

Állatorvostudományi Egyetem
Aujeszky Aladár Elméleti Állatorvostudományok
Doktori Iskola

Isopoda közösségek szerveződésének
ökomorfológiai háttere

PhD tézisek

Csonka Diána

2017

Témavezetők és témabizottsági tagok:

.....
Dr. Hornung Erzsébet
egyetemi tanár
Állatorvostudományi Egyetem
Biológiai Intézet, Ökológiai Tanszék
Témavezető

.....
Dr. Halasy Katalin
egyetemi tanár
Állatorvostudományi Egyetem
Alaptudományi Intézet, Anatómiai és Szövetani Tanszék
Társ-témavezető

.....
Csonka Diána

Bevezetés

Az ászkarákok (Arthropoda, Crustacea, Isopoda) Oniscidea alrendjének közel 4000 ismertfaja sikeresen kolonizálta szinte az összes szárazföldi élőhelytípust. A taxon fajai a talajban és a talaj felszínén élő detritofág makrogerinctelenek egyik fő csoportját képviselik, részt vesznek a talaj szervesanyag átalakító és lebontó ökoszisztéma szolgáltatási folyamataiban. Az alrend globális elterjedtsége és az egyes taxonok korlátozott diszperziós képessége miatt – a fajok környezeti igényeit ismerve – alkalmasak lehetnek élőhelyek természetességi minősítésére.

A szárazföldi ászkarákok elterjedését morfológiai, élettani és viselkedésbeli adaptációk segítették, ezért jó modellszervezetek a teresztris alkalmazkodás egyes kérdéseinek vizsgálatához. Ezek közül az adaptáció három kulcsfontosságú elemét emelném ki. Ezek a vízvesztést meghatározó exoszketon (kutikula), a szárazföldi légzésre módosult pszeudotrachea (fehérszerv) és a szaporodást szolgáló költőtáska (marsupium).

Az egyedek belső és külső környezete között húzóóv védelmi vonal a kutikula (exoszketon), ami a vízből fokozatosan szárazföldivé evolválódott csoport párologtatását, vízvesztését befolyásolja. A Crustacea altörzsbe tartozó fajok kutikulájának fő részei: az epikutikula, a prokutikula és a hártvás réteg. Az exoszketon alatt a hipodermisz fekszik. A

testfelszínen változatos képletek találhatóak, amik egy része érzékelő funkcióval bír (pl. trikorn receptorok, serték és tollszerű függelékek, tuberkulák, bordák, változatos mikropikkelyek/plakkok, gödröcskék).

A légzés a potrohlábak külső ágán (pleopodit-exopodit) keresztül történik. Az ősbibb fajoknál az exopodit testfelőli oldalán lévő redőzött felület szolgál légzőfelszínként. A szárazabb élőhelyek meghódítása során egyre fontosabbá vált a légzőfelület mind nagyobb mechanikai és kiszáradás elleni védelme. Így a fejlettebb fajoknál a légzőfelszín az exopodit belsejébe került (internalizált légzőszerv). A Crinocheta csoporton belül a pszeudotracheák számos alkalommal különböző leszármazási vonalon fejlődtek. A szárazföldi ászkarákok e csoportján belül fedetlen, valamint részben és teljesen fedett légzőszervek is előfordulnak.

A felsőbbrendű rákok Peracarida szuperrendjére – így az ide tartozó szárazföldi ászkarákokra is – jellemző a hasi oldalon a szaporodás idején megjelenő költőtáska (marsupium) megléte. A vízi életmódú rákfajoknál a költőtáska a fejlődő utódok mechanikai védelmét szolgálja. Az Oniscidea csoportban megjelenő zárt marsupium lehetővé teszi a környezet nedvességviszonyaitól közel független embriogenezist. A költőtáskát a külvilág felé 5 pár, egymást részben átfedő levélszerű képződmény (oostegit) határolja. A marsupium üregébe a hasi oldal interszegmentális membránjaiból ujszerű kitüremkedések, ún. cotyledonok

nyúlnak be. Ezek szekreciós tevékenysége biztosítja a tojásokat, majd fejlődő embriókat védő, tápláló folyadékot. Míg az összegömbölyödére képes fajknál ("roller" ökomorfológiai típus) a költőtáska a nőstény testébe nyomulva, annak belső szerveit összenyomva alakul az utódok fejlettségi állapotának függvényében, addig a nem-gömbölyödő ("runner", "clinger") fajok esetében az a hasoldalon erősen kidomborodik.

A szárazföldi élőhelyekhez való alkalmazkodás egyik legnagyobb kihívása a vízvesztés minél hatékonyabb kiküszöbölése. Az előzőekben tárgyalt szervek közül a külső védelmi réteg (exoszkeleton) fontos szerepet játszik a deszkáció elleni védekezésben. Azonban korábbi vizsgálatok bizonyították, hogy a teresztris életmódot folytató rákok kutikulájukon keresztüli vízvesztése a többi ízeltlábú csoporthoz képest gyorsabb.

A kutatás kérdései, hipotézisei

Jelen dolgozatban egy lombhullató erdő szárazföldi ászkarák együttesét vizsgáltunk. Kutatásunk során kerestük azokat a „niche”-beli, morfológiai és életmenet stratégiai elkülönüléseket, amik lehetővé teszik a habitat szinten gazdag fajegyüttes (12 faj) tartós együttélését. A vizsgálati helyszín a Budai Tájvédelmi körzet Solymár nagyközség melletti területe, ahol a település antropogén zavaró, az ott folyó Paprikás-patak nedvességet biztosító és a Felső-patak-hegy természetközeli állapotának hatása egyaránt érvényesül.

Az egy együttest alkotó ászkarák fajok vizsgálatán túl, egy azonos génuszba (*Armadillidium*) tartozó, de földrajzi elterjedés és élőhely-preferencia szempontjából eltérő fajok összehasonlító ökomorfológiai vizsgálatát is elvégeztük (*A. zenckeri*, *A. nasatum*, *A. versicolor* és *A. vulgare*).

A munka során felvetett kérdések több csoportra oszthatóak. Az elsőbe a fajok tér- és időbeli eloszlásával foglalkozók (A), a másodikba a szárazföldi életkörülményekhez való alkalmazkodásban kulcsfontosságú, így élőhely igényüket meghatározó szervek morfológiájával kapcsolatosak tartoznak (B). Továbbá egyes ászkarák fajok kiszáradástűrését is vizsgáltuk (C).

Kérdések (A)

A1) A terület fajgazdagsága („species richness”) és fajok térbeli eloszlása

- Mi jellemző a habitat Isopoda együttesének α diverzitására, és van-e abban különbség a környezeti heteromorfia szerint?
- Hogyan alakulnak a vizsgált fajok dominancia viszonyai különböző habitat szinteken (mikro- és mezohabitat skála)?
- A vizsgált környezeti tényezők közül melyek befolyásolják szignifikánsan az ászkarák fajok térbeli eloszlását?

A2) A domináns fajok ivareloszlásának és a reprodukciós

időszakaiknak időbeli mintázata

- Mi jellemző az abundáns fajok ivararányára a különböző gyűjtési periódusok során?
- Különbözik-e az abundáns fajok szaporodási időszaka (fekunditási időszak kezdete és hossza)?

A3) Terepi gyűjtési módszerek hatékonyságának/szelektivitásának összehasonlítása

- Melyik terepi módszer a leghatékonyabb az ászkarákok fajszerkezetének („species richness”) feltárására?

Hipotézisek (A)

Feltételeztük, hogy

A1) a vizsgált habitaton belül

- a fajok térbeli eloszlása nem egyenletes, az abiotikus és biotikus környezeti heteromorfia tükrözve mezo-, illetve mikrohabitat skálán eltér,
- ez az eltérés a fajok környezeti igényével/tűrőképességével korrelál;

A2) az abundáns fajok

- különböző ivarú egyedeinek felszíni aktivitása időben eltérő, ami befolyásolja a talajcsapda fogási adatait,
- a reprodukzív időszakának időzítése és annak hossza részben eltérő mintázatot mutat, ami a gravid nőstények arányára is érvényes;

A3) a gyűjtési módszerek hatékonyságát befolyásolja

- a fajok életmódja (epigeikus – endogeikus), testmérete,

ökomorfológiai típusa, felszíni aktivitása és mikroélőhely preferenciája.

Kérdések (B)

B1) A kültakaró szerkezete

- Különbözik-e a vizsgált fajok kültakarójának szerkezete, vastagsága?
- Milyen struktúrák vannak a fajok kutikulájának (tergit) felszínén?

B2) A légzőszerv morfológiája

- Milyen típusba sorolható a Crinocheta csoportba tartozó fajok fehérszerve?
- Különbözik-e a Crinocheta csoportba tartozó fajok légzőszervének belső szerkezete?
- A légzőhám felületét összehasonlítva felállítható-e valamilyen trend a vizsgált *Armadillidium* fajok között?

B3) A költőtáska felépítése

- Vannak-e inter-specifikus morfológiai különbségek a költőtáska szerkezetében az ökomorfológiai típus és a filogenetikai kapcsolatok függvényében?
- Milyen a marsupium egyes részeinek (oostegit, cotyledon) finomszerkezete?

Hipotézisek (B)

B1) Feltételeztük, hogy a vizsgált fajok

- kültakarójának szerkezeti felépítése azonos, a szárazföldi ászkarákokra jellemző, annak vastagsága

azonban eltér, és összefüggésbe hozható az adott faj élőhely preferenciájával/toleranciájával,

- az exoszkkeleton felszíni struktúráinak/receptorainak típusa a fajok filogenetikai rokonságának megfelelően mutat azonosságot, hasonlóságot, amit az életmód befolyásolhat.

B2) A légzőszerv morfológiája szerint

- a 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 toleranciától, mint a leszármazástani viszonyoktól függ,
- a légzőhám kiterjedtsége intra-generikusan eltér, összefügg a fajok habitat preferenciájával /tűrőképességével.

B3) A marsupium

- általános felépítése azonos, annak alakulását az ökomorfológiai típus (gömbölyödő – nem-gömbölyödő) befolyásolja,
- az oostegit és a cotyledon finomszerkezetében interspecifikus különbségek lehetnek.

Kérdések (C)

C1) A fajok kiszáradással szembeni toleranciájának interspecifikus és intra-generikus vizsgálata

- Különbözik-e a vizsgált fajok vízvesztésből adódó tömegvesztése?

- Eltérő-e a fajok vízvesztésre visszavezethető mortalitása?
- Összefüggésben áll-e a deszikkáció tűrés a fajok testméretével, az exoszkkeleton vastagságával és a tergít felszíni morfológiájával?

Hipotézisek (C)

C1) Feltételeztük, hogy a fajok kiszáradásból adódó

- súlycsökkenése inter-specifikusan és intra-generikusan is eltér,
- alacsony páratartalom magas a vízvesztésből adódó tömegvesztés,
- és – fajonként eltérően – a mortalitás,
- a nagyobb testméret és a vastagabb exoszkkeleton csökkenti a vízvesztés mértékét.

Anyag és módszer

A vizsgált fajok

A kutatásba bevont, egy habitatban előforduló fajok: *Androniscus roseus*, *Armadillidium nasatum*, *Armadillidium versicolor*, *Armadillidium vulgare*, *Cylisticus convexus*, *Hyloniscus riparius*, *Haplophthalmus danicus*, *Haplophthalmus mengii*, *Orthometopon planum*, *Platyarthus hoffmannseggii*, *Porcellionides pruinosus*, *Porcellium collicola*, *Protracheoniscus politus*, *Trachelipus rathkii*.

Faunisztikai és ökológiai vizsgálatok

A vizsgálati terület

Vizsgálatainkat a Solymár település mellett fekvő, Budai Tájvédelmi Körzethez tartozó, a Natura 2000 hálózat részét képező területen végeztük. Mintavételi területeinket két eltérő mezohabitatban jelöltük ki, melyek közül az egyik az antropogén hatásoknak kitettebb, a Paprikás-patak medrét kísérő Alsó-Jegenye-völgy volt (mezohabitat I). A másik terület a Felső-patak-hegy természetes lomboserdeje (mezohabitat II). A két eltérő mezohabitaton belül (I és II) 3-3 élőhelyfoltot jelöltünk ki.

Mintavételi módszerek

Terepi vizsgálatunk során több, egymást kiegészítő mintavételi módszert alkalmaztunk. 2013.04.19-10.04. között talajcsapdákat helyeztünk le a mintavételi területen (3 élőhelyfolt/mezohabitat, 5 csapda/élőhelyfolt). 2014. szeptemberében újabb terepi felvételezést végeztünk élőhelyfoltokként különböző mezo- és mikrohabitat szintű mintavételi módszerekkel: 1) *talajos avarminta gyűjtés* (25x25 cm-es kvadrát, 10 ismétlés /élőhelyfolt), 2) *avarrostálás* (1x1m, 5 ismétlés/élőhelyfolt), 3) *egyelések időgyűjtés* (20 perc/élőhelyfolt).

Biotikus és abiotikus háttértényezők

A talajfelszín fölötti (avarszint) relatív páratartalom (rH) és hőmérséklet (T) értékeket automata adatgyűjtőkkel óránként

rögzítettük élőhelyfoltonként. Az egyes mintavételi helyszínek talajmintáinak fizikai és kémiai elemzése is megtörtént.

A minták feldolgozása

Az ászkarákok faji szintű határozása Gruner (1966) valamint Farkas és Vilisics (2013) munkájának segítségével történt. A feldolgozás során megtörtént a meghatározott egyedek ivarok szerinti elkülönítése külső ivarszerveik alapján. A nőstényeket nem gravid és gravid csoportba soroltuk.

Az adatok elemzése

Diverzitási mutatóként a fajgazdagságot („species richness”) és a Shannon-féle diverzitás indexet (H') használtuk (MS Excel 2016 program). A fajok TINI indexeinek (Terrestrial Isopod Naturalness Index) felhasználásával az adott (mezo)habitat szintjén kiszámítható volt a vizsgált terület természetességi indexe (ARI Average Rarity Index; átlagos ritkasági index) (MS Excel 2016 program).

A vizsgált élőhelyfoltok összehasonlítását hierarchikus összevonó klaszteranalízissel végeztük, (1) a mikroklimatikus háttértényezők és (2) az ászkarák fajok abundancia értékei alapján (Past3 program).

A mért környezeti tényezők és az ászkarákok abundanciájának összefüggését kanonikus korrespondencia analízis (CCA) és általánosított lineáris modellek alkalmazásával vizsgáltuk (GLM) (R 3.2.3 program).

A talajcspadák adatai alapján az abundáns fajok

ivararányának időbeni változásait, a feltételezett 1:1 aránytól való eltérését teszteltük khi-négyzet (χ^2) próbával, szezonálisan (R 3.2.3 program). Szezonok: 1) szaporodási időszak előtti periódus, 2) szaporodási időszak, 3) szaporodási időszak utáni periódus. Szaporodási időszak: alatt az első és az utolsó csapdázott gravid/posztgravid nőstények megjelenése között eltelt idő.

A morfológiai adaptációk vizsgálata

Fénymikroszkópos vizsgálatok (FM)

Fénymikroszkópos technikák felhasználásával a kültakaró, a légzőszerv és a költőtáska szerkezetbeli sajátosságait vizsgáltuk. A vizsgálandó egyedeket 4 %-os paraformaldehid oldatban fixáltuk. Fixálás után a mintákat 8 %-os EDTA (etilén-diamin-tetraecetsav) felhasználásával dekalcifikáltuk. Az EDTA eltávolítása után a mintákat felszálló etilalkohol sorban víztelenítettük. Ezt követően az anyagok xylolba, majd paraffinba kerültek. A beágyazott mintákból mikrotómmal 7 μm -es sorozatmetszeteket készítettünk. A tárgylemezen lévő metszeteket rehidratálás után Weighert-féle hematoxilin-eozinnal (HE) megfestettük. Egyes esetekben perjódsav-Schiff (PAS) festést alkalmaztunk. Az újabb dehidrációt követően a lefedett metszetekekről száradás után digitális fotókat készítettünk (Leica DM750).

Transzmissziós elektronmikroszkópos vizsgálatok (TEM)

A sérülékeny légzőszerv és költőtáska struktúráját az anyagok jobb megtartása érdekében egyes fajoknál műgyantába ágyasztuk és félvékony metszeteken is tanulmányoztuk. A költőtáska egyes részeinek (oostegit és cotyledon) finomszerkezetét ultravékony metszeteken transzmissziós elektronmikroszkópos technika felhasználásával vizsgáltuk. A vizsgálandó egyedeket immerziósan fixáltuk 1) 4 % paraformaldehid, 2 % glutáraldehid és 10 % pikrinsav, 0,1 M foszfát pufferes keverékében 2) 2,5% glutáraldehid és 2% paraformaldehid 0,1 M pufferes keverékében. Az elsőként említett fixálófolyadékban lévő mintákat 2 %-os ozmium-tetroxidban utófixáltuk. A 2) módszerrel fixált oostegit és cotyledon mintákat 1% ozmium-tetroxid és 0,8% kálium-ferricianid keverékében utófixáltuk.

Ezt követően felszálló etilalkohol sorozatban dehidráltuk az anyagot. Dehidratálás után műgyantában (Durcupan) tartottuk a blokkokat. A beágyazás során a mintákat 2 napon keresztül polimerizáltattuk. Ultramikrotómmal 0,5 µm-es félvékony és 60 nm-es ultravékony metszeteket készítettünk. A félvékony metszeteket toluidin-kék festés után fénymikroszkóppal (Leica DM750), az ultravékony metszeteket transzmissziós elektronmikroszkóppal (JEOL 100 C) vizsgáltuk és fényképeztük.

Pásztázó (scanning) elektronmikroszkópos vizsgálatok (SEM)

Pásztázó elektronmikroszkóppal a tergiten található felszíni struktúrákat és a légzőszervet tanulmányoztuk. A vizsgálandó egyedeket alkoholban víztelenítettük, a vizsgálatokat megelőzően pedig megfelelően orientálva hordozókra rögzítettük. A felszínükre vákuumgőzölő segítségével vékony arany-palládium réteget párologtattunk, majd a blokkokat scanning elektronmikroszkópban (Hitachi S-2600N) vizsgáltuk és fényképeztük.

Számítógépes sztereológiai módszerek

A kutikula vastagságának összehasonlításához a 2. tergit szelvényen 100-100 mérést végeztünk a vizsgált fajoknál (fajonként 2 egyed, 5 keresztmetszeti kép/egyed, 10 mérés/keresztmetszet). A kutikula vastagságok közti különbségek relevanciájának megítélése céljából egy-utas ANOVA elemzést végeztünk, Tukey-féle post-hoc teszttel kiegészítve. A légzőszervek kvantitatív vizsgálata során a fajok légzőhám felületének kiterjedését hasonlítottuk össze. Ennek vizsgálatához két indexet vezettünk be: a teljes légzőfelszínt (A_r) és a légzőfelszín denzitását (D_r). Az eredmények értékeléséhez az ImageJ, a GIMP 2.6, a MS Excel 2016 és az R 3.2.3 programokat használtuk.

A kiszáradástűrés vizsgálata

A vizsgált fajok és a kísérleti elrendezés

Az egyik kísérletsorozatban 6 fajt (*A. vulgare*, *C. convexus*, *O. planum*, *P. politus*, *P. pruinusosus*, *T. rathkii*) vizsgáltunk. Az Armadillidium génusz képviselőit (*A. vulgare*, *A. versicolor*, *A. nasatum*, *A. zenckeri*; fajonként 20 egyed) egy későbbi kísérletsorozatban vizsgáltuk. Minden esetben kifejlett, nem vedlő és nem gravid egyedeken (20 egyed/faj) végeztük a méréseket.

A vizsgálat során háromféle kezelést alkalmaztunk: az elsöben közel 30%-os, a másodikban közel 60%-os, a harmadikban pedig 100%-os páratartalmat állítottunk be az exszikkátorokban. A kísérlet 6 órán keresztül tartott, melynek végén, analitikai mérlegen újra lemértük az egyedek tömegét, így határoztuk meg a tömegvesztést. Emellett a mortalitási ráta becsléséhez az állatok állapotát is feljegyeztük (túlélt/elhullott).

Az adatok elemzése

Az egyedek tömegvesztését standardizáltuk. A kísérleteket túlélő egyedek kiszáradásból adódó súlyvesztését kezelésekre lebontva grafikusán ábrázoltuk. A fajok tömegvesztésének összehasonlítására egy-utas ANOVA vizsgálatot végeztünk Tukey-féle post-hoc teszttel kiegészítve. A vízvesztés és az egyedek testtömege, valamint az exoszkeleton vastagsága közötti kapcsolatot lineáris modellekkel (LM) vizsgáltuk.

Eredmények

Faunisztikai és ökológiai vizsgálatok

Fajgazdagság („species richness”), a fajok élőhelyfoltok közötti megoszlása

A talajcsapdázás adatait a gyűjtési időszakra összesítve 5 szárazföldi ászkarák faj 4136 egyede került elő (*P. politus*, *A. vulgare*, *P. collicola*, *O. planum*, *H. riparius*). A legmagasabb egyedszámú faj a *P. politus* volt. Magas egyedszámmal jellemezhető még az *A. vulgare* és a *P. collicola*.

A legfajgazdagabb és legmagasabb egyedszámmal jellemezhető élőhely az I/3-as terület. A legalacsonyabb egyed- és fajszámot a II/3 csapdacsoportban figyeltünk meg (hegytető). Az I/3 élőhelyfolt kivételével – melyben az *A. vulgare* dominált – a *P. politus* faj került elő legnagyobb egyedszámmal. A Shannon-féle diverzitás értékek alapján a patak menti, nedvesebb mikroklimával jellemezhető területek (I/1,2,3) egyértelműen fajgazdagabbak a melegebb, szárazabb hegytetőnél.

A fajok és a környezeti háttértényezők kapcsolata

A CCA ábra alapján a vizsgált háttértényezők közül az *A. vulgare* faj jelenléte összefügg a talaj CaCO_3 tartalmával. A páratartalom értékei a *P. collicola* és a *H. riparius* fajok jelenlétére és abundanciájára bizonyultak meghatározónak. Az *O. planum* megjelenése a hőmérséklettel van összefüggésben.

A GLM eredményei szerint a talaj CaCO_3 tartalma 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 befolyásolják ($0,076 < p < 0,067$).

Az abundáns fajok ivararánya

A talajcsapdáknak a fajok felszíni aktivitását tükröző adatai alapján a *P. politus* esetében a szaporodási időszak előtt a hímek részaránya 96%-ra volt tehető, a reprodukív periódus alatt azonban megfordult a nemek aránya. Az ivararány csak a szaporodási időszak után vált kiegyenlítetté. Az *A. vulgare* populációjában a vizsgált időszakokban kiegyenlített volt a nemek szerinti aktivitási denzitás (1:1). A *P. collicola* faj esetében a szaporodási periódus előtt a hímek és a nőstények 1:1 arányban voltak jelen a csapdaanyagban. A reprodukív időszakban, illetve a szaporodási időszak után a nőstények részaránya magasabb volt, mint a hímeké (78% és 76%).

Az abundáns fajok reprodukív periódusának időbeli eltérései

A vizsgált *P. politus* populáció szaporodási periódusa időben elhúzódó és ún. univoltin típusú, ami magas gravid nőstény aránnyal jellemezhető. Az *A. vulgare* vizsgált populációjának a másik 2 fajhoz képest később kezdődő reprodukív periódusa volt a legrövidebb. A fajok közül a *P. collicola* reprodukációs időszakának kezdete tehető legkorábbra, amely időszak viszonylag magas fekunditási rátával

jellemezhető. A szaporodási időszak kezdetén gyűjtött nőstény egyedek 100%-a gravid volt. Ennél az ászkarák fajnál az utolsó gyűjtési periódusban szintén magas volt a fekunditási ráta (>50%).

Terepi mintavételi módszerek hatékonyságának összehasonlítása

Mind avarrostálással, mind pedig talajos avarminta kifuttatásával 3-3 fajt találtunk: *A. vulgare*, *P. collicola*, *P. politus*. A mintákban a *P. politus* és *P. collicola* egyedei voltak dominánsak. A talajcsapdával fogott 5 faj mellett egyeléeses időgyűjtéssel további 7 fajt mutattunk ki a vizsgált területről: *A. roseus*, *H. danicus*, *H. mengii*, *C. convexus*, *P. hoffmannseggii*, *P. pruinus*, *T. rathkii*.

A morfológiai jellemzők

A kutikula

A tergít vastagság értékei alapján a fajok sorrendje: *A. vulgare* > *C. convexus* > *P. politus* > *T. rathkii* > *P. collicola* > *H. riparius* > *P. pruinus* > *P. hoffmannseggii* > *O. planum* > *H. danicus* > *H. mengii* > *A. roseus*. Az Armadillidium génusz fajainak sorrendje kutikula vastagságuk alapján: *A. vulgare* > *A. versicolor* > *A. nasatum* > *A. zenckeri*.

A Crinocheta csoportba tartozó epigeikus fajoknál az exoszkeleton dorzális felszínén trikorn típusú receptorokat azonosítottunk. Az *O. planum* és a *P. pruinus* esetében a tergít felszínén a FM és a SEM felvételek is gömbalakú

képleteket is mutattak. Ezen struktúrák PAS festésre adott pozitív reakciója alapján poliszacharid természetűekként minősítjük. Az endogeikus fajok kültakarójának felszíne gyakran tuberkulákkal borított. Emellett a kistermetű fajok tergijén változatos alakú plakkokat és érzékelésre specializálódott képleteket is megfigyeltünk.

A légzőszerv

A teljesen fedett légzőszervvel rendelkező fajok közül az *Armadillidium* génuszba tartozók (*A. zenckeri*, *A. nasatum*, *A. versicolor*, *A. vulgare*) esetében több (=polispirakuláris), míg az *O. planum*, a *P. pruinosus* és a *P. politus* fajoknál csupán egy bejárati nyílás (=monospirakuláris) látható. A *C. convexus*, a *P. collicola* és a *T. rathkii* fajokra részben fedett pszeudotracheák jellemzők.

Az *Armadillidium* fajok légzőszervét kvantitatívan összehasonlítva az *A. zenckeri*-nél bizonyulta legkisebbnek a teljes légzőfelszín (A_r) és itt a legalacsonyabb a légzőfelszín sűrűsége (D_r) is. A legkiterjedtebb légzőfelülettel a nagy átmérőjű és rendkívül tagolt belső szerkezetű fehérszervvel bíró *A. vulgare* rendelkezik.

A költőtáska

Különbségeket találtunk a költőtáska alakulásában attól függően, hogy az adott faj milyen ökomorfológiai típusba sorolható. Míg a „roller” típusú fajoknál a költőtáska a nőstény testébe nyomulva, annak belső szerveit az embriók

fejlődésével, növekedésével mindjobban összenyomva alakul, a gömbölyödés lehetőségének megtartása érdekében, addig a többi („runner”, „clinger”) típusnál a hasoldalon erősen kidomborodik.

A költőtáskát a külvilág felé határoló oostegitek FM keresztmetszeteken vizsgálva nagyon hasonló felépítésűek. A marsupiális üreg felé eső belső kutikula és a külvilág felé záró külső kutikula réteg között hemolimfa és sejtes elemek találhatóak. A fénymikroszkópos felvételeken a zsírtestekben elektrondenz lipid zárványok láthatóak. A TEM felvételek alapján az oostegit és a cotyledon finomszerkezete különbözik a vizsgált fajoknál (*C. convexus*, *T. rathkii*).

A kiszáradástűrés

A kiszáradásból adódó legmagasabb súlycsökkenést és mortalitást a legalacsonyabb páratartalmat jelentő (~30%) kezelés hatására tapasztaltuk a vizsgált fajok mindegyikénél: a vízvesztésből eredő súlyvesztés csökkenő sorrendje: *P. politus* > *O. planum* > *C. convexus* > *T. rathkii* > *P. pruinus* > *A. vulgare*. Alacsony páratartalom esetén az *A. vulgare* kivételével minden fajnál fellépett mortalitás. Közel 60 % rH mellett a vízvesztésből adódó súlycsökkenés sorrendje: *C. convexus* > *P. pruinus* > *O. planum* > *P. politus* > *T. rathkii* > *A. vulgare*. Mortalitás ezen a páratartalmon csak a *P. pruinus* egyedénél volt megfigyelhető. A közel 100 %-os páratartalom esetén nem volt

mortalitás, és ez esetben volt a legalacsonyabb a kiszáradásból eredő súlyvesztés is minden vizsgált faj esetén.

Az *Armadillidium* fajok szintén a legalacsonyabb relatív páratartalmú kezelés során vesztek legtöbbet a testtömegükből ($A. zenckeri > A. nasatum > A. versicolor > A. vulgare$). Mortalitás csak az *A. zenckeri* (30%) és az *A. nasatum* (10%) fajoknál volt. Magasabb páratartalom értékeken (rH: ~60%; ~100%) a tömegvesztés sorrendje az előzőhöz hasonlóan alakult.

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

Megbeszélés

Faunisztikai és ökológiai vizsgálatok

Fajgazdagság

A különböző módszerek segítségével gyűjtött 12 ászkarák faj a Magyarországról eddig ismert 57 fajnak 21%-a, ami egy hasonló jellegű élőhely átlagos fajgazdagságához viszonyítva magas értéknek mondható. Vizsgálati területünk fajgazdagságának okai a terület elhelyezkedésében (patak völgy – hegytető), illetve az azt érő hatásokban (természetközeli – zavart, urbánus átmenet, ökoton jelleg) kereshetők. Fontos azonban megjegyezni, hogy sok esetben a magas fajgazdagság megtévesztő, és nem a

konzervációbiológiai értéket jelenti, inkább a tág tűrésű, homogenizáló, vagy éppen szinantróp fajok megjelenését, ami esetenként – az őshonos fajok túlélése mellett – az összfajszám jelentős emelkedését eredményezheti.

A fajok és a környezeti háttértényezők kapcsolata

Korábbi vizsgálatok is igazolták, hogy a szárazföldi ászkarák fajok ugyanazon habitaton belül különböző mikrohabitátokat részesítenek előnyben, megjelenésüket alapvetően klimatikus és edafikus tényezők határozzák meg. Vizsgálatunk a korábbi eredményeket megerősítve kimutatta, hogy a mikroklimatikus tényezők közül a páratartalom értékek befolyásolják leginkább a szárazföldi ászkarákok abundanciáját. A szárazföldi ászkarákok kemény exoszkkeletonját mészberakódások erősítik, ez magyarázatot adhat arra, miért fontos egyes vastag kutikulájú, felszíni fajok számára a talaj magas kalcium-karbonát tartalma.

Az ivararány

A *P. politus* vizsgált populációjában az egyes fajoknál megfigyelthez hasonlóan, a szezon első felében (tavasz, nyár eleje) kiugróan magas hím arány figyelhető meg. Ez a jelenség a hímek párkereső aktivitásával magyarázható. A nőstények aktivitása később lesz magasabb, amikor az embriók fejlődéséhez legmegfelelőbb mikro-élőhelyet kell keresniük. Eredményeinkből arra következtetünk, hogy a tömeges fajok esetében a reprodukciós periódusban tapasztalt különbségek,

időbeni eltolódások (szaporodási időszak kezdete, hossza, gravid nőstények aránya, manca kibocsátás ideje) is hozzájárulhatnak együttélésük sikerességéhez, a fajok közti esetleges kompetíció elkerüléséhez.

Terepi mintavételi módszerek hatékonyságának összehasonlítása

Eredményeink rámutattak arra, hogy a szárazföldi ászkarák fajok mérete, ökomorfológiai típusa, felszíni aktivitása, mikroélelőhely preferenciája befolyásolja, hogy milyen terepi módszerrel gyűjthetőek hatékonyan. Ezen kívül egy kutatás során fontos a vizsgálati kérdés(ek) alapján megválasztani az alkalmazott módszer(eke)t és figyelembe venni az adott módszer előnyeit és hátrányait. Szelektivitása ellenére biomonitoring célokra, valamint egyes fajok populációdinamikai vizsgálatára mindenképpen elégséges és alkalmazható a talajcsapdázás. Eredményeink összhangban állnak korábbi vizsgálatokkal, miszerint az ászkarák fauna teljes feltáráshoz a talajcsapdázás mellett érdemes egyéb módszereket, pl. egyeléses időgyűjtést is alkalmazni.

A morfológiai adaptációk vizsgálata

A kutikula

A szárazföldi ászkarákok kutikulája hatékony akadályként szolgál a kiszáradás ellen, és meghatározó tényezője lehet a fajok mikrohabitat preferenciájának. Az *A. vulgare* esetében a többi fajhoz képest szignifikánsan

vastagabb kutikula hatékonyan véd a kiszáradás ellen. Ezt igazolja nagy geográfiai elterjedtsége és széles habitat spektruma. Az exoszkkeleton hátoldali felszínének jellegzetességei összhangban vannak az adott faj méretével és életmódjával, mikrohabitat preferenciájával (endogeikus – epigeikus). A bordázottság, ami a kis méretű, főleg endogeikus fajokra jellemző, megakadályozza nedves felületekhez való tapadásukat. A trikornok mechanikus és kémiai (olfaktórikus) ingerek felvételében játszanak szerepet. Az exoszkkeleton felszínén egyes fajoknál (*O. planum*, *P. pruinus*) poliszacharid természetű gömbalakú képleteket figyeltünk meg. Korábbi vizsgálatok alapján ezeknek a felszíni képleteknek a vízvesztés mértékének csökkentésében lehet szerepe.

A légzőszerv

A légzőszerv alapszabásában tapasztalható hasonlóságok a funkcionális kényszerek miatt alakulhattak ki, többször is megjelentek a taxon evolúciós ágain, tehát a fajok filogenetikai helyzete nem befolyásolja. Jelenleg nincs egyértelmű bizonyíték arra, hogy az Oniscidea taxon fő leszármazásai vonalai közül a szárazabb területeket is meghódító Crinocheta csoport tagjainak életmódja és a kiszáradással szembeni toleranciája összefüggene a fehérszerv típusával. Az *Armadillidium* génusz négy fajt vizsgálva a légzőfelület nagyságában jelentős különbségeket találtunk. Az *A. vulgare* jelentős terjedelmű légzőfelülete is nagyban hozzájárulhat ahhoz, hogy a szélsőségesebb

környezeti tényezőket is jól tűri, míg a kisebb légzőfelületű, kevésbé bonyolult légzőszervvel rendelkező faj, az *A. zenckeri* csak extrém nedves feltételek között képes túlélni. Eredményeink alapján az ászkarák fajok filogenetikai helyzete és a légzőszerv belső részének felépítése között nincs egyértelmű összefüggés. Sokkal inkább előhelyi adaptációnak tekinthető. Az *A. zenckeri* élőhely-specialista: láp típusú élőhelyekhez kötődik. Az *A. nasatum* populációinak többsége Magyarországon üvegházakban fordul elő. Az *A. versicolor* elterjedése korlátozott, de Közép-Európában általánosan előfordul. A vizsgált fajok közül a legelterjedtebb a kozmopolita *A. vulgare*, amely nagyon változatos élőhelyeken fordul elő a vízpartoktól a száraz füves területekig.

A költőtáska

Fénymikroszkópos eredményeink alapján, az ászkarákok ökomorfológiai típusa (gömbölyödő – nemgömbölyödő) a költőtáska alakulásában meghatározó. Eredményeink alapján csak kis különbségek figyelhetők meg a különböző ökomorfológiai típusú fajok oostegit és cotyledon finomszerkezetében. Ennek oka lehet az is, hogy mindkét faj az Oniscidea ugyanazon leszármazási ágához tartozik. Fontos megjegyezni, hogy a finomszerkezetben megjelenő különbségek az egyedek aktuális fiziológiai állapotát tükrözhetik.

A kiszáradástűrés

A vártnak megfelelően a kozmopolita, habitat generalista *A. vulgare* faj nagyobb testtömege és vastag exoskeletonja hatékony védelmet biztosít még extrém száraz körülmények között is. A *P. politus* relatíve vastagabb kültakarója és viszonylag nagy testtömege sem nyújtott védelmet a kiszáradás ellen a vékony kutikulával rendelkező fajokkal összevetve (*O. planum*, *P. pruinusus*), amelyek kevesebb vizet veszítettek. Esetükben feltehetően a testfelszín borító poliszacharid tartalmú képletek csökkenthették a vízvesztés mértékét. Eredményeink alapján a kiszáradással szembeni rezisztenciában a leszármazástani kapcsolatoknak nincs jelentős szerepük, ezzel szemben kültakaró egyes tulajdonságainak (vastagság, felszín) fontosságát feltételezzük.

Új tudományos eredmények

- 1) A vizsgált habitatban (Solymár település mellett fekvő, Budai Tájvédelmi Körzethez tartozó gyertyános-tölgyes erdőtársulás) a szárazföldi ászkarák fajok térbeli eloszlása (mezo-, és mikrohabitat skálán) eltér, ami kapcsolatba hozható a fajok környezeti igényével, és a habitat abiotikus és biotikus heterogenitásával.
- 2) A heterogén élőhely habitat szinten az irodalmi adatok alapján várhatónál (5-6 faj) kiugróan magasabb fajgazdagságot eredményezett (12 faj). Ami jelen esetben az élőhely heterogenitása mellett annak ökoton, ill. grádiens jellegével is összefügg (urbán – természetközeli; nedves – száraz mikroklíma).
- 3) A szárazföldi ászkarák fajok mérete, felszíni aktivitása, ökomorfológiai típusa és mikrohabitat preferenciája befolyásolja gyűjthetőségüket, így fontos a megválaszolendő kérdéshez adekvát terepi módszerek alkalmazása.
- 4) Korábbi vizsgálatok eredményeit megerősítettük, miszerint az ászkarák fauna teljes feltáráshoz a talajcsapdázás mellett érdemes egyeléeses (idő)gyűjtést is alkalmazni.

- 5) A szárazföldi ászkarák fajok élőhely igényeinek (mezo-, mikro)habitat skálán mérhető különbségei, valamint az elterjedés és élőhelyválasztás mögött morfológiai különbségek is rejlenek. Az *Armadillidium vulgare* faj vastag kültakarója és jelentős terjedelmű légzőfelülete hozzájárulhat annak globális sikerességéhez.
- 6) Kimutattuk, hogy az *Orthometopon planum* és a *Porcellionides pruinosus* fajok kültakarójának felszínén megjelenő gömbalakú képletek poliszacharid tartalmúak, ellentétben a korábbi feltételezésekkel (viaszos bevonat).
- 7) Fénymikroszkópos vizsgálataink megerősítették, hogy az ökomorfológiai típus és a költőtáska alakulása között szoros kapcsolat van.
- 8) A kiszáradással szembeni rezisztenciában a leszármazástani kapcsolatoknak nincs jelentős szerepük, azonban a kültakaró egyes tulajdonságai (vastagság, felszíni képletek) kiemelt fontosságúak.

A doktori kutatás eredményeinek közlései

Lektorált, impakt faktorra bíró tudományos folyóiratban megjelent/elfogadott publikációk

Csonka D., Halasy K., Hornung E. 2015: Histological studies on the marsupium of two terrestrial isopods (Crustacea, Isopoda, Oniscidea). *ZooKeys* 515: 81-92. IF2015: 0,938

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. IF2013: 2,488

Lektorált, impakt faktorra nem bíró tudományos folyóiratban megjelent/elfogadott publikációk

Csonka D., Halasy K., Szabó P., Mrak, P., Štrus, J., Hornung E. 2012: *Armadillidium*-fajok (Isopoda: Oniscidea) élőhelyi adaptációjának morfológiai háttere. *Természetvédelmi Közlemények* 18: 115-126.

Lektorálás alatt álló kézirat

Hornung E., Kovács A., Korsós Z., **Csonka D.**: **Habitat heterogeneity and epigeic macroinvertebrate distribution.** *Acta Oecologica* IF2015: 1,420 (lektorálás alatt)

Konferencia prezentációk

Előadások:

Csonka D., Hornung E.: **Morfológia és habitat választás, avagy az ászkarákok és a kiszáradás.** – Magyar Biológiai Társaság Állattani Szakosztályának 1031. előadóülése, Budapest, 2016. április 6.

Csonka D., Halasy K., Hornung E.: **Eco-morphological comparison on the marsupium of terrestrial isopods (Crustacea, Isopoda, Oniscidea)** – 9th International Symposium on Terrestrial Isopod Biology, Poitiers (Franciaország), 2014. június 26-30.

Csonka D., Halasy K., Mrak P., Štrus J., Hornung E.: **Eco-morphological comparison of three Armadillidium species (Crustacea: Oniscidea)** – 8th International Symposium on Terrestrial Isopod Biology, Bled (Szlovénia), 2011. június 19-23.

Szabó P., **Csonka D.**, Hornung E.: **Niche elkülönülés vizsgálata talajlakó állatok mozgásmintázatának elemzésével** – MTA-ÁODI Éves Konferencia, Budapest, 2014. január 27-30.

Csonka D., Halasy K., Hornung E.: **Szárazföldi ászkarákok (Isopoda: Oniscidea) költőtáskájának morfológiai összehasonlítása** – MTA-ÁODI Éves Konferencia, Budapest, 2013. január 28-31.

Csonka D., Halasy K., Szabó P., Hornung E.: **Armadillidium (Isopoda) fajok élőhelyi adaptációjának morfológiai**

hátttere – MTA-ÁODI Éves Konferencia, Budapest, 2012. január 16-19.

Poszterek:

Csonka D., Hornung E.: **Szárazföldi ászkarák fajok kiszáradással szembeni toleranciájának kísérletes vizsgálata** – Szünzoológiai Szimpózium, Budapest, 2016. március 18.

Csonka D., Kovács A., Hornung E.: **Szimpatikus ászkarák populációk (Isopoda, Oniscidea) tér-idő mintázata** – IX. Magyar Természetvédelmi Biológiai Konferencia, Szeged, 2014. november 20-23.

Csonka D., Huber J., Ziegler A., Halasy K., Hornung E.: **The morphology of tergal cuticle in two terrestrial isopod species (Crustacea, Isopoda, Oniscidea)** – 9th International Symposium on Terrestrial Isopod Biology, Poitiers (Franciaország), 2014. június 26-30.

Csonka D., Halasy K., Hornung E.: **Terrestrial adaptation: the morphology of terrestrial isopods' broodpouch (Crustacea, Isopoda, Oniscidea)** – VIII. Kárpát-medencei – I. Fenntartható fejlődés a Kárpát-medencében című nemzetközi konferencia, Budapest, 2013. november 21-23.

Csonka D., Halasy K., Hornung E.: **Szaporodás és stratégia: szárazföldi ászkarák (Isopoda: Oniscidea) költőtáskájának ökomorfológiai összehasonlítása** –

5. Szünzoológiai Szimpózium, Vácrátót, 2013. március 22.

Csonka D., Szudoczki R., Hornung E.: **Szimpatrikus ászkarákok (Isopoda: Oniscidea) ökomorfológiája és adaptációs lehetőségei** – 9. Magyar Ökológus Kongresszus, Keszthely, 2012. szeptember 5-7.

Csonka D., Halasy K., Szabó P., Mrak P., Štrus J., Hornung E.: **Isopods as laboratory animals: ecomorphological studies on some *Armadillidium* species** – II. Közép- és Kelet-Európai Laborállat-tudományi Konferencia, Budapest, 2012. június 2.

Csonka D., Halasy K., Mrak P., Štrus J., Hornung E.: ***Armadillidium* (Isopoda) fajok élőhelyi adaptációjának morfológiai háttere** – VII. Magyar Természetvédelmi Biológiai Konferencia, Debrecen, 2011. november 3-6.

Köszönetnyilvánítás

Először is köszönettel tartozom témavezetőimnek, Dr. Hornung Erzsébetnek és Dr. Halasy Katalinnak, akik a kezdetektől segítettek munkámat. Hálás vagyok a türelmükért, támogatásukért és építő kritikáikért.

Köszönöm az Állatorvostudományi Doktori Iskola volt, és jelenlegi vezetőinek, Dr. Rusvai Miklós és Dr. Vörös Károly

professzor uraknak, hogy segítették a PhD tanulmányaim elvégzését.

Köszönettel tartozom Prof. Dr. Sótonyi Péter tanszékvezető egyetemi tanár úrnak, hogy szövettani munkámat az Állatorvostudományi Egyetem Anatómiai és Szövettani Tanszékén végezhettem. Köszönöm, hogy a labormunkáim során számíthattam Magyar Tünde és Keszöcze Anikó (ÁTE Anatómiai és Szövettani Tanszék) segítségére, tanácsaira. Különösen hálás vagyok Dr. Buczkó Krisztinának, hogy lehetővé tette és segítette a SEM felvételek elkészítését a Magyar Természettudományi Múzeum Növénytárában. Köszönöm, hogy az ÁTE Patológiai Tanszéke biztosította a transzmissziós elektronmikroszkóp használatát.

Köszönettel tartozom Professzor Andreas Zieglernek és az Ulmi Egyetem Elektronmikroszkópiai Tanszék munkatársainak, hogy a Campus Hungary jóvoltából finanszírozott tanulmányutam alatt lehetővé tették és segítették, hogy új szövettani módszereket tanulhassak.

Köszönöm Endrédi Anett (SZIE MKK Biológia DI PhD hallgatója) segítségét a cönológiai felvételezésekben. Petrás Dóra, Bali Krisztina és Pertics Botond biológus hallgatóknak (ÁTE) a 2014. szeptemberi terepi gyűjtés során nyújtott segítségükért szeretnék köszönetet mondani.

Köszönettel tartozom a Biológia Intézetben dolgozó munkatársaimnak a sok segítségért, a folyamatos támogatásért és hogy baráti légkörben dolgozhattam.

Köszönöm Kovács Alexandrának és Derbák Dávidnak – akiknek társ-témavezetője voltam – hogy a közös munka során segítségemre voltak.

Köszönöm opponenseimnek, Dr. Seres Anikónak és Dr. Farkas Sándornak, hogy vállalták a dolgozatom bírálatát és értékes javaslataikkal, észrevételeikkel hozzájárultak annak javításához.

Köszönettel tartozom a családomnak, különösen a szüleimnek, akik a kezdetektől támogattak abban, hogy tudományos pályára lépjek. Köszönöm Eszternek és Gabinak, hogy mindig számíthattam rájuk. Végül szeretném megköszönni Tominak, hogy mindig támogatott, eloszlatta a kétségeimet és bármikor szívesen elolvasta a dolgozat alapját képező kézirataimat (ha kellett ászkát gyűjteni is elkísért).

Kutatásunkat a Duna-Ipoly Nemzeti Park engedélyezte (iktatószám: KTVF: 15745-4/2013).

A kutatás anyagi hététerét az Állatorvostudományi Egyetem Állatorvostudományi Doktori Iskola PhD kerete biztosította.