

# <sup>1</sup>ÉLET A LÁBUNK ALATT

Áttekintő tanulmány a szárazföldi ászkarákok (Isopoda: Oniscidea) ürügyén.

Hornung Erzsébet

Szent István Egyetem, Állatorvos-tudományi Kar, Biológiai Intézet, Ökológiai Tanszék

1400 Budapest, Pf.2, [Hornung.Erzsebet@aotk.szie.hu](mailto:Hornung.Erzsebet@aotk.szie.hu)

*Jelen dolgozatban egy általános ismertetőt szeretnék adni a talajfelszíni holt szerves anyag (detritusz) lebontó folyamataiban fontos szerepet betöltő ászkarák csoport (Isopoda: Oniscidea) képviselőinek szárazföldi adaptációs jellegzetességeiről, életmenet stratégia összetevőikről, ökológiájukról, az ökoszisztémákban betöltött szerepükről, a mindezekkel kapcsolatos jelen ismereteinkről. Természetesen a terjedelmi korlátoknál fogva ez az áttekintés korántsem lehet teljes, de igyekszem kiemelten foglalkozni azokkal a kérdésekkel, amik vonatkozásában magam is végeztem vizsgálatokat szakmai pályafutásom során.*

**Kulcsszavak:** szárazföldi adaptáció, életmenet jellemzők, reprodukzív stratégia, habitat jellemzők, tér-, idő eloszlás, biotikus globalizáció, természetvédelmi érték

## 1 BEVEZETÉS

Kevesen gondolnak arra, hogy a talaj, amivel elválaszthatatlan kapcsolatban állunk, milyen gazdag élővilágot rejt magában. A legtöbb ember számára ez néhány kiragadott, szembetűnő állatot jelent, mint amilyenek a földigiliszták, a hangyák, vagy például a kertészkedők számára a cserebogárfélék lárvái, a pajorok, a lótetű, a vakond, ami csak bosszúságot okoz. Mindennapi, átlagos ismereteinkkel ellentétben azonban a talaj élővilága nagyon változatos, és egy cm<sup>3</sup> is sok száz élőlénynek adhat otthont. Nem véletlenül szokás a talajt népszerűen a szegény ember esőerdejének ("Poor man's rainforest") nevezni nagy faj- és formagazdagsága, biodiverzitása okán.

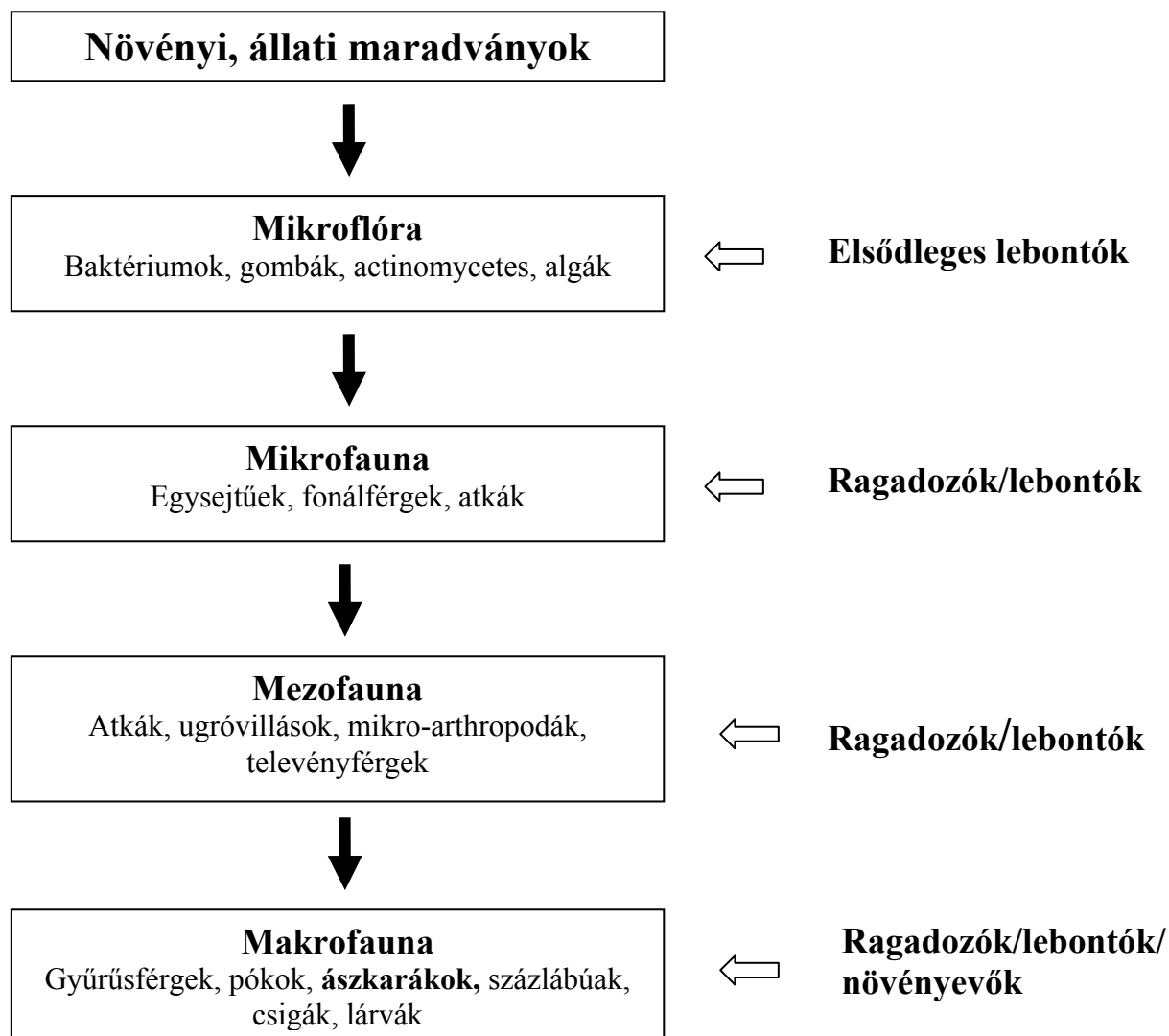
A talaj élővilága, az edaphon (Francè, 1911), csoportosítható sok szempont szerint, így leggyakrabban méret és funkció alapján. A talajállatok szerepe sokoldalú, részük van a biológiai mállás folyamatában, a humifikációban, mineralizációban, a talaj „átépítésében”, morzsalékosságának kialakításában, termőképességének meghatározásában; járatok készítésével annak szellőzésében, vízháztartásában stb. A

---

<sup>1</sup> Megjelent: Hornung, E (2007) Élet a lábunk alatt: Áttekintő tanulmány a szárazföldi ászkarákok (Isopoda: Oniscidea) ürügyén In: Majer J (szerk.) Tanulmányok a bajai III. Béla Gimnázium jubileumára. Baja: &, 2007. pp. 104-107.(ISBN:978-963-06-3059-7)

talajhoz kötődő állatok táplálkozási módjuk szerint lehetnek növényevők, gombaevők, ragadozók, lebontók. (1. ábra) Összetett táplálékhálózatok alakulnak ki az egyes faji minősítésű populációik közötti kapcsolatokból, aminek sérülése az egész rendszert befolyásolja (pl. talajszennyezés, erdőirtás, urbanizáció és sok más emberi beavatkozás, de természeti változás kapcsán is).

Ennek az élőlény csoportnak alkotói az általam több évtizede modell taxonként tanulmányozott, a talaj felszínén vagy annak felső szintjében, az avar és humuszcétegben aktív szárazföldi ászkarák, vagy közismertebb (helytelen) elnevezéssel, „pincebogarak”, amik rendszertanilag a felsőbbrendű rákokhoz sorolhatóak (Crustacea, Malacostrata). Ők a talajállatok makrofauna részének tagjai, ami a 2-20 mm mérettartományt jelenti. Szárazföldi fajaik elhalt szerves anyaggal táplálkoznak, tehát szaprofágok. Ezzel jelentős részt vállalnak a tápanyag körforgás biztosításában.

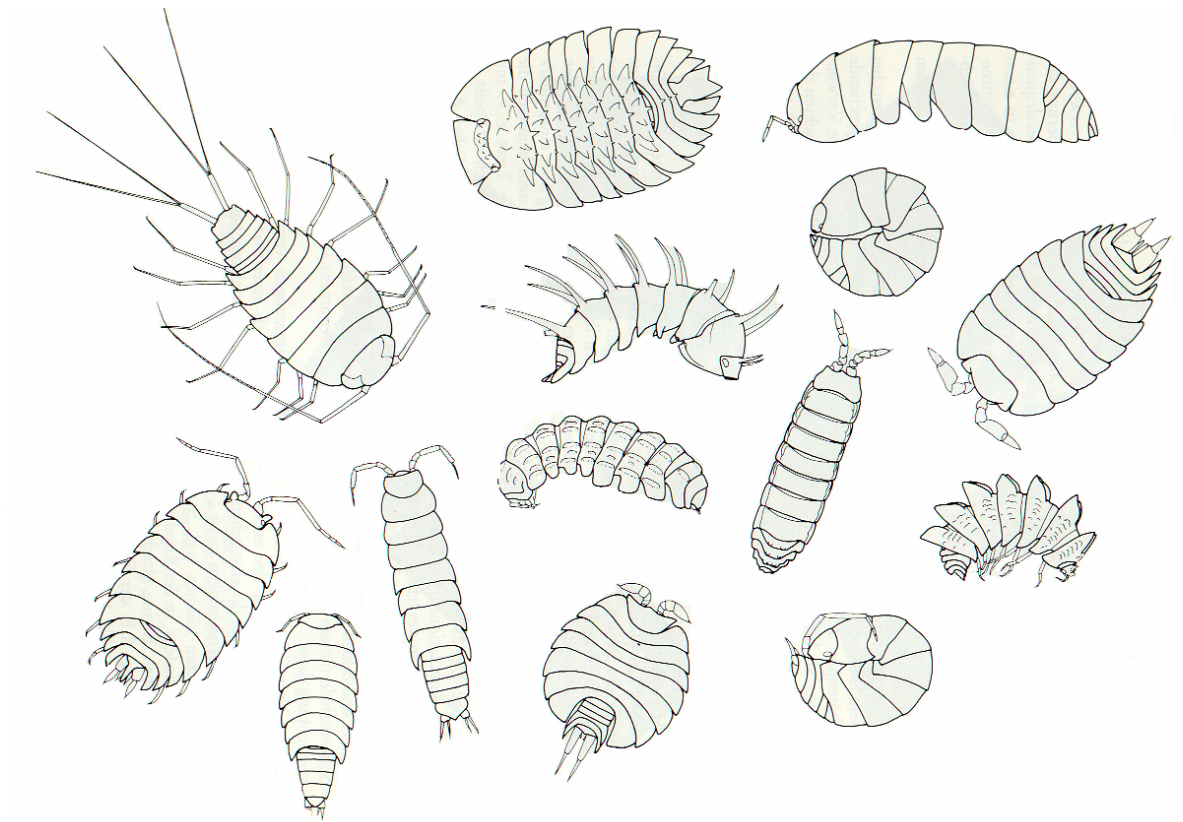


1. ábra: A talaj lebontó életközösségének diverzitása, funkcionális kapcsolatai

## **2 AZ ÁSZKARÁKOK (ISOPODA, ONISCIDEA) SZÁRMAZÁSA, SZÁRAZFÖLDI ADAPTÁCIÓJA**

Az ászkarák (Isopoda) Oniscidea alrendjének fajai a szárazföldi élőhelyek legsikeresebb meghódítói a rákok (Crustacea) osztályán belül. A taxon kozmopolita elterjedtségéből ősiségükre következtethetünk. Eredetüket tekintve monofiletikus csoport, amely feltehetően a Paleozoikum második felében lett szárazföldivé (Cloudsley-Thompson, 1988, Schmalzfuss, 1989). Rokonaik ma is a tengerekben, és részben édesvizekben élnek. A szárazföldiek jelenleg ismert, tudományosan leírt fajainak száma közel 4000 (Schmalzfuss, 2003), amiből Magyarországon 56 él.

Különösen izgalmas állatcsoport mind biogeográfiai, mind ökológiai szempontból: míg migrációs képességük erősen korlátozott, addig ökológiailag meglepően sokfélék. Életterük a tengertől a parti régiókon, édesvízen át elvezet a szárazföld belsejébe, sőt, nem egy fajuk a sivatagi körülményekhez is alkalmazkodott. Az élőhelyek ilyen széles skálájának birtoklásában különböző struktúrális, morfológiai, fiziológiai és viselkedésbeni adaptáció segíti őket (2. ábra). Morfológiai alkalmazkodásuk legfőbb trendjei: (1) méretbeli redukció; (2) felületi kinövések, függelékek számának növekedése; (3) az összegömbölyödés képességének evolúciója; (4) a pseudotracheák, mint légzőszervek megjelenése; (5) vagy mint a dorzoventrális lapitottság; (6) az utódgondozást jelentő, folyadékkal telt költőtáska (Cloudsley-Thompson, 1988; Edney, 1954). Az adaptáció lehetséges eltérő trendjeit felismerhetjük a ma élő fajokon. Az általános, minden fajnál megjelenő alkalmazkodás egyik ilyen példája a már említett, az utódok fejlődéséhez elengedhetetlenül szükséges "tengeri" körülményeket biztosító költőtáska (marsupium), ahol a gravid nőstények petéiket, ill. fejlődő embrióikat, lárváikat azok megszületéséig magukkal hordozzák. A marsupium egyben biztosítja a peték kiszáradás elleni védelmét, megóvjá azokat a bakteriális fertőzésektől és lehetővé teszi, hogy a nőstény a megfelelő mikroklímájú helyekre vigye leendő utódait (pl. az embriogenezis számára optimális hőmérsékletű élőhelyfoltba) (Linsenmair, 1989). Hasonló alkalmazkodást szolgál a már szintén említett, a szárazföldi légzést lehetővé tevő fehérszerv, vagy másként tüdőnek is nevezett pszeudotrachea, avagy a szinte teljesen víztaszító kutikula. Ezek anatómiája, struktúrája, működési alapelve többféle fejlődési irányvonalat is kijelöl (Hoese, 1984; Schmalzfuss, 1984; Compere, 1991).



2. ábra: Példák az Oniscidea alrend formagazdagságára (Schmalfuss, 1984)

Viselkedési adaptációik skálája is igen széles: napszakos, évszakos aktivitási ritmusukkal követik a számukra fontos környezeti tényezők változásait. E tényezők közül kulcsfontosságú a víz 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). Az Oniscidea taxon alkalmazkodó-képességének talán legcsodálatosabb példája a sivataglakó *Hemilepistus* genus, és annak leggyakrabban vizsgált faja, a *H. reaumuri*, amely szociális viselkedésével, éves és diurnális aktivitási ritmusával, szemelpár reprodukciós stratégiájával használja ki a lehető legmaximálisabban életlehetőségeit (Shachak et al., 1979; Warburg, 1992).

### 3 ÉLETMENET ("LIFE HISTORY")

Mint minden élőlénycsoport, az ászkarákok is jellemezhetők életmenetükkel, aminek komponensei között kulcsfontosságúak szaporodási jellemzőik, utódszámuk, azok mérete, élettartamuk, testméretük stb.,

amik eltérően alakulnak a talajban rejtett életmódot folytató, kisméretű fajoknál, és a talaj felszínén aktív, nagyobb testűek esetében (1. táblázat).

1. táblázat: Isopoda életmenet jellemzők (Sutton et al. 1984; Schmalfuss, 1984)

<b>karakter</b>	<b>talaj-aktív</b>	<b>felszín-aktív</b>
<i>szaporodási hozzájárulás</i>	kicsi	nagy
<i>utódszám</i>	kevés	sok
<i>juvenil méret</i>	rel. nagy	rel. kicsi
<i>növekedési ráta</i>	lassú	gyors
<i>ivarérésig szükséges idő</i>	hosszú	rövid

### 3.1 Élettartam

Az egyes fajok élettartama igen különböző, bár nem sokukról van pontos információnk. Az eddig ismert adatok szerint élethosszuk egy-másfél évtől kilenc évig terjed. Rövid életű például a *Hemilepistus reaumuri*, amely életében egyszer (szemelpár), egyéves korában szaporodik, majd nem sokkal később elpusztul (Shachak, 1980). Ugyancsak kb. egy évig él a *Porcellio laevis* (Nair, 1976b) és *P. spinicornis* (McQueen & Carnio, 1974) faj. Az eddigi leghosszabb ismert élettartam ászkákánál az *Armadillo officinalis* kilenc éve (Cohen, 1988), ami kirívóan magas az átlagosan 2-5 évig élő fajok között. Élettartamuknak, szaporodási stratégiájuknak megfelelően populációik egy vagy több nemzedékből, korcsoportból állnak össze.

### 3.2 Szaporodási stratégiák, reprodukív ráfordítás

A populációk sikeres megtelepedését, fennmaradását, radiációját a széles tűrőképesség, egyes életmenet jellemzők, köztük a különböző reprodukív stratégiák segítik. Az életükben egyszer (szemelpár), illetve többször szaporodó (iteropár) típusokon belül reprodukciós periódusuk időzítése, annak ismétlődése, a szaporodó nőstények aránya fajonként igen változatos. Ez változatosság legtöbbször fajon belül, élőhelyek között is megjelenik, akár kis földrajzi távolságon belül is (Howard, 1980; Hornung, 1991)

és összefüggésben van az élőhely abiotikus adottságaival. Baird és munkatársai (1986) kimutatták, hogy az életmódok egy lényeges komponense a környezeti változatosság egyéni genotípust befolyásoló térbeli és időbeni hatása. Ezt a flexibilitást, fenotípusos plaszticitást, a fajok mintegy túlélési stratégiaként használhatják változó környezeti feltételek között (Baird et al, 1987; Houston & McNamara, 1992).

Az iteropár, azon belül is különösen a bi-, vagy multivoltin (egy szaporodási szezonban kétszer vagy többször szaporodó) fajoknál az egyes korcsoportok egy idő után "összenőnek", nem választhatók szét. Vannak gyorsabban és lassabban fejlődő egyedek egy nőstény utódai között is (Brody & Lawlor, 1984; Warburg & Cohen, 1991). A különbözően fejlődő, így különböző méretű utódok eltérő időszakokban fognak szaporodni (un. cohort splitting; Grundy & Sutton, 1989). Ugyanis a szaporodás méretfüggő, az első reprodukció bekövetkeztéhez egy minimális nagyság elérése szükséges. Általános törvényszerűség, hogy az utódok száma a nőstény méretével nő. A reprodukciós ráfordítás lényeges aspektusa a szaporodás időzítése és mértéke. Például igen gazdaságos lehet egy, a növekedés, kifejlődés érdekében elhalasztott reprodukció, ha az a korral növekvő fertilitással jár. Ugyanis a jelen utódok meg nem születését túlkompenzálhatja az a nyereség, amit a szülők hosszabb élettartama, vagy idősebb korukban bekövetkező megnövekedett reprodukciós ráta jelent (Gadgil & Bossert, 1970; Pianka & Parker, 1975). De például a szemelpár *Schizidium tiberianum* faj nőstényei lárváik kifejlődése után azonnal elpusztulnak, hullájukkal egyben az utódok első táplálékát szolgáltatva, energiájukat ily módon teljes egészében a reprodukcióra fordítva, utódaikba investálva. Így egy időben mindig csak egy korosztályuk lehet jelen (Warburg & Cohen, 1991).

Az utódok túlélési esélyeit stresszhatások esetén növeli a kevesebb, de nagyobb utód születése (Brody & Lawlor, 1984). De minden egyéb környezeti stressz (pl. táplálékhiány, szárazság, talajszennyezés; Fischer et al., 1996; Hornung et al., 1998; Kammenga et al., 2001) esetén is kimutatható, hogy először a szaporodásba investált energiát csökkentik és konvertálják életük fenntartásához szükséges életfolyamataik fenntartásához. Ez akár a már megtermelt ovarialis petesejtek, vagy a marsupiális tojásaik visszaoldásában (ooszorpció; Hornung & Warburg, 1994), és így utódszámuk csökkentésében is megnyilvánul (Hornung & Warburg, 1993). Mindez a gyakorlatban, a talajszennyezés, vagy más környezeti stressz hatásának biológiai monitorozásában is felhasználható (Hornung et al., 1997).

#### 4 FUNKCIONÁLIS SZEREP

A szárazföldi ászkarákok életközösségen belüli szerepe lebontó tevékenységükben áll. Általánosságban mindenevők, detritusszal táplálkoznak (Gere, 1956; Pobožsny, 1978), gombákat, élő vagy

elhalt növényi, állati eredetű táplálékot fogyasztanak (Paris & Sikora, 1967; Edney et al., 1974; Nair, 1976a; Szlávecz & Majorana, 1991), de saját ürüléküket is megeszik (Paris, 1963; Hassall & Rushton, 1982). Lelegelik a bomló levelek gombabevonatát, így ürülékükkel terjesztik azok spóráit, stimulálják a gombák terjedését, lebontó tevékenységét. Olykor kannibalizmus is megfigyelhető tenyészeikben (Nair et al., 1989; Hornung, 1981). Asszimilációs hatásfokukat 15-30% közöttinek találták az egyes szerzők (Gere, 1956; Hubbel et al., 1965; Reichle, 1967, 1968; Hassall & Sutton, 1977; Hornung, 1981), függően a táplálék minőségétől. Az elhalt növényi anyagoknak nem annyira tényleges dekompozíciójában, mint inkább feltárásában, felaprításában vagy éppen mikroorganizmusokkal való beoltásában (Hassall et al., 1987) van fontos jelentőségük. Ily módon azt hozzáférhetővé téve más lebontó organizmusok, mint ugróvillások (Collembola), atkák (Acaridae) vagy éppen az alsóbbrendű gombák és a baktériumok számára.

## 5 ÉLŐSKÖDŐIK, RAGADOZÓIK

Míg maguk a szárazföldi ászkák lebontók, vannak más állatcsoportok, amik bennük, rajtuk élősködnek, avagy őket ragadozzák. Leggyakoribb paraziták baktériumok, vírusok, fonálférgek, atkák, fűrkészlegyek. A Wolbachia baktériumos fertőzés, mint más ízeltlábúakban itt is a hímeket feminizáló következményekkel jár (Bouchon et al., 1998). Az egyedek színváltozását váltja ki az iridovírus fertőzés (Wijnhoven & Berg, 1999).

Gyakori predátoraik a százlábúak, egyes pókok (*Dysdera crocata*) futóbogarak, békák, gyíkok, sünök, cickányok, madarak (Paoletti & Hassall, 1999). Vannak ászkák, amelyek védekezésül összegömbölyödnek, esetleg hangot is adnak, mint az Armadillo fajok, mások gyors mozgásukkal, vagy éppen rejtett életmódjuk révén menekülhetnek meg a táplálékká válástól. Ugyancsak védekezésül szolgál az 1. képen is látható, a fajonként eltérő fejlettségű, és a testvégi ún. faroklábakon nyíló mirigyek ragadós váladéka (Gorvett, 1951).



1. kép: *Protracheoniscus major* (Dollfuss, 1903), az ázsiai eredetű, nálunk kizárólag házak alagsorában, pincéiben előforduló ászkafaj. A testvégi un. faroklábakon jól látható a védekezésül kibocsátott fehérje természetű váladékcsepp, amiből az állat szálát is tud húzni (nyilak).

## 6 ÉLŐHELY (HABITAT), TÉR-IDŐ ELOSZLÁS

Az ászkák a már említett széles skálájú adaptációs mechanizmusaik révén gyakorlatilag minden élőhelytípusban megjelennek a trópusoktól a tundra vidékig, az alföldektől a magas hegyekig, a száraz gyepektől a sivatagon át a különböző erdőtípusokig. Fajgazdagságuk legnagyobb a trópusi, szubtrópusi területeken. Innen a sarkok irányába haladva egy határozott grádiens rajzolódik ki, csökkenő fajszámmal. Ha Európát vesszük alapul, a mediterráneumból indulva észak felé egy szignifikáns trend rajzolódik ki: míg pl. Olaszországban több, mint 300, addig Németországban 59 míg Hollandiában csak 37 ászkafaj él. Az állatok az adott habitaton belül mindig a kriptozoikus mikroélőhelyeken találhatók, mint például kövek, kidőlt fatörzsek, vagy azok kérge alatt, avarban, a talaj felső rétegében, ahol -kulcsfaktorként- biztosított a kellő páratartalom számukra. Nappal igen ritkán jelennek meg a talaj felszínén. Ennek oka nedvesséigényük, azaz ily módon igyekeznek elkerülni a kiszáradást. Ennek megfelelően élőhelyükön belüli eloszlásuk rendszerint csomós: kisebb - nagyobb csoportokban aggregálódnak. Térbeli eloszlásukról már a legkorábbi irodalmakban találunk utalást (Herold, 1925; Miller, 1938; Sorensen & Burkett, 1977; Hornung & Warburg, 1995a,b, 1996). Azóta is minden, az ászkák ökológiáját érintő témájú dolgozat említést tesz eloszlási viszonyaikról. Élőhelyen belüli diszpergáltságuknak ugyancsak gazdag irodalma



van. Gyakran téma vertikális mozgásuk (Brereton, 1957; Den Boer, 1961; Davis et al., 1977). A horizontális vándorlás évszakos jelenségét, ami a kedvező mikroélőhelyek követését jelenti, pl. Den Boer (1961), Paris (1963), Hornung (1991) és Hassall et al. (1992) említik. A különböző populációk tér-idő mintázatának vizsgálata, a populációk eloszlásának időbeni átrendeződése az utóbbi évtizedekben vált az ökológiai vizsgálatok egyik központi témájává (1983; Hanski, 1989; Brown et al, 1985; Györfly & Karsai, 1991; Hornung, 1991; Hornung et al, 1992). A térbeli átrendeződés követése általában igen nehéz mozaikos jellegű élőhelyeken, különösen ha a mikrohabitat foltok határai nem elég élesek.

## **7 HETEROMORFIA ÉRZÉKENYSÉG**

### **7.1. Skálázás, tér heteromorfia érzékenység**

Az élők és az őket érintő ökológiai koncepciók sokfélesége a bőség zavarával hatnak az ökológusra. Munkáján keresztül a vizsgáló valamiféle skálát kell válasszon. Az ökológiai irodalomban a legkülönbözőbb skálák léteznek. Egy vizsgálat skáláját megszabja a megfigyelések időbenisége. A léptéket mindig a kutató határozza meg: az lehet kicsi, lehet nagy, de mindig valamire vonatkoztatva, a vizsgálat tárgyától függően. A terresztris ászka fajok heteromorfia érzékenységének vizsgálatával, skálázóképességével kevesen foglalkoztak. Isopodák esetén is lehet geográfiai, habitatok közti és élőhelyen belüli megközelítésekkel találkozni (Hornung & Warburg, 1995b; Judas & Hauser, 1998). A szárazföldi ászkarákok eloszlását különböző skálakon vizsgálva az alábbi következtetéseket vonhatjuk le:

- (1) Az eloszlásvizsgálat léptéke alapján beszélhetünk az egyes fajok és egyedeik menedékhelyenkénti, élőhelyfoltonkénti eloszlásáról ("minidistribution"),
- (2) azok élőhelyen belüli diszpergáltságáról ("microdistribution"),
- (3) az azonos földrajzi régió belüli, élőhelyek közötti eloszlásról ("macrodistribution"),
- (4) és a már zoogeográfiai kategóriába tartozó un. geográfiai léptékű eloszlásról (Hornung & Warburg, 1994b). Ökológiai vizsgálatok szempontjából elsősorban az első három vizsgálata jelent operatív módszert. A populáción belüli folyamatok a mini- és mikro-, míg a populációk közötti összehasonlítások a makro-skálát igénylik (Hornung, 1991; Hornung & Warburg, 1995a,b, 1996).

### **7.2. Az isopoda populációk struktúrája, annak tér- és időbeni változásai vizsgálata**

Populációdinamikai vizsgálatainkban az ászka populációk élőhelyen belüli eloszlását, az azt meghatározható háttértényezőket (élettelen környezeti tényezők, a vegetáció heteromorfája) igyekeztünk

feltárni különböző földrajzi régiókban. Ennek során vizsgáltuk az egyes populációk denzitását, azt egyes populációs paraméterek (denzitás, korcsoport-eloszlás, ivararány) időbeni változását. Eredményként elmondhatjuk, hogy

(1) a populációk időben, évek közötti fluktuálnak, abundancia változásaik, élőhelyen belüli térbeni eloszlási viszonyaik, korcsoport struktúrájuk, ivararányuk változásai összefüggésbe hozhatók valószínűsíthető háttérmechanizmusokkal, abiotikus és biotikus háttértényezők változásaival.

(2) sikerült kimutatni az ászkák denzitásának élőhelyfoltok közötti évszakos átrendeződését, lehetséges diurnális vándorlásukat az egyes élőhelyfoltok között.

(3) Megállapítható, hogy hazai viszonyaink között az aggregáció helyeit a menedékhelyek nagysága, azok térbeli elrendeződése határozza meg.

(4) A talajfelszíni aktivitású Oniscidea alrend fajai a környezeti heterogenitást a növényzet heteromorfiájával azonos léptékben tükrözik. Ennek eredménye a területegységenkénti egyedszámváltozáson (denzitás) keresztül nyilvánul meg (Hornung, 1986, 1989, 1991; Hornung et al., 1990).

## **8 BIOTIKUS GLOBALIZÁCIÓ, HOMOGENIZÁLÓDÁS**

Mainapság az ökológusok érdeklődésének középpontjában áll a globalizáció és az urbanizáció okozta biodiverzitás változások megállapítása, nyomonkövetése. Köztudott, hogy a világméretűvé fokozódott utazások, kereskedelmi tevékenység akaratlanul fajok véletlen széthurcolásával jár. Emellett van egy –az ember céljait szolgáló- tudatos faj betelepítési tendencia is. Mindez befolyásolja az érintett ökoszisztémák fajösszetételét, ezen keresztül azok funkcióját, avagy az ökoszisztémák szolgáltatásait (ecosystem services). Hasonló módon világjelenség az urbanizáció, ami szintén a biológiai sokféleséget csökkentő, homogenizáló hatással jár (McKinney, 2006). Ily módon leginkább a széles tűrőképességű és az emberi környezetet kedvelő, ún. szinantrop fajok terjednek. Ezek a jelenségek a vizsgált szárazföldi ászkarák taxonon keresztül is tetten érhetők: míg pl. É-Amerika keleti részén, Baltimore körzetében csak Európából behurcolt fajok élnek (Hornung & Szlavecz, 2003). Magyarországon is egyre több faunára nézve új, betelepült fajjal találkozunk (Tartally et al., 2004; Hornung et al., 2005; Vilisics, 2005). A közelmúlt felmérése alapján Budapest faunája 31 fajból áll, amiből 45% (14 faj) a natív, természetes eredetű, 13% a kozmopolita (4), míg 42% (13) a behurcoltak aránya (Vilisics & Hornung, nem publikált adat). A városiasság különböző mértéke hatással van az Isopoda együttesek összetételére, az egyes fajok abundanciájára, de különbségek mutathatók ki a fajok ivararányában, reprodukzív potenciáljában és az egyedek méretében is az urbanizációs grádiens mentén (Hornung et al., 2007; Vilisics et al., 2007).

Az ilyen, széthurcolásra, megtelepedésre alkalmas fajok ökológiai jellemzőit összefoglalóan a 2-3. táblázatokban láthatjuk. A más állatcsoportokra is érvényes életmenet jellemzőkön túl (2. táblázat) kitűnik, hogy ászkák esetében szűk tűróképességű, kis utódszámú, igényesebb fajok (3. táblázat) is képesek túlélő populációkat létesíteni egy-egy védett, kedvező mikroklímájú helyen (pl. kertek, botanikus kertek), ahova egy-egy egzotikus dísznövény földlabdájával kerülhetnek be, amint azt a magyar fauna „gazdagodásán” keresztül is érzékelhetjük (4.táblázat).

2. táblázat: A sikeresen megtelepedő fajokról általánosan elmondható jellemzők

<b>Egy sikeres kolonizáló jellemzői</b>	
<ul style="list-style-type: none"> <li>● Nagy reprodukciós potenciál; pionír fajok; rövid generációs idő</li> <li>● Hosszú élettartam</li> <li>● Magas diszperziós ráta</li> <li>● Egy szülő szaporodás (pl. gravid nőstény megtelepedése; szűznemzés)</li> <li>● Magas genetikai variabilitás</li> <li>● Fenotípusos plaszticitás</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>● Széles elterjedés</li> <li>● Elterjedési területén abundáns</li> <li>● Környezeti tényezők széles skáláján nagy tűróképesség</li> <li>● Élőhely generalista</li> <li>● Széles táplálék spektrum (polifág)</li> <li>● Aggregálódó</li> <li>● „Emberi kommenzalizmus”, szinantropia</li> </ul>
	<b>Felszíni aktivitású fajok!</b>

3. táblázat: Ászkák esetében megkülönböztethetünk az általánosan eltérő jellegekkel bíró sikeres megtelepedőket, amik kisméretű helyi populációkkal, rejtett életmóddal jellemezhetők

<b>...de:</b>	
<ul style="list-style-type: none"> <li>• Alacsony reprodukció</li> <li>• Rövid élettartam</li> <li>• Csekély diszperziós képesség</li> <li>• „Ritka” fajok – alacsony abundancia</li> </ul>	<b>Talaj aktív fajok = „csendes hódítók”</b>

<ul style="list-style-type: none"> <li>Szűk niche – habitat specialista/szinantróp</li> </ul>	
---	--

Ha Magyarország ma ismert Oniscidea faunáját vesszük alapul, annak közel 23 %-a ilyen behurcolt vagy szinantróp fajokból áll, amik túlélését az ember által megváltoztatott, elsősorban városi környezet biztosítja (nem publikált adat).

4. táblázat: Az utóbbi öt évben kimutatott, Magyarországra behurcolt fajok

	fajnév	aktivitás	Magyarországi elterjedési típus
1	<i>Protracheoniscus major</i> (H.E., V.F.)	F	Z/Sz
2	<i>Armadillidium nasatum</i> (H.E.)	F	Z/Sz
3	<i>Proporcellio vulcanius</i> (V.F.)	F	Z/Sz
4	<i>Chaetophiloscia cellaria</i> (V.F.)	F	Z/Sz
5	<i>Agabiformius lentus</i> (V.F.)	F	Z/Sz
6	<i>Paraschizidium coeculum</i> (V.F.)	T	Z/Sz
7	<i>Reductoniscus costulatus</i> (K.J.)	T	Z/Sz
8	<i>Buddelundiella cataractae</i> (H.E.)	T	Z/Sz
9	<i>Platyarthrus schoblii</i> (H.E., T.A.)	T	Z/Sz
10	<i>Trichorhina tomentosa</i> (H.E.)	T	Z/Sz

**F:** felszín aktív; **T:** talaj aktív; **Z/Sz:** zavart/szinantróp - ritka;

(adatok : H.E.-*Hornung Erzsébet*, K.J.-*Kontschán Jenő*, T.A.-*Tartally András*, V.F.-*Vilisics Ferenc*)

## 9 HAZAI FAJOK TERMÉSZETVÉDELMI VONATKOZÁSA

A hazai szárazföldi ászkarák fauna tagjait természetességi állapotuk, jellemző élőhelyük szerint csoportosítva, megkülönböztethetünk természetközeli és zavart élőhelyeket, ezekhez rendelhető ritka és gyakori fajokkal (5. táblázat). Néhány faj gyakorlatilag mindenütt előfordulhat, míg mások státusa nem állapítható meg kevés ismert előfordulási adatuk alapján. A gyakoriság-ritkaság mértékéül a Magyarország 1052 10x10 km<sup>2</sup>-es UTM (Universal Transverse Mercator) négyzeteinek lefedettségét vettük alapul: ritka < 5 UTM; gyakori > 60; nagyon gyakori >100 UTM négyzetben való megjelenés.

5. Táblázat: A magyarországi fajok tipizálása hazai előfordulási adataik alapján (Vilisics-Hornung-Szlávecz, 2007)

	Élőhely jellege	Előfordulási gyakoriság	Példa
1	Természetközeli élőhelyeken, kisebb izolált foltokban, „ritka” fajok	<5-10 UTM	<i>speciális környezeti igényű fajok (Pl. troglobion, reliktum fajok)</i>
2	Természetközeli élőhelyeken, gyakori fajok	60-100 - gyakori 100-165 – nagyon gyakori	<i>szűk tűrésű fajok, kis abundanciával, széles elterjedéssel</i>
3	Zavart, urbán/szuburbán élőhelyeken, kisebb izolált foltokban, „ritka”	<5-10 UTM	<i>speciális környezeti igényű, zömmel behurcolt fajok</i>
4	Zavart, urbán / szuburbán élőhelyeken gyakori fajok	60-100 - gyakori 100-165 – nagyon gyakori	<i>általában szinantrop fajok</i>
5	Mindkét típusban előforduló fajok		<i>általában tág tűrésű, kozmopolita fajok</i>
6	Bizonytalan		<i>kevés vagy régi adat</i>

A Dunántúlra nézve, pl. 231 UTM négyzetből származó 654 gyűjtési adat alapján megállapíthatjuk, hogy ott a leggyakoribb fajok az *Armadillidium vulgare* (közönséges gömbászka), *Hyloniscus riparius*, *Porcellium collicola*, *Trachelipus rathkii* és *Protracheoniscus politus*. Ugyanezen régióban jellemző, szűk elterjedésű, csak egy-egy tájegységben megjelenő színező elem a *Tachysoniscus austriacus*, *Calconiscellus karawankianus*. Az emberi településekhez kötődő fajaink a *Porcellio scaber* (érdes pinceászka), *P. laevis*, *P. spinicornis*, *Proporcellio vulcanius*, *Porcellionides pruinosus*. Az 5. táblázat 1-4 kategóriái a természetes – degradált élőhelyi minősítések skáláján indikátor értékkel bírnak.

6. táblázat: Az 56 hazai faj (42 nem) megoszlása élőhely típusuk és gyakoriságuk szerint

Típus	fajok száma	nem
Természetközeli és ritka	21	13
Természetközeli és gyakori	7	5

Zavart és ritka	15	11
Zavart és gyakori	4	4
Mindenhol	9	7
Bizonytalan	2	2

Az egyes fajok testméretéből, külső morfológiájából és életmenet jellemzőiből (pl. élettartam, utódszám, szaporodások száma) következtethetünk elterjedési sajátosságaikra. A legszélesebb tűrőképességű, nagyobb termetű, potenciálisan sok utóddal rendelkező fajokból kerülhetnek ki az un. invazívak, amik agresszív terjedésükkel, tömeges megjelenésükkel az őshonos közösség érzékenyebb tagjait kiszorítják, így a faji sokféleséget csökkentik, és ezen keresztül az ökoszisztéma funkciójára is hatással vannak.

Általánosságban a behurcolásra, betelepedésre, invazívvá válásra érvényes az un. “tíz-es szabály”: tíz behurcolt élőlényből átlagosan egy megtelepedik, tíz megtelepültből egy elszaporodik, kiterjeszti elterjedési határait és invázióssá válik (“The tens rule”). Hozzátehető még, hogy általában tíz invazív fajból egy kártevővé válik (Holdgate 1986, Williamson & Brown 1986)

Ászkarákok közül példaként ilyen a mindenki által ismert közönséges gömbászka (*Armadillidium vulgare*), ami mára kozmopolitává vált és helyenként tömeges előfordulása. Olykor gazdasági károkat is okoz, főleg kertészetekben, konyhakertekben. Ez a faj képes arra, hogy egy megtermékenyített nőténye, a spermát raktározva, hím jelenléte nélkül többször, akár 5-6-szor is szaporodjon egy szezomban.

Ugyanakkor egy nagyméretű nőténynek több mint 100 utóda is lehet egy-egy alkalommal. Így egy gravid nőtény behurcolása, megtelepedése elegendő egy életképes populáció kialakulásához.

## 10 KÖVETKEZTETÉSEK

Az alap kutatások eredményeiként feltárt ökológiai sajátosságok megismerése lehetővé teszi a természetben tapasztalható populációs, közösségi szintű, olykor biogeográfiai léptékű jelenségek, történések megértését, magyarázatát. Ilyen például az élőhelyek átalakulása, és a fajok elterjedési határainak módosulása, illetve fajok eltűnése, új fajok megjelenésének eseményei. Ennek felhasználásával a megértésen túl lehetőség nyílik az operatív beavatkozásra, mint pl. az aktív természetvédelemben a fajok, közösségek, élőhelyek védelme, degradált élőhelyek rekonstrukciója. Az élők ökológiai tűrőképességének, környezeti igényeinek figyelembe vételével prediktálhatók egyes természeti változások (ld. globális felmelegedés) vagy emberi beavatkozások (pl. városiasodás, mezőgazdasági területek

létesítése/felhagyása, erdőirtás stb.), ökoszisztéma méretű átrendeződések trendje. Úgy vélem, a talaj ökoszisztéma fajainak tanulmányozása is egy apró, de nem jelentéktelen összetevője ezen ismereteinknek.

## KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Mindenek előtt szeretnék köszönetet mondani Alma Materem, a III. Béla Gimnázium vezetőségének, kollektívájának a kitüntető lehetőségért, hogy ezúton is népszerűsíthettem ezt a kevésbé ismert, de számomra kedves állatcsoportot. A hosszú évekre visszanyúló munkát több szakdolgozó hallgató és kolléga segítette, akiknek ezúton is köszönöm inspiráló együttműködésüket. A vizsgálatok anyagi háttérét több OTKA és egyetemi (NKB) pályázat biztosította. A jelenleg folyó vizsgálatok a T 43 508 sz. OTKA kutatás keretében történnek.

## IRODALOM

1. Baird, D.J., Linton, L.R. & Davies, R.W. (1986): Life history evolution and post-reproductive mortality risk - J.Anim. Ecol., 55:295-302
2. Baird, D.J., Linton L.R. & Davies R.W. (1986): Life-history flexibility as a strategy for survival in a variable environment - Func. Ecol., 1:45-48
3. Brereton, J.Le G. (1957): The distribution of woodland isopods - Oikos, 8:85-106
4. Brody, M.S. & Lawlor, L.R. (1984): Adaptive variation in offspring size in the terrestrial isopod, *Armadillidium vulgare* - Oecologia (Berl), 61:55-59
5. Brown, S.G., Hill, M.H., Goist, K.E., Wenz, I P.A. & Christenson, T.E. (1985): Ecological and seasonal variations in a free -moving population of the golden-web spider, *Nephila clavipes* - Bull.British Arachn. Soc., 6:313-319
6. Bouchon, D., Rigaud, T. & Juchault, P. (1998): Evidence for widespread Wolbachia infection in isopod crustaceans: molecular identification and host feminization – Proc. R. Soc. Lond. B, 265: 1081-1090
7. Cloudsley-Thompson, J.L. (1988); Evolution and Adaptation of Terrestrial Arthropods, Springer, pp.135
8. 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. - M.Sc. Thesis, Technion, Haifa, pp. 119
9. Compere, P. (1991): Fine strukture 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

10. Davis, R.C., Hassall, M. & Sutton, S.L. (1977): The vertical distribution of isopods and diplopods in a dune grassland - *Pedobiol.*, 17:320-329
11. Den Boer, P.J. (1961): The ecological significance of activity patterns in the woodlouse *Porcellio scaber* Latr. (Isopoda) - *Arch.Néer.Zool.*, 14:283-409
12. Edney, E.B. (1954): Woodlice and the land habitat - *Biol.Rev.(Camb)*, 29:185-219
13. Edney, E.B., Allen, W. & McFarlane, J. (1974): Predation by terrestrial isopods - *Ecology*, 55:428-433
14. Fischer, E., Farkas, S., Hornung, E. & Past, T. (1996): Sublethal effects of an organophosphorous insecticide, dimethoate on the isopod *Porcellio scaber* Latr. - *Comp. Biochem. Physiol. Part C.*, 161-166
15. Francé, R.H. (1911): Das Edaphon - eine neue Lebensgemeinschaft; *Die Kleinwelt* 3(9/10); 147-153
16. Gadgil, M. & Bossert, W. (1970): Life historical consequences of natural selection - *Am. Nat.*, 104:1-24
17. Gere, G. (1956): The examination of the feeding biology and the humificative function of Diplopoda and Isopoda - *Acta Biol.*, 6:257-271
18. Gorvett, H. (1951): The Tegumental Glands in the Land Isopoda – *Quarterly J Microscopical Science*, 92: 275-296
19. Grundy, A.J. & Sutton, S.L. (1989): Year class splitting in the woodlouse *Philoscia muscorum* explained through studies of growth and survivorship - *Holarct. Ecol.*, 12:112-119
20. Györfy, Gy. & 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
21. Hanski, I. (1989): Metapopulation dynamics: does it help to have more of the same? - *Trends in Ecol. Evol.*, 4:113-114
22. Hassall, M. & Sutton, S.L. (1977): The role of isopods as decomposers in a dune grassland ecosystems - *Sci.Proc.R.Dublin Soc.*, 6:235-245
23. Hassall, M. & Rushton, S.P. (1982): The role of coprophagy in the feeding strategies of terrestrial isopods - *Oecologia (Berl)*, 53:374-381
24. 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
25. Hassall, M., Davis, R.C. & Procter, D. (1992): Lateral Movements of Isopods in a Dune Grassland - *Proc. 4th ECE/XIII.SIEEC, Gödöllő*, 2:733-740



26. Heeley, W. (1941): Observations on the Life -Histories of some Terrestrial Isopods - Proc. Zool. Soc. Lond., 111:79-149
27. Herold, W. (1925): Untersuchungen zur Ökologie und Morphologie einiger Landasseln - Z.Morphol.Ökol.Tiere, 4:337-415
28. Hoesel, B. (1984): The marsupium in terrestrial isopods - Symp. Zool. Soc. Lond., 53:65-76
29. Holdgate, M.W. (1986): Summary and conclusions: characteristics and consequences of biological invasio. Philosophical Transactions of the Royal Society B 314: 733-742
30. Hornung E. (1981): Investigations on the productivity of the macrodecomposer Isopod, *Trachelipus nodulosus* C.L.Koch - Acta Biol. Szeged. 27:203-208
31. 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', Universiteit de Poitiers, France
32. Hornung, E., Vajda,Z. & Gallé,L. & Dombos, M. (1992): Spatial dynamics of epigeic arthropod communities along an environmental gradient - Proc. 4th ECE and XIII SIEEC, Gödöllő, 1991, 168-173
33. Hornung, E. & Warburg, M.R. (1993): Breeding patterns in oniscid isopod, *Porcellio ficulneus* Verh., at high temperature and under different photophases - Inv. Repr. and Dev., 23:2-3, 151-158
34. Hornung, E. & Warburg,M.R. (1994): Oosorption and oocyte loss in a terrestrial isopod under stressful conditions - Tissue and Cell, 26 (2), 277-284
35. Hornung, E. & Warburg, M.R. (1995a): Seasonal changes in the distribution and abundance of isopod species in different habitats within the Mediterranean region of northern Israel - Acta Oecologia, 16(4), 431-445
36. Hornung, E. & Warburg,M.R. (1995b): Isopod distribution at different scaling levels - Crustacean Issues 9, (Balkema Publ.) pp. 83-95
37. Hornung, E. & Warburg, M.R. (1996): Intra-habitat distribution of terrestrial isopods - Eur.J. Soil Biol. 32(4), 179-185
38. Hornung, E., Fischer, E. & Farkas, S. (1997): 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

39. Hornung, E., Fischer, E. & Farkas, S. (1998): Reproduction as an endpoint of sublethal toxicity tests in Isopods - Israel Journal of Zoology, 44:445-450
40. Hornung, E., Vilisics, F. and Tartally, A. (2005): Occurrence of *Platyarthrus schoblii* (Isopoda, Oniscidea) and its ant hosts in Hungary - Eur. J. Soil Biol., 41(3-4): 129-133
41. Hornung, E. & Szlavecz, K. (2003): Establishment of a Mediterranean Isopod (*Chaetophiloscia sicula* Verhoeff, 1908) in a North American Temperate Forest –Crustaceana Monographs 2: 181-189
42. Hornung, E., Tóthmérész, B., Magura, T., Vilisics, F. (in print) Changes of isopod assemblages along an urban-suburban-rural gradient in Hungary - Eur. J. Soil. Biol.
43. Houston, A.I. & McNamara, J.M. (1992): Phenotypic plasticity as a state-dependent life-history decision - Evol. Ecol., 6:243-253
44. Howard, H.W. (1980): The distribution at breeding time of the sexes of the woodlouse, *Armadillidium vulgare* (Latreille, 1802) (Isopoda) - Crustaceana 39(1):52-58
45. Hubbel, S.P., Sikora, A. & Paris, O.H. (1965): Radiotracer, gravimetric and calorimetric studies of ingestion and assimilation rates of an isopod - Health Phys., 11:1485-1501
46. Judas, M. & Hauser, H. (1998): Patterns of isopod distribution: From small to large scale – Isr J Zool, 44(3-4): 333-344
47. Kammenga, J.E., Van Gestel, C.A.M. & Hornung, E. (2001): Switching life-history sensitivities to stress in soil invertebrates – Ecological Applications, 11(1): 226-238
48. Linsenmair, K.L. (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
49. McKinney, M.L. (2006): Urbanization as a major cause of biotic homogenization – Biol. Conservation 127: 247-260
50. McQueen, D.J. & Carnio, J.S (1974); A laboratory study of the effects of some climatic factors on the demography of the terrestrial isopod *Porcellio spinicornis* Say - Can.J.Zool., 52:599-611
51. Miller, M.A. (1938); Comparative ecological studies on the terrestrial isopod Crustacea of the San Francisco Bay region - Univ. Calif. Publ. Zool., 43:113-142
52. Nair, G.A. (1976a): Food and reproduction of the soil isopod, *Porcellio laevis* - Int.J.Ecol.Environ.Sci, 2:7-13
53. Nair, G.A. (1976b): Life cycle of *Porcellio laevis* (Latreille) (Isopoda, Porcellionidae) - Proc. Indian Acad.Sci. 84B:165-172

54. Nair, G.A., Nair, N.B. & Nair, T.V. (1989): Nutritional biology of *Porcellionides pruinosus* (Brandt, 1833) (Porcellionidae, Oniscoidea) with special reference to conversion efficiency - Monit.Zool.Ital (NS) Monogr., 4:271-283
55. Paoletti, M.G. & Hassall, M. (1999): Woodlice (Isopoda: Oniscoidea): their potential for assessing sustainability and use as bioindicators – Agriculture, Ecosystems and Environment 74: 157-165
56. Paris, O.H. (1963): The ecology of *Armadillidium vulgare* (Isopoda: Oniscoidea) in California grassland: food, enemies and weather - Ecol.Monogr., 33:1-22
57. Paris, O.H. & Sikora, A. (1967): Radiotracer analysis of the trophic dynamics of natural isopod populations - In: Petrusiewicz K. (ed) Secondary productivity of terrestrial ecosystems (principles and methods), vol.II. Institute of Ecology Polish Acad. Sci., Warsaw, pp 741-771
58. Pianka, E.R. & Parker, W.S. (1975): Age-specific reproductive tactics - Am. Nat., 109:453-464
59. Pobożny M. (1978): Nahrungsansprüche einiger Diplopoden- und Isopoden-Arten in mesophilen Laubwäldern Ungarns - Acta Zool.Acad.Sci.Hung., 24:397-406
60. Reichle, D.E. (1967): Radioisotope turnover and energy flow in terrestrial isopod populations - Ecology, 48:351-366
61. Reichle, D.E. (1968): Relation of body size to food intake, oxygen consumption, and trace element metabolism in forest floor arthropods - Ecology, 49:538-542
62. Shachak, M., Steinberger Y. & Orr Y (1979) Phenology, activity and regulation of radiation load in the desert isopod, *Hemilepistus reaumuri* - Oecologia (Berl), 40:133-140
63. Shachak, M. (1980): Energy allocation and life history strategy of the desert isopod *Hemilepistus reaumuri* - Oecologia (Berl) 45:404-413
64. Schmalfuss, H. (1984): Eco-morphological strategies in terrestrial isopods - Symp.Zool.Soc.Lond., 53:49-63
65. Schmalfuss, H. (1989): Phylogenetics in Oniscoidea – Monitore Zool. Ital. (N.S.) Monogr. 4: 3-27
66. Schmalfuss, H. (2003): World catalog of terrestrial isopods (Isopoda: Oniscoidea) – Stuttgarter Beitr. Naturk., Ser. A, 654: 1-341
67. Sorensen E.M. & Burkett R.D. (1977): A population study of the isopod *Armadillidium vulgare*, in northeastern Texas - The Southwet.Nat., 22:375-388
68. Sutton, S.L., Hassall, M., Willows, R., Davis, R.C., Grundy, A. & Sunderland, K.D., (1984): Life Histories of Terrestrial Isopods: a Study of Intra- and Interspecific Variation - Symp.Zool.Soc.Lond., 53: 269-291

69. Szlávecz, K. (1993): Needle litter consumption by two terrestrial isopods, *Protracheoniscus amoenus* (C.L.Koch), and *Cylisticus convexus* (de Geer) (Isopoda, Oniscidea) - *Pedobiol.*, 37:57-64
70. Tartally, A., Hornung, E. & Espadaler, E. (2004): The joint introduction of *Platyarthrus schoblii* (Isopoda: Oniscidea) and *Lasius neglectus* (Hymenoptera: Formicidae) into Hungary – *Myrmecologische Nachrichten*, Wien, 6: 61-66
71. Vilisics, F. (2005): Úf fajok és ritkaságok a hazai teresztris ászkafaunában (Isopoda, Oniscidea): In: Korsós Z. (ed): IV. Kárpát-medencei Biológiai Szimpózium kötete, MBT, Budapest, pp.479-485
72. Vilisics, F., Elek, Z., Lövei, G. L., Hornung, E. (in print): Abundance changes in terrestrial isopod assemblages along a rural - urban gradient in Denmark – *Pedobiologia*
73. Warburg, M.R. (1992): Reproductive pattern of three isopod species from the Negev desert - *J. Arid Env.* 22:73-85
74. Warburg, M.R. & Cohen, N. (1991): Reproductive pattern, allocation and potential in a semelparous isopod from the Mediterranean region of Israel - *J. Crust. Biol.*, 11:368-374
75. Wijnhoven, H. & Berg, M. (1999): Some notes on the distribution and ecology of iridovirus (Iridovirus, Iridoviridae) in terrestrial isopods (Isopoda, Oniscidae) – *Crustaceana*, 72(2): 145-156
76. Williamson, M.H. & Brown, K.C. (1986): The analysis and modelling of British invasions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 314: 505-522