

Skála – mintázat – élőhelyválasztás – életmenet: a szárazföldi ászkarák (Isopoda, Oniscidea) ökológiája¹

HORNUNG ERZSÉBET

Állatorvostudományi Egyetem, Zoológiai Tanszék, 1077 Budapest, István utca 2.
E-mail: hornung.erzsebet@univet.hu

Kivonat. Az ászkarák (Isopoda) Oniscidea alrendjének fajai a szárazföldi élőhelyek legsikeresebb meghódítói a rákok osztályán belül. A szárazföldi adaptáció kiváló modelljei. Funkcionálisan a talaj-ökoszisztéma lebontó szervezetei. Az MTA doktori disszertációban összefoglalt legfontosabb eredmények és következtetések: A fajok eloszlásában – különböző skálákon, különböző háttér okok miatt kialakult – törvényszerűségek ismerhetők fel. Európában létezik egy latitudinális trend, amely a Mediterráneumtól északi irányba csökkenő fajszámot, a fajok életföldrajzi/ökológiai jellegének változását jelenti. A mediterrán régiókban a fajszám és az endemita foka magas. Egy földrajzi régió élőhelyeinek jellege meghatározó annak fajgazdagságára, a fajok természetességére. A fajok és a közösségek minősítésére alkalmazható indexekkel bővítettük a fajgazdagsági és diverzitás indexek értelmezhetőségét. Egy élőhely és ászkafaunája között szoros összefüggés van. A fajok minősíthetők élőhelyük, ökológiai igényeik és toleranciájuk alapján, ill. fordítva: egy habitat természetessége, zavartsága megítélhető az ott élő fajok alapján. A fajok terjedésében nagy szerepe van az emberi tevékenységnek. A behurcolt fajok megtelepedése a városokban rendszeres és meghatározó, biotikus homogenizációt előidézve. A fajok morfológiai jellege és ökológiai igényei között összefüggés áll fenn. A populációk intra- és interspecifikus dinamikája eltér életmenet stratégiájukban. A kulcs környezeti tényezők meghatározóak az aktivitási denzitás időbeni alakulására. A nőstény méret – utódszám szoros korrelációban van, a fekunditás időben a nőstény méretétől függetlenül csökken.

Kulcsszavak: eloszlási mintázat, tűrőképesség, természetesség, adaptáció, urbanizáció, homogenizáció, jellegek

Elfogadva: 2024.11.17.

Elektronikusan megjelent: 2024.11.29.

¹Akadémiai nagydoktori mű rövid ismertetése (védés éve: 2021). A teljes disszertáció elérése: <https://real-d.mtak.hu/1255/>

Bevezetés

Az ászkarákok Oniscidea alrendjének vizsgálata sok kérdést és kutatási lehetőséget felvet. A taxonhoz tartozó fajok a szárazföldi élőhelyek legsikeresebb meghódítói a rákok osztályán belül, így kiváló modellállatok a terasztrializáció megoldási lehetőségeinek, lépéseinek tanulmányozására, mind morfológiai, fiziológiai, mind ökológiai, funkcionális szempontokból (HORNUNG 2011).

Ökológiai igényeik szerint a szárazföldi ászkarákok meglepően sokfélék. Életterük a tengerek parti régiójától a szárazföld legtöbb élőhely típusáig terjed, sőt, több genus fajai a sivatagi körülményekhez is alkalmazkodtak, vagy éppen másodlagosan újra vízi (édesvízi) életmódra tértek át.

Az adaptáció lehetséges eltérő trendjeit felismerhetjük a ma élő fajokon. Ezek közül talán a legáltalánosabb jellemző minden fajnál a szaporodás időszakában megjelenő, az utódok fejlődéséhez elengedhetetlenül szükséges, „vízi” körülményeket biztosító költőtáska (marsupium), amely már a tengerieknél is jelen van. Hasonló célú alkalmazkodást jelent például a szárazföldi légzést lehetővé tevő, fehérszervnek is nevezett pseudotrachea, és a kültakaró, a kutikula morfológiája. A szárazföldi ászkarákok viselkedésbeni adaptációinak sokszínű megoldásai is segítik a szárazföldi létet. Köztük a populációs szinten jellemző napszakos, évszakos aktivitási mintázat, amelynek ritmusával követik a számukra fontos környezeti tényezők változásait. E tényezők közül kulcsfontosságú a víz valamilyen formájú jelenléte. Élőhelyük megválasztásában, „elviselésében” döntő fontosságú a mikrokörnyezetükben uralkodó páratartalom. Fiziológiai okokból (vízvesztés veszélye) főként éjszaka aktív állatok (WALLWORK 1970). Változatos életmenetük evolúciós stációjukkal, a szárazföldi viszonyokhoz való morfológiai, fiziológiai adaptáció fokával függ össze (WARBURG 1993).

A szárazföldi ászkarákok funkcionálisan is fontos guild. A terasztris életközösségeken belül a talaj ökoszisztémájának lebontó szervezetei (HASSALL *et al.* 1987). Valójában mindenevők, amelyek elsősorban elhalt növényi, olykor állati szervesanyaggal, gyakran gombákkal, baktérium bevonatokkal táplálkoznak, vagy éppen magevők, azaz tág értelemben vett predátorok (EDNEY *et al.* 1974, PARIS & SIKORA 1967, POBOZSNY 1978, RABATIN & STINNER 1989, SASKA 2008, SZLÁVECH 1993). Tevékenységükkel az anyag körforgásában fontos láncszemet jelentenek („transformers”): részt vesznek az elhalt szervesanyag feltárásában, felaprításában („shredders”), és így felületének növelésében, hozzáférhetővé téve azt más lebontó organizmusok számára (pl. Collembola, Acarida, alsóbbrendű gombák, baktériumok). Van olyan tanulmány, miszerint elsősorban a bomló levelek gombabevonatát fogyasztják (GUNNARSON & TUNLID 1987), és ezáltal ürülékükkel terjesztik azok spóráit, elősegítve a gombák, így a mikorrhiza kolonizációját is (BRERETON 1957, RABATIN & STINNER 1989). Saját és más egyedek ürülékét is fogyasztják (PARIS 1963, HASSALL & RUSHTON 1982, HASSALL *et al.* 1987). Ennek jelentősége egyrészt a fecesszel kiürült létfontosságú réz (Cu) visszanyerése (HASSALL & RUSHTON 1982), a juvenilek esetében a közép-béli mirigyük (hepatopancreas) szimbionta baktériumainak felvétele (WANG *et al.* 2007), ill. a nőstények reprodukciós szinkronizációja (LEFEBVRE 2002) az ürülék ecdysteroid összetevői által. Ezek a vedlést, ill. a nőstényekben az ováriumban lezajló vitellogenezis utolsó fázisát befolyásolják (CAUBET *et al.* 1998).

Célkitűzések és kutatási kérdések

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

A cím kulcsszavai (skála, mintázat, élőhelyválasztás, életmenet) sokrétűen áthatják egymást. Egészen más eredményt kapunk, ha pl. a fajok/populációk/egyedek eloszlását vizsgáljuk a különböző geográfiai skálákon. Azaz minden eloszlást érintő kérdéshez megvan az ahhoz adekvát skála: populáció együttesek, vagy a populáció egyedeinek eloszlásához a habitatszintű, vagy azon belüli (mezo-, mikrohabitat) lépték, míg a fajok eloszlását az élőhely szint feletti nagyobb, regionális, vagy éppen biogeográfiai skálán van értelme elemezni (HORNUNG & WARBURG 1995, SFENTHOURAKIS & HORNUNG 2018). Bármely skálájú eloszlási mintázat mögött meg lehet találni azt a preferencia – tolerancia tartományt, és az azt magyarázó fiziológiai, ökomorfológiai adaptációt, amely ezt a tartományt behatárolja (CSONKA *et al.* 2012, 2013, 2018).

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

A disszertációban célom volt a szárazföldi ászkarákokon (Oniscidea), mint modelltaxonon bemutatni

- a különböző skálákhoz tartozó eloszlásmintázatot;
- a fajok elterjedését, élőhelyválasztását alapul véve megvizsgálni felhasználhatóságukat fajok, élőhelyek minősítésére, természetvédelmi alkalmazhatóságukra;
- esettanulmányokon keresztül meghatározni az urbanizáció hatására megnyilvánuló általánosítható trendeket;
- ökomorfológiai jellegek és a faji populációk tolerancia tartománya, stressztűrése közti összefüggéseket;
- szemléltetni, hogy az egyes életmenet-komponensek – kiemelten a szaporodási jellemzők – befolyásolják az ászkarákfajok populációinak élőhelyszintű „sorsát”, ami a fajok megjelenésének hátterében áll. Mindez hogyan alakul egy együttes/közösség szintjén, hogyan kerülhetik el a térben, időben együtt élő populációk a forrásokért való kompetíciót.

Fő kérdéscsoportok az egyes fejezetekhez (1. ábra)

1. Mintázat különböző léptékben

1.1. Az *Oniscidea* taxon geográfiai mintázata (LDG – Latitudinal Diversity Gradient): a fajok európai eloszlása

Miként alakul az Oniscidea-fajgazdagság és annak térbeli mintázata Európán belül, mekkora az Oniscidea-faunák hasonlósága régiók, országok szintjén?

Milyen a régiónkénti/országonkénti faunák összetétele állatföldrajzi kategóriák szerint; található-e trend a fajok, ill. állatföldrajzi jellegük szerint azok európai eloszlásában; találhatók-e diverzitási „hot-spot”-ok, és ha igen, hol?

Megjósolható-e valamilyen trend az eloszlás mintázatban a klímaváltozás és az urbanizáció várható hatásaként?

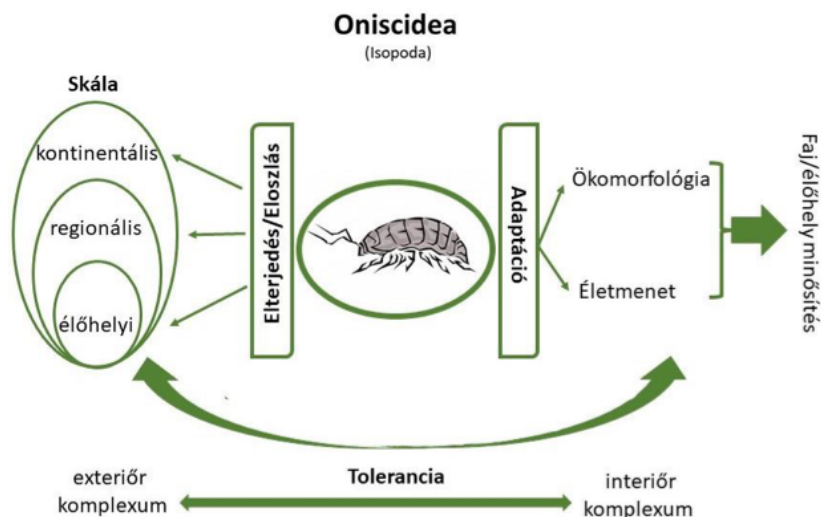
1.2. Regionális fajgazdagság (Magyarország: Dunántúl)

A nagyobb tájegységek skáláján kimutatható-e fajgazdagság-, fajösszetétel-beli, ill. életföldrajzi különbség, ill. hogyan oszlik meg a fajgazdagság (α -diverzitás) az élőhely-típusok összehasonlítása (β -diverzitás) szintjén?

1.3. Habitatszintű és habitaton belüli fajeloszlás (habitat – mezohabitat – mikrohabitat)

Milyen az élőhelyek fajgazdagsága („species richness”), valamint a fajok és abundanciájuk (dominancia viszonyaik) térbeli eloszlása különböző, habitat és azon belüli skálákon (mezo-, mikrohabitat)?

A fajok térbeli eloszlása és a környezeti háttértényezők kapcsolata: mely környezeti változók befolyásolják leginkább az ászkaegyüttesek diverzitását, térbeli mintázatát, az ászkaegyüttesek összetételét, a fajok dominancia-viszonyait?



1. ábra. A dolgozat felépítése, az egyes fejezetek témáinak kapcsolódásai (az összes ábra a disszertációból származik; <https://real-d.mtak.hu/1255/>)

Figure 1. The structure of the thesis, the connections between the topics of each chapter (all figures come from the dissertation; <https://real-d.mtak.hu/1255/>)

2. Élőhelyválasztás – faj- és élőhelyminősítés – elterjedés – sikeres megtelepedés

2.1. Fajok és élőhelyek természetességi minősíthetősége

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

2.2 Antropogén hatások – behurcolás, sikeres megtelepedés

Mely életmenet jellemzők dominálnak a sikeresen terjedő/megtelepedő fajoknál? Milyen antropogén tényezők segíthetik a terjedésüket?

Hogyan viszonyul Budapest faunája az országos adatokhoz, ill. Budapesten belül a Duna által elválasztott, földrajzilag/biogeográfiailag különböző két városrész a fajszám, a fajegyüttesek minőségi összetétele szempontjából?

3. Ökomorfológia – életmenet – szaporodási stratégia – tolerancia – mintázat

3.1. A hazai fajok ökomorfológiai tipizálása (ÖMT)

Hogyan értékelhető Magyarország ismert Oniscidea-faunájának összetétele ökomorfológiai típusok alapján, ill. összefüggésbe hozható-e az ökomorfológiai jellegek a fajok habitat-, mezohabitat-választásával?

Lehet-e magyarországi esettanulmányok ászka-együtteseinek alapján következtetéseket levonni a fajok élőhelyen belüli, ökomorfológiai, életmenet-stratégia szerinti megjelenésére, eloszlására?

3.2. Életmenet – Populációdinamikai történések a szaporodási jellemzők, stratégiák nézőpontjából

Van-e időbeni mintázat a szümpatrikusan élő abundáns fajok felszíni aktivitásában, valamint a szaporodás időzítésében, és az hogyan hozható össze az abiotikus környezeti tényezőkkel? [Pl. a talaj jellemzői, hőmérséklet, ill. a nedvességviszonyok (talajnedvesség, levegő relatív páratartalma) alakulásával.]

Megfigyelhető-e időbeli különbség a szümpatrikus helyzetű abundáns fajok különböző ivarú egyedeinek felszíni aktivitásában?

Mi jellemző az abundáns fajok szaporodási időszakára? Különbözik-e azok szaporodási időszaka (fekunditási időszak kezdete és hossza) időben, intenzitásban?

3.3. Adaptációk

Van-e különbség a vizsgált fajok kültakarójának szerkezetében, annak vastagságában (interspecifikus összehasonlítás), ill. felszíni morfológiájában, és különbözik-e a filogenetikailag közeli rokon, egy genusba (*Armadillidium*) tartozó fajok tergítvastagsága és morfológiája (intragenerikus összehasonlítás)?

A vizsgált fajok milyen típusú és felépítésű légzőszervvel rendelkeznek? Megjelennek-e különbségek a pszeudotrachea belső szerkezetében a különböző (mikro-/mezo-) élőhelyigényű,

ökomorfológiai típusú fajoknál? A légzőhám felületét összehasonlítva van-e kvalitatív/kvantitatív különbség, ill. felállítható-e valamilyen trend a fajok között?

A vízvesztésből adódó tömegvesztésben és a halálozási arányban fellelhetők-e faji különbségek? Összefüggésben áll-e a kiszáradás tűrése az exoskeleton vastagságával és a tergít felszíni morfológiájával, a légzőszerv jellemzőivel?

Módszerek

Adatgyűjtési módszerek (terep, labor)

A fajok európai eloszlási adatai, valamint az elérhető országokénti fajgazdagság adatok internetes adatbázisokból valamint publikációkból, személyes közlésekből származnak.

Elektronikus adatbázist állítottunk össze (fajok, biogeográfiai eloszlási típusaik, habitat-típusaik, környezeti háttérváltozók, UTM-előfordulás, előfordulási gyakoriság, ökomorfológiai típus = ÖMT); az adatokat felhasználtuk a fajszintű pontozási rendszerhez (TINI = „Terrestrial Isopod Naturalness Index”), és az együttesek/közösségek jellemzésére szolgáló ritkaságalapú indexekhez (pl. ARI = Average Rarity Index).

A dunántúli élőhely szintű alapadatok összeállítása háttér- és Oniscidea-faunaösszetétel alapján publikált adatok, saját felmérések, gyűjtések alapján történt. A populációdinamikai adatok saját gyűjtésekből (szezonalis talajcsapdázás) származnak.

Feldolgozási módszerek (labor)

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

Értékelési módszerek

Az idők során a legkülönbözőbb elérhető számítógépes programokat használtuk az eredmények értékelésére az egyszerű, leíró statisztikáktól a sokváltozós modellekig. Felsorolás szintjén: általános lineáris modellek (GLM) (R program, [http1](http://)); hierarchikus cluster analízis (SynTax program, [http2](http://)); „maximum difference barriers” analízis (Barrier program, MONMONIER 2010); sokváltozós regressziós fa (MRT = multivariate regression tree) -analízis; IndVal analízis, diverzitás mutatók (rang-abundancia görbék, Shannon H-, Shannon J-, Simpson-, Berger–Parker-indexek, Rényi-diverzitásprofilok. Sokváltozós statisztikai módszerek (főkomponens-analízis = PCA, redundancia-analízis = RDA).

MEFA ([http3](http://)), MVPART add-on, Vegan szoftvercsomagot (DE'ATH, 2002), valamint R (2006) szoftvert és programozó környezetet használtunk.

Eredmények és következtetések

1. Mintázat különböző léptékekben

1.1. Globális skála (Európa példáján)

Megállapítottuk, hogy az Oniscidea taxon európai eloszlásában felismerhető egy latitudinális eloszlási mintázat. Ez 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, ill. a jégkorszaki refugiumterületekre utal. A latitudinális fajgazdagsági grádiens a családok szintjén is következetes, fokozatos csökkenést mutat észak felé minden nagyobb család esetén. Hasonló trendet ismertünk fel a nyugat-európai, atlanti hatás alatt álló területek és a keleti, száraz, sztyepphatás alatt álló régiók között tekintet nélkül a fajok taxonómiai hovatartozására.

Biogeográfiai szempontból is felállítható egy latitudinális grádiens: a Mediterráneum faunája elkülönül, míg az ezen kívüli európai területeken a kelet-nyugati irányú különbség is kimutatható volt. Az Alpok, Kárpátok vonalától északra nem találunk endemikus taxont. Ehelyett a széles elterjedésű európai fajok az uralkodók, ill. megjelennek a behurcolt, főként szünantróp fajok, amelyek aránya észak felé nő. A fajok terjedésének további alakulását a klímaváltozás függvényében első fokon azok fiziológiai határai szabhatják meg (SFENTHOURAKIS & HORNUNG 2018). A mintázat mögött álló magyarázó tényezők, evolúciós, valamint történeti, szétterjedési és antropogén terjesztési okokkal magyarázhatók.

1.2. Regionális fajgazdagság (Magyarország: Dunántúl)

Bebizonyítottuk, hogy egy földrajzi régió belül (Magyarország: Dunántúl és Budapest agglomerátuma) az élőhelyek jellege (vegetáció, nedvességviszonyok, zavartság, antropogén hatás) meghatározó a habitatok fajgazdagságára, a közösségek fajösszetételének természetességére. Ehhez létrehoztunk egy adatlapot (SÓLYMOS *et al.* 2008). Eredményeinkkel igazoltuk, hogy a fajok előfordulási adatai és az élőhelyi kategóriák adatbázisa megfelelő térinformatikai, ökológiai háttérváltozókkal kapcsolatosan biztos alapul szolgálhat a biogeográfiai, konzervációbiológiai és ökológiai kérdéseket felvető elemzésekhez (HORNUNG *et al.* 2008).

1.3. Habitatszintű és habitaton belüli fajeloszlás (habitat – mezohabitat – mikrohabitat)

Megállapítottuk, és esettanulmányokon keresztül bizonyítottuk, hogy Oniscidea-közösségeink élőhelyen belüli finomabb skálán (mezo-, mikro-) is reflektálnak a háttérváltozók heterogenitására, ami mögött faji szintű tolerancia-preferencia és életmenet-jellemzők állnak (CSONKA *et al.* 2012, 2013, 2018).

2. Élőhelyválasztás – faj- és élőhelyminősítés – elterjedés – sikeres megtelepedés

2.1. Faj- és élőhelyminősítés

A magyar Oniscidea-fauna tagjait azok eloszlási adatai (globális, regionális elterjedés) és habitatpreferenciájuk alapján jellemeztük, fajminősítési pontrendszert és indexeket dolgoztunk ki: fajok (természetességi index = TINÍ – Terrestrial Isopod Naturalness Index).

A fajok TINI-indexére alapozva – az egyes fajok jelenlétét, gyakoriságát felhasználva – a közösségek minősítésére, azaz az élőhelyek természetességi állapotának értékelésére alkalmas indexeket dolgoztunk ki (ritkasági index = ARI – Average Rarity Index). Így az eddig használatos fajgazdagsági és diverzitás-indexek értelmezhetőségét kibővítettük egy természetes-séget/zavartságot jelző aspektussal, ami használható élőhelyek természetvédelmi minősítésére, monitorozására (HORNUNG *et al.* 2007).

2.2. Antropogén hatások, urbanizáció – behurcolás, sikeres megtelepedés

Az urbanizációval járó, és a biodiverzitást veszélyeztető egyik legnagyobb hatás a biotikus homogenizáció, ami a városok talajfaunájának globális léptékű konvergenciájával jár. Több város példáján bemutattuk, hogy a közös, homogenizáló fajok részaránya rendszerint meghaladja a lokális fauna 50%-át. Az urbanizáció következményeként a nagyvárosok faunája világszerte homogenizálódik taxonómiai és/vagy életmenet-stratégia tekintetében (SZLAVECZ *et al.* 2018). A behurcolt fajok megtelepedése a városokban rendszeres és meghatározó, míg természetes közösségekben nem mutatható ki. Budapest esetében bizonyítottuk, hogy a budai magánkertek és a botanikus kertek kiemelkedő fontosságú behurcolási gócpontoknak tekinthetők, valamint, hogy a budapesti élőhelyek ászkafaunájának minőségi összetétele negatív összefüggésben van az urbanizáció fokával (UI = urbanizációs index) (VILISICS & HORNUNG 2008, 2009, SERESS *et al.* 2014). Kimutattuk, hogy Budapesten mind a budai, mind a pesti oldalon a fajegyüttesek természetességi mutatója az urbanizáció növekedésével csökken.

3. Ökomorfológia – életmenet – szaporodási stratégia – toleranciamintázat

3.1. Ökomorfológiai jellegek

SCHMALFUSS (1984) felosztása alapján besoroltuk a magyar Oniscidea-fauna tagjait (HORNUNG *et al.* 2007). Az összesen 6 ismert típusból a Magyarországon előforduló fajok öt formába sorolhatók.

Példa-genusok az egyes hazai típusokra:

- A) futó („runner” = Ru) pl. *Hyloniscus*, *Ligidium*;
- B) tapadó („clinger” = Cl) pl. *Porcellium*, *Porcellio*, *Orthomethopon*;
- C) gömbölyödő („roller” = Ro) pl. *Armadillidiidae*, *Cylisticus*, *Reductoniscus*;
- D) nonkonformista („non-conformist” = Nc) pl. *Platyarthus*;
- E) beásó („creeper” = Cr) pl. *Androniscus*, *Haplophthalmus*.

[A hiányzó „tüskés” típust („spiny form”) trópusi klímaterületek habitatjaiban, erdők aljnövényzetében élő taxonok képviselői jelentik.]

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 zavartsági foka szerinti felosztásban kiugróan magas értéket mutat a „futó” típus természetközeli erdős területeken, míg az „ásó” kategóriába tartozók alulreprezentáltak az agrárterületeken és a természetközeli nyílt élőhelyeken.

3.2. Életmenet-stratégia

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

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

Igazoltuk a nőstény méret – utódszám szoros korrelációját (HORNUNG *et al.* 2015), valamint azt az új felismerést, hogy egy populáción belül időben (az idő szezonális előrehaladtával, a kedvezőtlen mikroklimatikus változásokkal) a nőstény méretétől függetlenül csökken a fekunditás.

A fajok kis- és nagyskálájú összehasonlítására bevezettük a „reprodukciós potenciál” indexét.

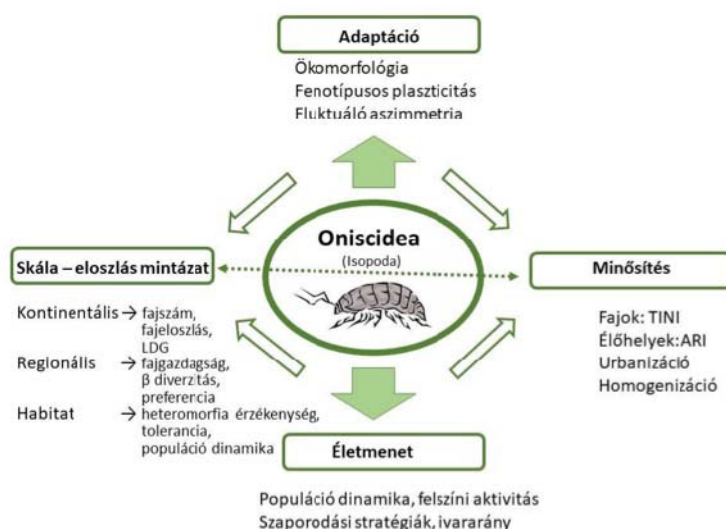
3.3. Adaptációs lehetőségek

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 kiszáradástűrésével, ami összefüggésbe hozható élőhely-preferenciájukkal, elterjedtségükkel („Trait-based ecology”). A pszeudotrachea légzőfelszínének objektív morfológiai méréséhez új módszert dolgoztunk ki. A morfológiai jellegek és a kiszáradástűrés összevetésével megállapítottuk, hogy a fajok eltérő mezo- és mikro-élőhely-preferenciája mögött igazolható morfológiai jellegek (kutikulavastagság, 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 (CSONKA *et al.* 2018). A talajnedvesség meghatározza a fajok előfordulását a kiszáradástoleranciát meghatározó jellegeken keresztül. Azaz a funkcionális jellegek általánosan használhatók az ászkaegyüttesek összetételének prediktálására a terepi nedvességviszonyok ismeretében.

Összefoglalás

Elmondható, hogy a szárazföldi ászkarák (Isopoda, Oniscidea) fajai kiváló modellként szolgálhatnak a teresztializáció lehetséges morfológiai, fiziológiai, ökológiai és viselkedésökológiai megoldásainak vizsgálatára és bemutatására a gerinctelenek körében. Emellett helyhűségük, gyakran egyszerű kezelhetőségük, elterjedtségük okán indikátorokként felhasználhatók akár a gyakorlati természetvédelemben is (2. ábra).



2. ábra. A disszertáció eredményeinek összefoglalása és a témák kapcsolódásai
Figure 2. Summary of the results of the dissertation and the connections between the topics

Irodalomjegyzék

- BRERETON J.L.G. 1957. The distribution of woodland isopods. *Oikos*, 8: 85–106.
<https://doi.org/10.2307/3564994>
- 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. <https://doi.org/10.1080/08927014.1998.9522853>
- CSONKA D., HALASY K., MRAK P., ŠTRUS J. & HORNUNG E. 2012. *Armadillidium*-fajok (Isopoda: Oniscidea) élőhelyi adaptációjának morfológiai háttere. *Természetvédelmi Közlemények*, 18: 115–126.
- CSONKA D., HALASY K., SZABÓ P., MRAK P., ŠTRUS J. & HORNUNG E. 2013. Eco-morphological studies on pleopodal lungs and cuticles in *Armadillidium* species (Crustacea, Isopoda, Oniscidea). *Arthropod Structure & Development*, 42(3): 229–235. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2013.01.002>
- 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. <https://doi.org/10.3897/zookeys.801.23088>
- DE'ATH G. 2002. Multivariate regression trees: a new technique for modeling species-environment relationships. *Ecology* 83: 1105–1117.
[https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[1105:MRTANT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[1105:MRTANT]2.0.CO;2)
- EDNEY E.B., ALLEN W. & MCFARLANE J. 1974. Predation by terrestrial isopods. *Ecology*, 55: 428–433.
<https://doi.org/10.2307/1935231>

- GUNNARSON T. & TUNLID A. 1987. Recycling of fecal pellets in isopods: microorganisms and nitrogen compounds as potential food for coprophagous *Oniscus asellus* L. In: STRIGANOVA B.R. (ed.): *Soil Fauna and Soil Fertility. Proc. 9th Int. Coll. on Soil Zoology, Moscow*, 1985. Nauka, Moscow, p. 71.
- HASSALL M. & RUSHTON S.P. 1982. The role of coprophagy in the feeding strategies of terrestrial isopods. *Oecologia* (Berl), 53: 374–381. <https://doi.org/10.1007/BF00389017>
- HASSALL M., TURNER J.G. & RANDS M.R.W. 1987. Effects of terrestrial isopods on the decomposition of woodland leaf litter. *Oecologia*, 72: 597–604. <https://doi.org/10.1007/BF00378988>
- HORNUNG E. 2011. Evolutionary adaptation of oniscidean isopods to terrestrial life: Structural – physiological – behavioural aspects. *Terrestrial Arthropod Reviews*, 4(2): 95–130. <https://doi.org/10.1163/187498311X576262>
- HORNUNG E. 2020. *Skála – mintázat – élőhelyválasztás – életmenet: a szárazföldi ászkarák (Isopoda, Oniscidea) ökológiája*. Akadémiai nagydoktori mű, Állatorvostudományi Egyetem, 155 pp. <https://real-d.mtak.hu/1255/>
- HORNUNG E. & WARBURG M.R. 1995. Isopod distribution at different scaling levels. In: ALIKHAN M.A. (ed.) *Terrestrial isopod biology Crustacean Issues* 9, Balkema Publ., Rotterdam, pp. 83–95.
- HORNUNG E., VILISICS F. & SZLÁVECZ K. 2007. Szárazföldi ászkarák (Isopoda, Oniscidea) fajok tipizálása hazai előfordulási adatok alapján (különös tekintettel a sikeres megtelepedőkre). *Természetvédelmi Közlemények*, 13: 47–57.
- HORNUNG E. VILISICS F. & SÓLYMOS P. 2008. Low alpha and high beta diversity in terrestrial isopod assemblages in the Transdanubian region of Hungary. In ZIMMER M, CHARFI-CHEIKHROUHA & TAITI S. (eds): *Proceedings of the International Symposium of Terrestrial Isopod Biology, ISTIB-7*. Shaker Verlag, Aachen, Germany, pp. 1–12.
- http1: <https://www.r-project.org/> R: The R Project for Statistical Computing – utolsó elérés 2024. 11. 24. – utolsó elérés: 2024. 11. 24.
- http2: <https://podani.web.elte.hu/SYN2000.html> – utolsó elérés: 2024. 11. 24.
- http3: <http://mrfa.r-forge.r-project.org> – utolsó elérés: 2024. 11. 24.
- LEFEBVRE F. 2002. *Stratégies de reproduction chez les crustacés Isopodes terrestres*. Rapport de thèse. Université de Poitiers. 161 pp.
- MONMONIER M. 2010. Maximum-Difference Barriers: An Alternative Numerical Regionalization Method. *Geographical Analysis*, 5(3): 245–261. <https://doi.org/10.1111/j.1538-4632.1973.tb01011.x>
- PARIS O.H. 1963. The ecology of *Armadillidium vulgare* (Isopoda: Oniscoidea) in California grassland: food, enemies and weather. *Ecological Monograph*, 33: 1–22. <https://doi.org/10.2307/1948475>
- PARIS O.H. & SIKORA A. 1967. Radiotracer analysis of the trophic dynamics of natural isopod populations. In: PETRUSEWICZ K. (ed.): *Secondary productivity of terrestrial ecosystems (principles and methods)*, vol. II. Institute of Ecology, Polish Academy of Sciences, Warsaw, pp 741–771.
- POBOZSNY M. 1978. Nahrungsansprüche einiger Diplopoden- und Isopoden-Arten in mesophilen Laubwäldern Ungarns. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 24: 397–406.
- RABATIN S.C. & STINNER B.R. 1989. The Significance of Vesicular–Arbuscular Mycorrhizal Fungal–Soil Macroinvertebrate Interactions in Agroecosystems. *Agriculture, ecosystems & environment*, 27(1–4): 195–204. [https://doi.org/10.1016/0167-8809\(89\)90085-6](https://doi.org/10.1016/0167-8809(89)90085-6)
- SASKA P. 2008. Granivory in terrestrial isopods. *Ecological Entomology*, 33(6): 742–747. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2008.01026.x>

- SCHMALFUSS H. 1984. Eco-morphological strategies in terrestrial isopods. *The Biology of Terrestrial Isopods. Symposia of Zoological Society London*, 53: 49–63.
- SFENTHOURAKIS S. & HORNUNG E. 2018. Isopod distribution and climate change. *ZooKeys* 801: 25–61. <https://doi.org/10.3897/zookeys.801.23533>
- SÓLYMOS P., VILISICS F. & HORNUNG E. 2008. Terepi adatlap a hazai epigeikus makrogerinctelenek elterjedésének és élőhelyi preferenciájának vizsgálatára. *Allattani Közlemények*, 98(2): 39–46.
- SZLAVECZ K. 1993. Needle litter consumption by two terrestrial isopods, *Protracheoniscus amoenus* (C.L.Koch), and *Cylisticus convexus* (de Geer) (Isopoda, Oniscidea). *Pedobiologia*, 37: 57–64. [https://doi.org/10.1016/S0031-4056\(24\)00086-6](https://doi.org/10.1016/S0031-4056(24)00086-6)
- SZLAVECZ K., VILISICS F., TÓTH Z. & HORNUNG E. 2018. Terrestrial isopods in urban environments: an overview. *ZooKeys*, 801: 97–126. <https://doi.org/10.3897/zookeys.801.29580>
- VILISICS F. & HORNUNG E. 2008. A budapesti szárazföldi ászkarákfauna (Isopoda: Oniscidea) kvalitatív osztályozása. *Állattani Közlemények*, 93(2): 3–16. <https://doi.org/10.1007/s11252-009-0097-8>
- VILISICS F. & HORNUNG E. 2009. Urban areas as hot-spots for introduced and shelters for native isopod species. *Urban Ecosystems*, 12: 333–345.
- WALLWORK J.A. 1970. *Ecology of Soil Animals*. McGraw-Hill, New York, 283 pp.
- WANG Y., BRUNE A. & ZIMMER M. 2007. Bacterial symbionts in the hepatopancreas of isopods: diversity and environmental transmission. *Microbiol Ecology*, 61: 141–152. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2007.00329.x>
- WARBURG M.R. 1993. *Evolutionary biology of land isopods*. Springer, Berlin-Heidelberg, 159 pp. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-21889-1>

Scale – pattern – habitat choice – life history: ecology of terrestrial isopods (Isopoda, Oniscidea)²

ELISABETH HORNUNG

University of Veterinary Medicine Budapest, Department of Zoology, 1077 Budapest István utca 2.
E-mail: hornung.erzsebet@univet.hu

ÁLLATTANI KÖZLEMÉNYEK (2024) 109(1–2): 137–149.

Abstract. Species of the suborder Oniscidea (Isopoda) are the most successful invaders of terrestrial habitats within the crustacean class. They are excellent models of terrestrial adaptation. Functionally, they are decomposers of the soil ecosystem. The most important results and conclusions summarized in the MTA doctoral dissertation: Regularities can be recognized in the distribution of species – developed on different scales and due to different background reasons. There is a latitudinal trend in Europe, which means a decreasing number of species north of the Mediterranean and a change in the biogeographical/ecological character of the species. The number of species and the degree of endemism are high in Mediterranean regions. The nature of the habitats of a geographical region determines its species richness and the naturalness of the species. We have expanded the interpretability of the species richness and diversity indices with indices that can be used to classify species and communities. There is a close relationship between a habitat and its isopod fauna. Species can be classified based on their habitat, ecological needs and tolerance, or vice versa: the naturalness and disturbance of a habitat can be judged based on the species living there. Human activity plays a major role in the spread of species. The settlement of introduced species in cities is regular and decisive, causing biotic homogenization. There is a correlation between the morphological character of species and their ecological needs. The intra- and interspecific dynamics of populations differ in their life history strategies. Key environmental factors determine the temporal development of activity density. Female size and number of offspring are closely correlated, fecundity decreases over time regardless of female size.

Keywords: distribution pattern, tolerance, naturalness, adaptation, urbanization, homogenization, traits

Accepted: 17.11.2024

Published online: 29.11.2024

² Short outline of DSc dissertation (defended in 2021). The complete work can be accessed: <https://real-d.mtak.hu/1255/>