkovitz K 1984. The Effect of Climate on the distribution and Abundance of Isopods. *Symp. Zool. Soc. Lond.* **53**: 339-367.
- Warburg MR, Rosenberg M 1996. Brood-pouch structure in terrestrial Isopods. *Invertebrate Reproduction and Development*, **29**: 213–222.
- Watson PJ, Thornhill R 1994. Fluctuating asymmetry and sexual selection. *Trends Ecology and Evolution*, **9**(1):21-5.

- Wägele J-W 1987. On the Reproductive Biology of *Ceratoserolis trilobitoides* (Crustacea: Isopoda): Latitudinal Variation of Fecundity and Embryonic Development. *Polar Biol.*, **7**:11-24.
- Wägele JW 1989. Evolution und phylogenetisches System der Isopoda. Stand der Forschung und neue Erkenntnisse. *Zoologica* (Stuttgart), **140**: 1-262,
- Westerman PR, Borza JK, Andjelkovic J, Liebman M, Danielson B 2008. Density-dependent predation of weed seeds in maize fields. *Journal of Applied Ecology*, **45**: 1612–1620.
- Whitford V, Ennos AR, Handley JF 2001. City form and natural process – indicators for the ecological performance on urban areas and their application to Merseyside, UK. *Landscape and Urban Planning*, **57**: 91–103.
- Wiens JA 1989. Spatial Scaling in Ecology. *Functional Ecology*, **3**(4): 385-397.
- Wiens JJ 2011. The causes of species richness patterns across pace, time, and clades and the role of ‘ecological limits’. *The Quarterly Review of Biology*, **86**(2): 75-96.
- Wieser W 1963. Die Bedeutung der Tageslänge für das Einsetzen der Fortpflanzungsperiode bei *Porcellio scaber* Latr.(Isopoda). *Zeitschrift für Naturforschung B*, **18**(12), 1090-1092.
- Williams T, Franks N 1988. Population size and growth rate, sex ratio and behaviour in the ant isopod, *Platyarthrus hoffmannseggii*. *Journal of Zoology* (London), **215**: 703-717.
- Williams PH, Osborne JL 2009. Bumblebee vulnerability and conservation world-wide. *Apidologie* **40**: 367–387.
- Willows R 1984. Breeding phenology of woodlice and oostegite development in *Ligia oceanica* (L.) (Crustacea). *Symp. Zool. Soc. Lond.*, **53**: 469-485
- Wilson GDF 2008. Global diversity of Isopod crustaceans (Crustacea; Isopoda) in freshwater. *Hydrobiologia*, **595**: 231-240.
- Wood CT, Kostanjšek R, Araujo PB, Štrus J 2017. Morphology, microhabitat selection and life-history traits of two sympatric woodlice (Crustacea: Isopoda: Oniscidea): A comparative analysis. *Zoologischer Anzeiger*, **268**: 1-10.
- Zachariassen KE 1991. Routes of transpiratory water loss in a dry habitat tenebrionid beetle. *Journal of Experimental Biology*, **157**:425-437.
- Ziegler A 2004. Variations of calcium deposition in terrestrial isopods. pp 299-309 . In, The Biology of Terrestrial Isopods. S. Sfenthourakis, P. B. de Araujo, E. Hornung, H. Schmalfuss, S. Taiti, K. Szlavecz (Editors). Crustaceana Monographs 2 . Koninklijke Brill NV. Leiden, Netherlands. 386 pp.
- Ziegler A, Suzuki S 2011. Sperm storage, sperm translocation and genitalia formation in females of the terrestrial isopod *Armadillidium vulgare* (Crustacea, Peracarida, Isopoda. *Arthropod Structure & Development*, **40**(1): 64-76.
- Zimmer M, Brauckmann HJ 1997. Geographical and annual variations in the phenology of some terrestrial isopods (Isopoda, Oniscidea). *Biologia*, **52**(2): 281-289.

9. Függelék

9.1. Alaptáblázatok: F1 - F5

F1. táblázat: Magyarország ma ismert Oniscidea fajlistája

Ökomorfológiai típus (ÖMT): futó ('runner' = **Ru**), tapadó ('clinger' = **Cl**), gömbölyödő ('roller' = **Ro**), non-komformista ('non-komformist' = **Nc**), beásó ('creeper' = **Cr**)

	Classis: Crustacea Ordo: Isopoda sub-ordo: Oniscidea				A diszertációban használt rövidítések	ÖMT
	Section	Super-familia	familia	species		
1	Diplocheta		Ligiidae	<i>Ligidium germanicum</i> Verhoeff, 1901		Ru
2				<i>Ligidium hypnorum</i> (Cuvier, 1792)	Lihyp	Ru
3				<i>Ligidium intermedium</i> Radu, 1950		Ru
4	Microcheta		Mesoniscidae	<i>Mesoniscus graniger</i> (Frivaldszky, 1865)	Megra	Cr
5	Synocheta		Styloniscidae	<i>Cordioniscus stebbingi</i> (Patience, 1907)	C.stebbingi	Cr
6			Trichoniscidae	<i>Androniscus dentiger</i> Verhoeff, 1908	A.dentiger	Cr
7				<i>Androniscus roseus</i> (C. Koch, 1838)	Anro	Cr
8				<i>Buddelundiella cataractae</i> Verhoeff, 1930		Cr
9				<i>Calconiscellus karawankianus</i> (Verhoeff, 1908)		Cr
10				<i>Haplophthalmus danicus</i> Budde-Lund, 1880		Cr
11				<i>Haplophthalmus hungaricus</i> Kesselyák, 1930		Cr
12				<i>Haplophthalmus mengii</i> (Zaddach, 1844)	H.mengii	Cr
13				<i>Haplophthalmus montivagus</i> Verhoeff, 1941		Cr
14				<i>Hyloniscus riparius</i> (C. Koch, 1838)	Hylri, H.riparius	Ru
15				<i>Hyloniscus transsilvanicus</i> (Verhoeff, 1901)	Hyltran	Ru
16				<i>Hyloniscus vividus</i> (C. Koch, 1941)		Ru
17				<i>Trichoniscus bosniensis</i> Verhoeff, 1901		Ru
18				<i>Trichoniscus crassipes</i> Verhoeff, 1939		Ru
19				<i>Trichoniscus noricus</i> Verhoeff, 1917*		Ru
20				<i>Trichoniscus provisorius</i> Racovitza, 1908*		Ru
21				<i>Trichoniscus pusillus</i> Brandt, 1833*	Tripu	Ru
22				<i>Trichoniscus steinboeckii</i> Verhoeff, 1831		Ru
23				<i>Tachyoniscus austriacus</i> (Verhoeff, 1908)		
24	Crinocheta	Oniscoidea	Oniscidae	<i>Oniscus asellus</i> Linnaeus, 1758	Onas	Cl
25			Philosciidae	<i>Lepidoniscus minutus</i> (C. Koch, 1838)		
26				<i>Philoscia muscorum</i> (Scopoli, 1763) ?		Ru
27				<i>Philoscia affinis</i> Verhoeff, 1908		Ru
28				<i>Chaetophiloscia cellaria</i> (Dollfus, 1884)		Ru
29			Platyarthridae	<i>Platyarthrus hoffmannseggii</i> Brandt, 1833	Plaho, P.hoffmannseggii	Nc
30				<i>Platyarthrus schoblii</i> Budde-Lund 1885		Nc
31				<i>Trichorhina tomentosa</i> Budde-Lund, 1893)	T.tomentosa	
32			Cylistidae	<i>Cylisticus convexus</i> (De Geer, 1778)	Cylcon	Cl
33			Porcellionidae	<i>Agabiformius lentus</i> (Budde-Lund, 1885)	A.lentus	
34				<i>Porcellio dilatatus</i> Brandt, 1833		Cl
35				<i>Porcellio laevis</i> Latreille, 1804	P.laevius	Ru-Cl
36				<i>Porcellio monticola</i> Lereboullet, 1853		
37				<i>Porcellio scaber</i> Latreille, 1804	Posca	Cl
38				<i>Porcellio spinicornis</i> Say, 1818	P.spinicornis	Cl
39				<i>Porcellionides pruinosus</i> (Brandt, 1833)		Ru
40				<i>Proporcellio vulcanius</i> Verhoeff, 1908	P.vulcanius	
41			Agnaridae	<i>Orthometopon planum</i> (Budde-Lund, 1885)	Orpla, O.planum	Cl
42				<i>Protracheoniscus franzi</i> Strouhal, 1948		Ru
43				<i>Protracheoniscus major</i> (Dollfus, 1903)	P.major	Ru
44				<i>Protracheoniscus politus</i> (C. Koch, 1841)		Ru
45			Trachelipodidae	<i>Porcellium collicola</i> (Verhoeff, 1907)	Porcol	Cl

46				<i>Porcellium conspersum</i> (C. Koch, 1841)	Porcon	
47				<i>Porcellium recurvatum</i> Verhoeff, 1901		
48				<i>Trachelipus difficilis</i> (Radu, 1950)		Cl
49				<i>Trachelipus nodulosus</i> (C. Koch, 1838)	Trano, T.nodulosus	Cl
50				<i>Trachelipus rathkii</i> (Brandt, 1833)	Trara	Cl
51				<i>Trachelipus ratzeburgii</i> (Brandt, 1833)	Traratz	Cl
52			Armadillidiidae	<i>Armadillidium nasatum</i> Budde-Lund, 1885	A.nasatum	Ro
53				<i>Armadillidium opacum</i> (C. Koch, 1841)		Ro
54				<i>Armadillidium pictum</i> Brandt, 1833		Ro
55				<i>Armadillidium versicolor</i> Stein, 1859	A.versicolor	Ro
56				<i>Armadillidium vulgare</i> (Latreille, 1804)	Armvu, A.vulgare	Ro
57				<i>Armadillidium zenckeri</i> Brandt, 1833		Ro
58				<i>Paraschizidium coeculum</i> (Silvestri, 1897)	P.coeculum	
59				<i>Reductoniscus costulatus</i> Kesselyák, 1930	R.costulatus	Ro

Megjegyzés: *Ligidium intermedium* Radu, 1950 – valószínűleg a *L. germanicum* szinonímája (Schmalfuss, 2003)

? *Philoscia muscorum* (Scopoli, 1763) – bizonytalan adat

**Trichoniscus* spp csoportként kezelik leggyakrabban. Három faj: *T. pusillus*, *T. noricus*, *T. provisorius*

F2. táblázat: A dunántúli régió fajai, és UTM szerinti előfordulási gyakoriságuk (ΣUTM 243; felhasznált adat Σ758) (szürke háttér – leggyakoribb, halványszürke – gyakori, fehér – legkisebb gyakoriságú/ritka fajok)

	fajnév	hány UTM-ből került elő	összes előfordulás
1	<i>Armadillidium vulgare</i>	169	358
2	<i>Porcellium collicola</i>	164	312
3	<i>Hyloniscus riparius</i>	168	253
4	<i>Trachelipus rathkii</i>	127	194
5	<i>Protracheoniscus politus</i>	97	172
6	<i>Trachelipus nodulosus</i>	80	116
7	<i>Platyarthus hoffmansseggii</i>	77	110
8	<i>Trachelipus ratzeburgii</i>	72	108
9	<i>Trichoniscus pusillus</i> csoport	72	103
10	<i>Cylisticus convexus</i>	61	99
11	<i>Haplophthalmus danicus</i>	57	75
12	<i>Armadillidium zenckeri</i>	52	61
13	<i>Haplophthalmus mengii</i>	40	52
14	<i>Porcellionides pruinosus</i>	34	50
15	<i>Ligidium hypnorum</i>	33	56
16	<i>Porcellio scaber</i>	32	74
17	<i>Ligidium germanicum</i>	28	40
18	<i>Lepidoniscus minutus</i>	26	45
19	<i>Hyloniscus vividus</i>	20	29
20	<i>Androniscus roseus</i>	13	20
21	<i>Armadillidium opacum</i>	12	21
22	<i>Trichoniscus steinboeckii</i>	12	17
23	<i>Orthometopon planum</i>	9	24
24	<i>Armadillidium versicolor</i>	7	11
25	<i>Porcellio spinicornis</i>	6	10
26	<i>Calconiscellus carawankianus</i>	4	4
27	<i>Protracheoniscus major</i>	4	4
28	<i>Armadillidium nasatum</i>	3	9
29	<i>Protracheoniscus franzi</i>	3	5
30	<i>Proporcellio vulcanius</i>	3	3
31	<i>Buddelundiella cataractae</i>	2	6
32	<i>Oniscus asellus</i>	2	3
33	<i>Porcellium recurvatum</i>	2	3
34	<i>Cordioniscus stebbingi</i>	2	2
35	<i>Platyarthus schobli</i>	2	2
36	<i>Trichoniscus nivatus</i>	2	2
37	<i>Reductoniscus costulatus</i>	2	2
38	<i>Trichorhina tomentosa</i>	1	3
39	<i>Trichoniscus bosniensis</i>	1	3
40	<i>Trichoniscus crassipes</i>	1	1
41	<i>Tachyoniscus austriacus</i>	1	1
42	<i>Chaetophiloscia cellaria</i>	1	1
43	<i>Haplophthalmus montivagus</i>	1	1
44	<i>Porcellio laevis</i>	1	1
45	<i>Agabiformius lentus</i>	1	1
46	<i>Paraschizidium coeculum</i>	1	1
47	<i>Armadillidium pictum</i>	1	1

F3. táblázat: A Dunántúli és Budapest agglomerációs területéhez tartozó földrajzi régió fajkészlete és annak élőhely típusok szerinti megoszlása fajcsoportok szerint (sokváltozós regressziós fa analízis).

A fajlista fajcsoportok szerint, és a rekordok csökkenő sorrendjében. A százalékos értékek a fajcsoportokra vonatkoznak. A 'Természetességi besorolás' kategóriái (Hornung *et al.*, 2007 és 2008 alapján) **G** – élőhely generalista; **TGY**– természetes, gyakori; **TR**– természetes, ritka; **ZGY**– zavart, gyakori; **ZR**– zavart, ritka; **B** – bizonytalan státusú (A % értékek egész számra kerekítve.)

faj	csoport	degradált	természetes	
			hegyvidék	alföld
<i>Armadillidium vulgare</i> Latreille, 1804	G	113	104	141
<i>Porcellium collicola</i> (Verhoeff, 1907)	G	73	105	134
<i>Hyloniscus riparius</i> (C. Koch, 1838)	G	66	80	148
<i>Trachelipus rathkii</i> (Brandt, 1833)	G	48	56	102
<i>Trachelipus nodulosus</i> (C. Koch, 1838)	G	37	45	49
<i>Platyarthus hoffmansseggii</i> Brandt, 1833	G	55	18	44
<i>Trichoniscus pusillus</i> csoport	G	10	39	49
<i>Haplophthalmus danicus</i> Budde-Lund, 1880	G	34	20	27
<i>Haplophthalmus mengii</i> (Zaddach, 1844)	G	17	19	18
rész %	G	27.4	29.4	43.1
<i>Protracheoniscus politus</i> (C. Koch, 1841)	TGY	27	144	36
<i>Trachelipus ratzeburgii</i> (Brandt, 1833)	TGY	10	76	45
<i>Ligidium hypnorum</i> (Cuvier, 1792)	TGY	15	36	21
<i>Lepidoniscus minutus</i> (C. Koch, 1838)	TGY	2	48	5
<i>Ligidium germanicum</i> Verhoeff, 1901	TGY	1	34	18
<i>Orthometopon planum</i> (Budde-Lund, 1885)	TGY	11	16	0
rész %	TGY	12.1	65	22.9
<i>Armadillidium zenckeri</i> Brandt, 1833	TR	2	7	49
<i>Hyloniscus vividus</i> (C. Koch, 1841)	TR	1	18	11
<i>Armadillium opacum</i> (C. Koch, 1841)	TR	0	18	7
<i>Trichoniscus steinboeckii</i> Verhoeff, 1931	TR	0	20	1
<i>Haplophthalmus montivagus</i> Verhoeff, 1941	TR	4	3	0
<i>Calconiscellus karawankianus</i> (Verhoeff, 1908)	TR	0	4	2
<i>Protracheoniscus franzi</i> Strouhal, 1948	TR	0	4	2
<i>Porcellium recurvatum</i> Verhoeff, 1901	TR	0	3	3
<i>Trichoniscus bosniensis</i> Verhoeff, 1901	TR	0	3	0
<i>Trichoniscus nivatus</i> Verhoeff, 1917	TR	0	0	2
<i>Armadillidium pictum</i> Brandt, 1833	TR	1	0	0
<i>Tachyoniscus austriacus</i> (Verhoeff, 1908)	TR	0	1	0
rész %	TR	4.8	48.8	46.4
<i>Cylisticus convexus</i> (De Geer, 1778)	ZGY	58	31	32
<i>Porcellio scaber</i> Latreille, 1804	ZGY	89	8	7
<i>Porcellionides pruinosus</i> (Brandt, 1833)	ZGY	43	7	2
rész %	ZGY	68.6	16.6	14.8
<i>Androniscus roseus</i> (C. Koch, 1838)	ZR	19	12	1
<i>Armadillidium nasatum</i> Budde-Lund, 1885	ZR	11	1	0
<i>Buddelundiella cataractae</i> Verhoeff, 1930	ZR	7	0	0
<i>Porcellio spinicornis</i> Say, 1818	ZR	5	2	0
<i>Oniscus asellus</i> Linnaeus, 1758	ZR	4	1	0
<i>Protracheoniscus major</i> (Dollfus, 1903)	ZR	4	0	0

	<i>Platyarthrus schoblii</i> Budde-Lund, 1885	ZR	4	0	0
	<i>Proporcellio vulcanius</i> Verhoeff, 1917	ZR	1	2	1
	<i>Cordioniscus stebbingi</i> (Patience, 1907)	ZR	3	0	0
	<i>Reductoniscus costulatus</i> Kesselyák, 1930	ZR	2	0	1
	<i>Trichorhina tomentosa</i> (Budde-Lund, 1893)	ZR	3	0	0
	<i>Agabiformius lentus</i> (Budde-Lund, 1885)	ZR	2	0	0
	<i>Porcellio dilatatus</i> Brandt, 1833	ZR	2	0	0
	<i>Porcellio laevis</i> (Latreille 1804)	ZR	1	0	1
	<i>Chaetophiloscia cellaria</i> (Dollfus, 1884)	ZR	1	0	0
	<i>Paraschizidium coeculum</i> (Silvestri, 1897)	ZR	1	0	0
rész %		ZR	76.1	19.6	4.3
	<i>Armadillidium versicolor</i> Stein, 1859	B	10	2	8
rész %		B	50	10	40

F4. táblázat: A Magyarországon eddig kimutatott fajok listája, természetességi, biogeográfiai besorolás és gyakorisága szerinti pontszáma és a fajok **TINI** ('Terrestrial Isopod Naturalness Index') index összetevői és azok értékei. (szempontokat ld. 5.2.2. fejezet), **TINI = GD+LD+DT**, ahol

- (1) **GD** – a faj globális eloszlása (Global Distribution) biogeográfiai skálán (1-5 pont);
 (2) **LD** – lokális előfordulás (Local Distribution), ami az adott faj megjelenési gyakoriságára utal a vizsgált régióban (1-5 pont)(itt a pozitív UTM egységek aránya az összes vizsgálthoz viszonyítva);
 (3) **DT** (Disturbance Tolerance) – a faj zavarás tűrése (max. 10 pont) – az adott faj élőhelyválasztása alapján.

természetesség	biogeográfiai beosztás	gyakoriság	faj	TINI pontszám	természetesség	biogeográfiai beosztás	gyakoriság	faj	TINI pontszám
10	5	5	<i>Haplophthalmus hungaricus</i>	20	5	3	5	<i>Haplophthalmus mengii</i>	13
10	4	5	<i>Calconiscellus karawankianus</i>	19	5	2	5	<i>Platyarthus hoffmansseggii</i>	12
10	4	5	<i>Hyloniscus transsilvanicus</i>	19	5	2	5	<i>Trichoniscus pusillus group</i>	12
10	4	5	<i>Hyloniscus vividus</i>	19	5	3	3	<i>Trachelipus nodulosus</i>	11
10	4	5	<i>Lepidoniscus minutus</i>	19	3	2	5	<i>Cylisticus convexus</i>	10
10	4	5	<i>Ligidium germanicum</i>	19	5	2	3	<i>Hyloniscus riparius</i>	10
10	4	5	<i>Ligidium intermedium</i>	19	5	4	1	<i>Porcellium collicola</i>	10
10	4	5	<i>Mesoniscus graniger</i>	19	5	2	3	<i>Trachelipus rathkii</i>	10
10	4	5	<i>Orthometopon planum</i>	19	1	3	5	<i>Armadillidium pictum</i>	9
10	4	5	<i>Porcellium recurvatum</i>	19	5	1	3	<i>Armadillidium vulgare</i>	9
10	4	5	<i>Protracheoniscus franzi</i>	19	3	0	5	<i>Armadillidium nasatum</i>	8
10	4	5	<i>Tachysoniscus austriacus</i>	19	1	2	5	<i>Oniscus asellus</i>	8
10	4	5	<i>Trachelipus difficilis</i>	19	1	2	5	<i>Porcellio spinicornis</i>	8
10	4	5	<i>Trichoniscus bosniensis</i>	19	1	2	5	<i>Protracheoniscus major</i>	8
10	4	5	<i>Trichoniscus crassipes</i>	19	1	1	5	<i>Porcellio dilatatus</i>	7
10	4	5	<i>Trichoniscus nivatus</i>	19	1	1	5	<i>Porcellionides pruinosus</i>	7
10	4	5	<i>Trichoniscus steinboeckii</i>	19	0	1	5	<i>Porcellio laevis</i>	6
10	4	5	<i>Philoscia affinis</i>	19	0	0	5	<i>Agabiformius lentus</i>	5
10	3	5	<i>Armadillidium opacum</i>	18	0	0	5	<i>Buddelundiella cataractae</i>	5
10	3	5	<i>Armadillidium zenckeri</i>	18	0	0	5	<i>Chaetophiloscia cellaria</i>	5
10	3	5	<i>Haplophthalmus montivagus</i>	18	0	0	5	<i>Paraschizidium coeculum</i>	5
10	3	5	<i>Ligidium hypnorum</i>	18	0	0	5	<i>Platyarthus schobli</i>	5
10	3	5	<i>Porcellium conspersum</i>	18	0	0	5	<i>Proporcellio vulcanius</i>	5
10	3	5	<i>Trachelipus ratzeburgii</i>	18	-	-	5	<i>Trichorhina tomentosa</i>	5
10	4	3	<i>Protracheoniscus politus</i>	17	1	1	1	<i>Porcellio scaber</i>	3
5	4	5	<i>Armadillidium versicolor</i>	14	-	-	-	<i>Cordioniscus stebbingi</i>	0
5	3	5	<i>Androniscus roseus</i>	13	-	-	-	<i>Reductoniscus costulatus</i>	0
5	3	5	<i>Haplophthalmus danicus</i>	13					

F5. táblázat: Budapest és agglomerátumában kimutatott (valid) fajok. † - azok a fajok, amikről van adat az utóbbi 30 évből, de gyűjtéseink során nem sikerült kimutatni.

N – natív; I – behurcolt (introduced); C – kozmopolita; Est – behurcolt-megtelepedett (established);

Habitatok: T – természetes, V – városi, B – budai, P – pesti, S. beép. – sűrűn beépített, Bot - botanikus

Család	Fajnév	Státusz	Habitatok						
			T. erdők	V. erdők	B. kertek	P. kertek	Parkok	S. beép.	Bot. kertek
Trichoniscidae	<i>Androniscus roseus</i>	N		+				+	+
	<i>Androniscus dentiger</i>	†							
	<i>Buddelundiella cataractae</i>	I			+				+
	<i>Haplophthalmus danicus</i>	N	+	+	+		+	+	+
	<i>Haplophthalmus mengii</i>	N	+	+	+			+	+
	<i>Haplophthalmus montivagus</i>	N							+
	<i>Haplophthalmus hungaricus</i>	†							
	<i>Hyloniscus riparius</i>	N/C	+	+	+		+	+	+
	<i>Trichoniscus pusillus</i> agg.*	N							
	<i>Trichoniscus ? pygmaeus</i> *	N							
Styloniscidae									
	<i>Cordioniscus stebbingi</i>	I							+
Oniscidae									
	<i>Oniscus asellus</i>	†							
Platyarthridae									
	<i>Platyarthrus hoffmannseggii</i>	N	+	+	+	+	+	+	+
	<i>Platyarthrus schoblii</i>	I		+	+				
	<i>Trichorina tomentosa</i>	I							+
Agnaridae									
	<i>Orthometopon planum</i>	N	+						
	<i>Protracheoniscus major</i>	I						+	
	<i>Protracheoniscus politus</i>	N	+	+	+				
Cylistidae									
	<i>Cylisticus convexus</i>	C/Est	+	+	+		+	+	+
Porcellionidae									
	<i>Porcellio dilatatus</i>	I						+	
	<i>Porcellio laevis</i>	†							
	<i>Porcellio monticola</i>	†							
	<i>Porcellio scaber</i>	N/C			+	+	+	+	+
	<i>Porcellio spinicornis</i>	Est			+				
	<i>Porcellionides pruinosus</i>	N/C		+	+	+		+	+
	<i>Proporcellio vulcanius</i>	†							
Trachelipodidae									
	<i>Agabiformius lentus</i>	I			+				
	<i>Porcellium collicola</i>	N	+	+	+	+	+		+
	<i>Trachelipus nodulosus</i>	N					+		
	<i>Trachelipus rathkii</i>	N	+	+	+	+	+		+
	<i>Trachelipus ratzeburgii</i>	N					+		
Armadillidae									
	<i>Reductoniscus costulatus</i>	I							+
Armadillidiidae									
	<i>Armadillidium nasatum</i>	I							+
	<i>Armadillidium versicolor</i>	Est			+		+		
	<i>Armadillidium vulgare</i>	N/C	+	+	+	+	+	+	+
	<i>Paraschizidium coeculum</i>	B			+				
	Natív fajok összesen	14	8	7	7	3	7	5	8
	Kozmopoliták összesen	5	1	2	3	3	2	3	3
	Meghonosodott betelepítők	3	1	1	3	0	2	1	1
	Behurcolt fajok összesen	10	0	1	4	0	0	2	5
	Összesen		10	11	17	6	11	9	16

9.2. Terepi adatlap a 4. fejezethez

Adatbázis azonosító (pl. XYééhhm-01/réshmint):

TEREPI ADATLAP ver 2.0

SZIE-ÁOTK Ökológiai Tanszék, Talajzoológiai kutatócsoport

Magyarázat: ...: szöveges leírás, *: kitöltése opcionális, a többi helyen min 1 kategória bejelölendő.

A – Biotikai alapadatok

1. Lelelőhely: közigazgatási egység ... szűkebb lelelőhely ...

2. * Szélesség (GPS): N ...

3. * Hosszúság (GPS): E ...

4. * Tszf. magasság (GPS m): ...

5. * UTM grid: ...

6. Gyűjtők: ...

7. Időpont (év/hó/nap/óra/perc): ...

B – Mintavétel és körülményei

8. Módszer

1. Egyet

2. Talajavaminta

3. Egyéb: ...

9. Ráfordítási egység: ...

10. Ismétlésszám: ...

11. Minták jelölése: ...

12. Felhőzet

1. Derült

2. Enyhén felhős

3. Erősen felhős

13. Látási viszonyok

1. Világos

2. Szürkületfajnál

3. Sötét

4. Mesterséges fény

14. Csapadék

1. Nem esik

2. Esik

3. Eső után

15. Légmozgás

1. Szélcsend

2. Enyhe szél

3. Erős szél

C – Élőhely jellemzés

16. Élőhely jellege, ökotón

1. nem vonalmenti élőhely

2. vízpart, tó

3. vízpart, patak

4. vízpart, mesterséges vízfolyás

5. vízpart, természetes vízfolyás

6. közút oldal

7. vasúti töltés

8. árvédelmi töltés

9. erdőszegély

10. fásor

11. kőfal (vakolt, habarcsos)

12. kőfal (rakott, nincs habarcsos)

13. fa kerítés

17. A-NÉR tipológia kódja: ...

18. Magasság

1. hegy és dombvidék

2. síkság

19. Formáció

1. fűs

2. fűtlen (<3%)

20. Vízleltartósság

1. víz/mocsári

2. úde

3. száraz

21. Emberi hatás

1. Természetközeli

2. Degradált

22. *Növényfajlás: ...

23. *Domináns/jellemző növényfajok: ...

24. Lombkoronaszint záródása (%)

1. 0-20

2. 20-40

3. 40-60

4. 60-80

5. 80-100

25. Csereszint záródása (%)

1. 0-20

2. 20-40

3. 40-60

4. 60-80

5. 80-100

26. Lágyszárú szint záródása (%)

1. 0-20

2. 20-40

3. 40-60

4. 60-80

5. 80-100

27. Kitérség

1. Nem meghatározható

2. É

3. K

4. D

5. Ny

28. Lejtőszög

1. Sík (0-5°)

2. enyhe lejtő (5-30°)

3. meredek lejtő (30-60°)

4. közeli függőleges (sziklafal) (60-90°)

29. Helyi topográfia

1. nem meghatározott

2. lejtő alja

3. lejtő teteje

30. *Alapközet: ...

50. Xerotermitás

1. nyílt vízborítás

2. láp

3. mocsár

4. állandó humid (vízpart, humid erdő)

5. úde (úde rét, erdő)

6. kiszáradó (időszakosan vízborított, kiszáradó szikes, láprét)

7. mezofil (mezofil rét, erdő)

8. száraz (száraz gyepek, erdő)

9. nyílt száraz (nyílt száraz gyepek)

10. extrém száraz (extrém száraz és nyílt helyek, pl. fűtőhomok)

51. Zavarás

1. érintetlen (emberi beavatkozástól mentes)

2. természetes, alig bolygatott (enyhe taposás, gyenge legelés, természetvédelmi kaszálás, természetes élőhely)

3. természetes bolygatott (rendszeresen előforduló taposás, közepes legelés, rendszeres kaszálás, művelt klímax erdő)

4. természetközeli (gyepgazdálkodás, rendszeres legelés+taposás, intenzív)

31. Alapközet típusa

1. Meszes

2. Nem meszes

32. Alapközet jelenléte

1. 0-20%

2. 20-40%

3. 40-60%

4. 60-80%

5. 80-100%

33. *Talaftípus: ...

34. Fizikai talajfeleség

1. Agyag

2. Marga

3. Homok

35. Talajszerkezet

1. Szerkezet nélküli, tömött

2. Szerkezet nélküli, szemcsés

3. Szerkezetes, apró

4. Szerkezetes, közepes

5. Szerkezetes, nagy

36. Talaj aktuális nedvességtállapota

1. tocsogós

2. nedves

3. száraz

37. *Talaj pH: ...

38. *Talaj tömördőssége: ...

39. *Lég hőmérséklet (°C): ...

40. *Relatív páratartalom (%): ...

41. *Talaj hőmérséklet (°C): ...

42. *Fényintenzitás (% lux): ...

43. *Egyéb paraméter: ...

D – Mikroélőhelyek

Szubsztrát

Réshminták

Előkerült fajok

1. szikla

2. kő

3. kavics

4. talaj/homok

5. avar

6. fűcsomó, zombék

7. fakéreg felszíne (elő fa/cserje)

8. fakéreg alatt (korhadt fa)

9. korhadt fában

10. korhadt fa alatt

11. moha/zuzmó

12. trágya/trágyadomb

13. dög

14. gomba

15. fészkek (emlős/madár)

16. hangyakolónia

17. szemét, hulladék

18. építési törmelék (beton/héj)

19. *egyéb: ...

E – Egyéb megjegyzések (térkép, vázlatok, erdészeti és természetvédelmi kezelés, történetiség stb.): ...

9.3. A disszertáció megírásához alapul szolgáló publikációk (fejezetek szerint):

Általános, áttekintő szemle cikk, könyv fejezet

Hornung E 2011. Evolutionary adaptation of oniscidean isopods to terrestrial life: Structural – physiological – behavioural aspects. *Terrestrial Arthropod Reviews*, **4**:(2): 95-130.

DOI: 10.1163/187498311X576262

Szlavec K, Csuzdi C, Hornung E, Korsós Z (in press): Urban soil fauna. In: Anderson P, Douglas I, Goode D, Houck M, Maddox D, Nagendra H, Puay Yok T (szerk.) *Routledge Handbook of Urban Ecology*, London: Routledge of Taylor and Francis Group (várható megjelenés 2020)

Skála – eloszlási mintázat

Sfenthourakis S, Hornung E 2018. Isopod distribution and climate change. *Zookeys*, 801: 25–61.

DOI: 10.3897/zookeys.801.23533 (IF = 1.143) Q2

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.

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 Entomologica Hungarica*, **70**: 1-19.

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, 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**: 19-22.

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)

Fajok és élőhelyek minősítése

Hornung E, Vilisics F, Sólymos P 2009. Ászkarák együttesek (Crustacea, Isopoda, Oniscidea) felhasználhatósága az élőhelyek természetességének minősítésében. *Természetvédelmi Közlemények*, **15**: 381-395.

Hornung E, Vilisics F, Szlavec K 2007. Szárazföldi ászkarák (Isopoda, Oniscidea) fajok tipizálása hazai előfordulási adatok alapján (különös tekintettel a sikeres megtelepedőkre). *Természetvédelmi Közlemények*, **13**: 47–57.

Vilisics F, Hornung E 2008. A budapesti szárazföldi ászkarákfauna (Isopoda: Oniscidea) kvalitatív osztályozása. *Állattani Közlemények*, **93**(2): 3-16.

Hornung E, Vilisics F, Szlavec K 2007. Hazai szárazföldi ászkarákfajok (Isopoda, Oniscidea) tipizálása két nagyváros, Budapest és Baltimore (ÉK Amerika) összehasonlításának példájával. *Természetvédelmi Közlemények*, **13**: 47-58.

Vilisics F, Sólymos P, Hornung E 2007. A preliminary study on habitat features and associated terrestrial isopod species. In: Tajovsky, K; Schlaghamersky, J; Pizl, V (szerk.) *Contributions to Soil Zoology in Central Europe II : Proceedings of the 8th Central European Workshop on Soil Zoology*, Ceske Budejovice, Csehország : Institute of Soil Biology, Biology Centre, Academy of Sciences of the Czech Republic, pp. 195-199.

Urbanizáció - megtelepedés

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, 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.

DOI: 10.1016/j.ejsobi.2007.01.001 (IF = 0,5) Q3

Hornung E, Vilisics F, Tartally A 2005. Occurrence of *Platyarthus schoblii* (Isopoda, Oniscidea) and its ant hosts in Hungary. *European Journal of Soil Biology*, **41**(3-4): 129-133.

DOI: 10.1016/j.ejsobi.2005.11.001 (IF = 0,935) Q2

Hornung E, Szlavec K 2003. Establishment of a Mediterranean Isopod (*Chaetophiloscia sicula* Verhoeff, 1908) in a North American Temperate Forest, *Crustaceana Monographs* **2**: 181–189.

DOI: 10.1007/s11252-009-0097-8

Korsós Z, Hornung E, Szlavec K, Kotschán J 2002. Isopoda and Diplopoda of urban habitats: new data to the fauna of Budapest. *Annales historico-naturales Musei nationalis hungarici*, **94**: 193-208.

Magura T, Hornung E, Tóthmérész B 2008. Abundance patterns of terrestrial isopods along an urbanization gradient. *Community Ecology*, **9**(1): 115-120.

DOI: 10.1556/ComEc.9.2008.1.13 (IF = 0,898) Q2

Szlavec K, Vilisics F, Tóth Z, Hornung E 2018. Terrestrial isopods in urban environments: an overview. *ZooKeys*, **801**: 97–126.

DOI: 10.3897/zookeys.801.29580 (IF = 1.143) Q2

Vilisics F, Hornung E 2010. Újabb adatok Magyarország szárazföldi ászkarákfaunájához (Crustacea, Isopoda, Oniscidea). *Állattani Közlemények*, **95**(1): 87-120.

- Vilisics F, Hornung E 2009. Urban areas as hot-spots for introduced and shelters for native isopod species. *Urban Ecosystems*, **12**: 333-345.
DOI: 10.1007/s11252-009-0097-8 Q2
- Vilisics F, Hornung E 2008. A budapesti szárazföldi ászkarákfauna (Isopoda: Oniscidea) kvalitatív osztályozása. *Állattani Közlemények*, **93** (2): 3-16.
URI: <http://real.mtak.hu/id/eprint/10815>

Ökomorfológia – tolerancia - adaptáció

- 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.
DOI: 10.1016/j.asd.2013.01.002 (IF = 1.826) Q1
- Csonka D, Hornung E 2015. Histological studies on the marsupium of two terrestrial isopods (Crustacea, Isopoda, Oniscidea). *Zookeys*, **515**: 81-92.
DOI: 10.3897/zookeys.515.9401 (IF = 0,938) Q2
- 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
- Kammenga JE, Van Gestel, CAM, Hornung E 2001. Switching life-history sensitivities to stress in soil invertebrates. *Ecological Applications*, **11**(1): 226-238.
DOI: 10.1890/1051-0761(2001)011[0226:SLHSTS]2.0.CO;2 (IF = 3.335) Q1
- 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.
DOI: 10.1016/j.ejsobi.2005.09.003 (IF = 0.935) Q2

Populációdinamika – demográfia - szaporodási stratégiák

- Derbák D, Dányi L, Hornung E 2018. Life history characteristics of a cave isopod (*Mesoniscus graniger* Friv.) Life history characteristics of a cave isopod (*Mesoniscus graniger* Friv.). *ZooKeys*, **801**: 359-370.
DOI: 10.3897/zookeys.801.23391 (IF = 1,143) 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
- Hornung E, Szlavec 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, 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)
- Oberfrank A, Végh A, Lang Z, Hornung E 2011. Reproductive strategy of *Protracheoniscus politus* (C.Koch, 1841) (Oniscidea: Crinocheta: Agnaridae). In: Zidar P, Štrus J (szerk.) Proceedings of the 8th International Symposium of Terrestrial Isopod Biology. Bled, Szlovénia, Ljubljana: pp. 135-136.(ISBN:978-961-6822-09-1)