B 1677

Makrodekomponáló izeltlábu populációk ökológiai vizsgálata alföldi gyeptársulásokban

Egyetemi doktori értekezés

Irta:
Hornung Erzsébet
tanársegéd

Készült a JATE Állattani Tanszékén
Szeged, 1979

Jósef Attila Tudományegyetem Könyvtár
SZEGED
B 1677

Tartalomjegyzék

old.

I. Bevezetés, irodalmi áttekintés .....1.

II. Alkalmazott módszerek .....3.

1.A frekvencia becslésének módszere .....3.

2.Külső fizikai és biológiai faktorok .....4.

3.Az anyag- és energiaforgalmi paraméterek mérésének módszerei .....5.

4.Értékelési módszerek .....6.

III. Eredmények és értékelésük .....11.

1.A vizsgált gyeptársulások .....11.

2.Az egyes gyeptársulásokban előforduló Iso- és Diplopodák frekvencia adatai .....14.

a/ Niche szélesség /B_i'/ .....16.

b/ Niche átfedés /C_{ih}/ .....19.

3.Az egyes populációk denzitását reguláló tényezők analizise .....19.

4.A produktivitás paraméterei a Trachelipus nodulosus /Isopoda/ és a Chromatoiulus unilineatus /Diplopoda/ fajokon .....31.

a/ Táplálékfogyasztás /C/ .....31.

b/ Asszimilációs hatásfok / A/C /.....38.

c/ Ürülék /FU/ .....4o.

d/ Respiráció /R/ .....41.

e/ P-ΔB összefüggése .....5o.

SZEGED

f/ Energiamérés .....62.

g/ A populációk teljes anyag- és energiaforgalma, produktivitási arányuk .....65.

IV. Összefoglalás .....68.

V. Irodalomjegyzék .....72.

I. Bevezetés

Az utóbbi évtizedekben a környezetbiológia egyik fő témája az életközösségek kutatása, azok funkcionális, anyag- és energiaforgalmi vizsgálata.Ennek megközelitése populációs szinten a legcélszerübb. Az életközösségek müködésének, -azon belül is produkcióbiológiai és ökológiai energetikai- kutatását gyakorlati igények hivták életre.Ezt tükrözi a Nemzetközi Biológiai Program /IBP/ illetve Magyarországon a bioszféra kutatási főirány is.

Az Isopodák és Diplopodák szerepével dekomponáló tevékenységük miatt már a korábbi években is foglalkoztak /Dudich-Balogh-Loksa 1952, Gere 1956a, 1956b, 1962, McBrayer-Reichle 1971, Paris-Sikora 1967, White 1968/.Bár már a korábbi zoocönológiai kutatások során is jelentek meg adatok egyes makrodekomponáló fajok denzitásáról /Balogh-Loksa 1948, Balogh 1953, Loksa 1966/,ilyen irányu intenziv populáció ökológiai kutatások csak később kezdődtek. /McQueen 1976, Paris-Pitelka 1962, Paris 1965./ Ezen populációk anyag- és energiaforgalmáról megjelent közlemények szerzői /Reichle 1967, Saito 1965, 1967, 1969, Stachursky 1972, 1974/ vizsgálataikat

különböző tipusu erdőkben végezték.A legutóbbi ideig viszont nagyon keveset tudtunk az Iso- és Diplopodák ökológiai helyzetéről és szerepéről gyeptársulásokban /Paris-Pitelka 1962, Paris-Sikora 1965, Paris 1965, Wiegert-Evans 1967/.Ide vonatkozó hazai vizsgálat pedig egyáltalán nem ismeretes.
A gyepökoszisztémák ilyen jellegü kutatásának elhanyagoltsága valószinüleg azzal indokolható, hogy ezen területeken a vizsgált csoportok faj- és legtöbbször egyedszáma is igen szegényes.Szerepük azonban egyáltalán nem elhanyagolható, mivel a Gastropodák mellett /melyeknek ilyen jellegü tevékenysége még tisztázásra vár/ a makrodekomponáló lánc kizárólagos képviselői.

Disszertációm célkitüzése volt, hogy további adatokat szolgáltassak a makrodekomponáló izeltlábuak csoportjának /Isopoda, Diplopoda/ ökológiai tanulmányozásához.Ezen belül megvizsgáltam több Szeged környékén /Ásotthalom? Dorozsma, Zsombó/ és a Kiskunsági Nemzeti Parkban található természetvédelmi terület különböző tipusu gyeptársulásainak Iso- és Diplopoda frekvencia adatait, illetve a két leggyakoribb faj /Trachelipus nodulosus és Chromatoiulus unilineatus/ anyag- és energiaforgalmát.

II. Alkalmazott módszerek

1. A frekvencia becslésének módszere

Makrodekomponáló Iso- és Diplopodák denzitásának becslésére az irodalomból többféle, általánosan használt módszer ismeretes.A különböző szerzők a populációk denzitását általában egységnyi területen található egyedszámmal adják meg, és annak meghatározását un. kvadrát módszerrel végzik.
A minták nagysága és száma változó, pl. 2o db loxlo cm^2-es /Stachursky 1968, 1972, 1974/, két 25x25 m^2-es területen belül legalább 2o-2o db 25x25 cm^2-es kvadrát /Saito 1969/,Dudich és munkatársai /1952/ számitásokkal kimutatták, hogy a makrofauna esetében lo db 25x25 cm^2-es felvétel elegendő adatot szolgáltat egy nagyobb területre is érvényes középérték számitásához.Southwood /1967/ viszont a t-próbára alapozott képletében a minták számát a várható denzitás, variancia hibaszázalék és szignifikancia alapján adta meg.
Ugyancsak gyakran alkalmazott módszer a futtatás. Pl. o,1 m^2 területü, 5 cm mélységü talajt kiemelve és laboratoriumban kifuttatva /Paris-Pitelka 1962/.

Véleményem szerint ezek a módszerek az abszolut denzitás becslésére, legalábbis gyepek viszonylatában nem adnak kielégitő eredményt, mivel az emlitett

populációk, de közülük is különösen az Isopodák diszperziója általában csomós, kövek, fücsomók, fadarabok stb. alatt sokszor nagy tömegben gyülnek össze, védelmet keresve a kiszáradástól.

A populációk relativ denzitásának becslésére használatosak a csapda módszerek: legtöbbször Barber csapdák alkalmazása.Magam is a talajba beásott, etilénglikolos csalogató ill. ölőszerrel feltöltött pohárcsapdákat alkalmaztam.Ezeket ötös csoportokban helyeztem el az egyes területeken.Az ötös csoportokon belül a csapdák távolsága mindig kisebb volt mint 5o cm, igy az öt pohár lényegében egy csapdaként fogható fel, viszont nő a hatékonysága. Azonos területen lévő több felvételi hely esetén a csapdacsoportok egymástól való távolsága minimálisan 1o m volt, igy egymás müködését nem befolyásolták.A vizsgált területeken a csapdákat havonként. kb. azonos napokon üritettem.Értékeléskor egy azonos hónap adatait veszem alapul.

2. Külsö fizikai és biológiai faktorok

A talajba lerakott csapdák cseréjével egyidőben minden esetben talajmintákat vettem fel, amiknek viztartalmát laboratóriumban, 1o5°C-on történő, sulyállandóságig való száritással, a sulykülönbség

mérésével állapitottam meg. Ugyanezen mintákból a talaj részecskeméretét is meghatároztam Dworák - Várallyay módszerével, amiből a talaj kötöttségére lehet következtetni.
Tájékoztató jellegü mikroklima adatok esetenkénti felvételéhez higanyos talaj- és léghőmérőket ill. Assmann-féle aspirációs psychrometert használtam.
A biológiai faktorok közül a növényzeti fedettséget, a holt fitomassza mennyiségét illetve alapvetően a növényegyüttesek jellegét vettem figyelembe.A fitocönózisok elnevezése Soó /1964/ munkája alapján történt.

3.Az anyag- és energiaforgalmi paraméterek mérésének módszerei

Az Iso- és Diplopodák 1-1 képviselője anyag- és energiaforgalmi szerepének meghatározását laboratóriumban végeztem, a következő paraméterek alapján:

elfogyasztott táplálék mennyisége /C/,
kiindulási biomassza /B_o/,
produktum /P/,
az egyedek metabolizmusa során felszabaduló energiamennyiség /R/,
ürülék formájában leadott anyag- és energiamennyiség /FU/.

Az egyes paraméterek elnevezését Petrusewicz /1967a, 1967b/, valamint Petrusewicz-Macfadyen /197o/ nomenklaturája szerint használtam.
A paraméterek mérésének általam használt módszereit részletesen a vonatkozó fejezetekben ismertetem.

4.Értékelési módszerek

Hutchinson-féle realizált-niche analizisét végeztem el, a sürüségviszonyokat ennek alapján értékeltem.Az adatokat un. "resource matrix"-ban foglaltam össze /I. táblázat/.

I. táblázat: a "resource matrix" szerkezete

SPECIES	a "habitat" /niche dimenzió/ értékei					
	1	2	3	4	.....j	
1	x_{11}	x_{12}	x_{13}	x_{14}	.....x_{1j}	.....x_{1*}
2	x_{21}	x_{22}	x_{23}	x_{24}	.....x_{2j}	.....x_{2*}
3						
4						
.						
.						
.						
h	x_{h1}	x_{h2}			x_{hj}	.....x_{h*}
i	x_{i1}	x_{i2}			x_{ij}	.....x_{i*}
	x_{*1}				x_{*j}	.....N

A táblázat x_{ij} értékei a tapasztalt adatokat jelentik, itt a fajok denzitás értékeit:

$$x_{i+} = \sum_j x_{ij} \qquad /1/$$

$$x_{+j} = \sum_i x_{ij} \qquad /2/$$

$$N = \sum_i \sum_j x_{ij} \qquad /3/$$

Az egyes fajok niche szélességét /B_i'/ a vizsgált gyepek viszonylatában Levins /1968/ módszerével számoltam /idézi Colwell és Futuyma 1971/.

$$B_i' = -\sum_j p_{ij} \ln p_{ij} \qquad /4/$$

ahol $$p_{ij} = \frac{x_{ij}}{x_{i*}} \qquad /5/$$

A niche átfedés mértékéül Whittaker /1960/ ökológiai hasonlósági formuláját használtam /C_{ih}/:

$$C_{ih} = 1-1/2\sum_j |p_{ij} - p_{hj}| \qquad /6/$$

Cih az i és h fajok közötti niche átfedés, azaz a fajok realizált ökológiai igényeinek megegyezése. Itt p_{ij} azonos /5/-el, mig p_{hj}

$$p_{hj} = \frac{x_{hj}}{x_{h*}} \qquad /7/$$

Mivel a terepfelvételek végzésekor még nem állt semmiféle adat rendelkezésemre arra vonatkozóan, hogy a megvizsgált gyepeken az eltérő fizikai és biológiai faktoregyüttesek függvényében hány strukturálisan különböző makrodekomponáló együttes él, előzetesen nem biztosithattam a felvételi minták különböző társulások közötti olyan eloszlását, hogy mindegyik makrodekomponáló közösség azonos sullyal szerepeljen a felvételi adatokban.Ezért feltételezhető, hogy a felvételi adatokból közvetlenül számolt B_i'' /niche szélesség/ és C_{ih} /niche átfedés/ értékek nem tükrözik a valós viszonyokat.Igy a felvételi adatok sulyozása illetve linearizálása vált szükségessé, melyet a Colwell-Futuyma /1971/ által bevezetett relativ sulyozó faktor alkalmazásával oldottam meg.Módszerük lényege, hogy a "resource matrix" oszlopainak számát tetszőlegesen igen nagyra /k/ növeljük.Azt, hogy ebben melyik eredeti oszlop hányszori ismétlése szerepel, a d_j relativ sulyozó faktorral számithatjuk, amely

$$d_j = \frac{M_j/x/}{\sum_j M_j/x/} \qquad /8/$$

ahol

$$M_j/x/=\frac{x_{*j}/\ln x_{*j}-\ln N/ -\sum_i x_{ij} \cdot \ln p_{ij}}{\sum_j x_{*j} \cdot \ln x_{*j} - N \ln N} \qquad /9/$$

A d_j értékei: $0 \leq d_j \leq 1$; $\sum_j d_j = 1$.

A niche átfedés számitásához szükséges még:

$$x^*_{i*} = \sum_j d_j k\, x_{ij} \qquad /10/$$

$$p^*_{ij} = \frac{x_{ij}}{x^*_{i*}} \qquad /11/$$

Igy a niche átfedés:

$$C^*_{ih} = \gamma_{ih} = 1-1/2 \sum_j d_j k\, p^*_{ij} - p^*_{hj} \qquad /12/$$

Jelen esetben k értékét 1000-nek választottam.

A Kiskunsági Nemzeti Park bugacpusztai területéről származó részletesebb adatok lehetővé tették, hogy erre a területre nézve elvégezzem az itt található makrodekomponáló fajok diszperziójának részletesebb elemzését.Az ehhez felhasznált összefüggések a következők:

a/ szórásnégyzet /S^2/,

b/ diszperziós index /V/

$$V = \frac{S^2}{\bar{x}} \quad \text{ahol} \quad \bar{x} = \frac{x_i}{n} \qquad /13/$$

c/ Khi^2 próba:

$$\chi^2 = V\,/n-1/, \qquad /14/$$

ami tájékoztatást ad az eloszlás tipusáról /Southwood,

1967/: ha χ^2 értéke a táblázat 5 és 95%-os tartományán belül esik, nem vethetjük el a Poisson eloszlást.

III. Eredmények és értékelésük

1. A vizsgált gyeptársulások

A kiválasztott gyeptársulások mindegyike természetvédelmi területen található, viszonylag háborítatlan körülmények között, igy kulturhatásoktól kevéssé befolyásoltak.

Ásotthalom

Festucetum vaginatae stipetosum pennatae társulás.Buckatetőkön alakult ki, a Duna meszes, dolomitos hordaléktalaján.Humusztartalma kicsi, kisebb 1%-nál.A vizsgált időszakban a növényzeti boritottság 6o%-os, homoktalaja igen száraz, az erős inszoláció következtében a talajhőmérséklet magas, a gyepszint relativ páratartalma alacsony.

Astragalo-Festucetum sulcatae salicetosum rosmarinifoliae.A vizsgált terület legmélyebben fekvő része, talaja humuszban valamivel gazdagabb. Az előző társuláshoz viszonyitva a talaj nedvességtartalma lényegesen magasabb, a növényzeti boritottság is nagyobb.Lényeges lég- és talajhőmérsékleti különbségek is adódnak, különösen a reggeli és késő délutáni órákban.

Kiskundorozsma

Potentillo-Festucetum pseudovinae.A terület kiemelkedéseinek humuszosabb barnahomok talaján alakult ki, nagy növényzeti boritottsággal /8o%/, ami relative magas páratartalmat biztosit.

Lepidio-Camphorosmetum annuae.A homokdombok közti, uralkodó nagyságu szoloncsák tipusu szikes talajon, mozaikszerüen helyezkedik el.Növényzeti boritottsága lo-12%, a növényzet magassága jelentéktelen.Talaja kötött, agyagos, magas talajviztartalommal, gyakori időszakos vizboritással.

Zsombó

A Caricetum gracilis és a Molinietum coeruleae társulások a terület láptalaján alakultak ki, amire jellemző a sok nyers humusz.Ez igen jól köti a vizet.A talaj vizutánpótlása állandó.A növényzeti boritottság mindkét társulásban 9o% körül van. Csapadékos időszakban a területet viz boritja.

Bugacpuszta /KNP/

A mintaterület növénytársulásaira jellemző, hogy egy mozaikkomplexet alkotnak, tiszta megnyilvánulási formájuk ritka, igen sok az átmenet.A legmagasabban fekvő, legszárazabb buckahátakon a

Festucetum vaginatae és az Astragalo-Festucetum rupicolae, a közepes magasságu helyeken a Potentillo-Festucetum pseudovinae, mig a szélbarázdákban, a legmélyebben, uralkodók a Molinio-salicetosum rosmarinifoliae ill. Schoenetum nigricantis társulás fragmentumai.

A területet szélbarázdák tagolják, igy különböző magasságu és kitettségü helyek alakultak ki, amelyeken a növényzeti boritottság és a talaj viztartalma, a talajhőmérséklet és a gyepszint relativ páratartalma a jellemző homoktalajon belül is igen eltérően alakul.

Az 1978-as év első felének csapadékos időjárása nemcsak a dorozsmai szikes ill. a zsombói láprét hosszantartó vizboritottságát okozta, de közvetve hatással volt a faunára is.Igy igen érdekes megfigyelés volt a zsombói területen az Orchestia cavimana /Amphipoda/ réti szöcskerák tömeges elszaporodása, ami az előző években csak néhány példányban került elő.Ugyanigy a bugaci területen az előző évivel összehasonlitva, a Diplopodák számának erős csökkenése, mig az Isopodák gyakoribb megjelenése volt tapasztalható.

2. Az egyes társulásokban előforduló Iso- és Diplopoda fajok frekvencia adatai

Az egyes fajok számszerinti megoszlását kézenfekvő táblázatba foglalni.A táblázat adatai egy hónapos időtartamra vonatkoztatva, az 1978 juniusi adatokat mutatják.A későbbi időszakban a már említett dorozsmai és zsombói területek részleges vizboritottsága a csapdák értékelhetőségét lehetetlenné tette /II. táblázat/;

A II. táblázat "resource matrix"-ában szereplő növénycönózisok röviditései a következők:

$Á_1$ - Festucetum vaginatae /Ásotthalom/

$Á_2$ - Astragalo-Festucetum sulcatae /Ásotthalom/

D_1 - Potentillo-Festucetum pseudovinae /Kiskundorozsma/

D_2 - Lepidio-Camphorosmetum annuae /Kkdorozsma/

Zs_1 - Caricetum gracilis /Zsombó/

Zs_2 - Molinietum coeruleae /Zsombó/

B_1-B_{12}-Bugacpuszta

A II. táblázatban felsorolt fajok az egyes területekre nézve a konstans-domináns fajok, mellettük még mások is előfordulnak /pl. Platyarthrus hoffmannseggi, Porcellio scaber/, de jelen értékelés szempontjából elhanyagolható mennyiségben, ill. igen speciális

II. táblázat

species	$Á_1$	$Á_2$	D_1	D_2	Zs_1	Zs_2	B_1	B_2	B_3	B_4	B_5	B_6	B_7	B_8	B_9	B_{10}	B_{11}	B_{12}	
Ch. unilineatus	-	116	2	-	-	-	-	-	5	3	28	-	29	-	-	-	8	-	191
Diplopoda sp.	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
Tr. nodulosus	-	5	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	18	-	-	-	36	-	6o
Tr. rathkei	-	-	1	29	12o	2o	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	17o
A. vulgare	-	-	6	7	237	19	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	269
Összesen:	-	121	9	36	357	41	-	-	5	3	29	-	47	-	-	-	44	-	692

A fajok frekvencia adatai az egyes növénycönózisokban

lelőhelyen /mint pl. a P. hoffmannseggi a dorozsmai Potentillo-Festucetum pseudovinae társulásban, Lasius affinis Schenck hangya fészkeiben/.

a/ Niche szélesség /B_i'/

A II. táblázatban felsorolt frekvencia adatokat alapul véve elvégezhető az egyes populációk realizált niche-ének analizise.A III. táblázat foglalja magában a populációk niche szélességének számitásához szükséges p_{ij} értékeket, valamint az ezekből számolt B_i' és annak linearizált értékeit /$B_i'^*$/. A B_i' értékeiből kitünik, hogy a vizsgált konstansdomináns fajok közül a legelterjedtebb és a legnagyobb niche szélességü faj a Chromatoiulus unilineatus /Dipl./, amit a Trachelipus nodulosus /Isop./ követ.Ha azonban figyelembe vesszük az értékelési módszereknél már részletezett problémát, azt ugyanis, hogy a felvételi helyek egyenlőtlenül oszlanak el, és az eredményeket linearizáljuk, az adatokat /$B_i'^*$/ ez némiképp megváltoztatja.Az elterjedtség és niche szélesség sorrendje ugyan nem módosul, de az egyes fajok közti különbségek lényegesen csökkennek. /A linearizáláshoz szükséges p_{ij}^* értékek a IV. táblázatban találhatók./

III.táblázat: P_{ij} értékek

	$Á_1$	$Á_2$	D_1	D_2	Zs_1	Zs_2	B_1	B_2	B_3	B_4	B_5	B_6	B_7	B_8	B_9	B_{10}	B_{11}	B_{12}	P_{ix}	B_i'	$B_i'^+$
Ch. unilineatus	0	0,607	0,01	0	0	0	0	0	0,026	0,005	0,147	0	0,152	0	0	0	0,042	0	1	1,1718	6,009
Diplopoda sp.	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3,746
Tr. nodulosus	0	0,083	0	0	0	0	0	0	0	0	0,017	0	0,3	0	0	0	0,6	0	1	0,943	5,919
Tr. rathkei	0	0	0,006	0,17	0,705	0,118	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0,8305	5,886
A. vulgare	0	0	0,004	0,026	0,881	0,071	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0,416	5,781

IV. táblázat

species	$Á_1$	$Á_2$	D_1	D_2	Zs_1	Zs_2	B_1	B_2	B_3	B_4	B_5	B_6	B_7	B_8	B_9	B_{10}	B_{11}	B_{12}
Ch. unilineatus	—	32×10^{-4}	$0{,}55 \times 10^{-4}$	—	—	—	—	—	$1{,}3 \times 10^{-4}$	$0{,}82 \times 10^{-4}$	$7{,}7 \times 10^{-4}$	—	8×10^{-4}	—	—	—	$2{,}2 \times 10^{-4}$	—
Diplopoda sp.	—	—	—	—	—	$2{,}35 \times 10^{-2}$	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Tr. nodulosus	—	$6{,}04 \times 10^{-4}$	—	—	—	—	—	—	—	—	$1{,}2 \times 10^{-4}$	—	$21{,}7 \times 10^{-4}$	—	—	—	$43{,}5 \times 10^{-4}$	—
Tr. rathkei	—	—	$0{,}25 \times 10^{-4}$	$7{,}3 \times 10^{-4}$	$30{,}5 \times 10^{-4}$	$5{,}08 \times 10^{-4}$	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A. vulgare	—	—	$0{,}8 \times 10^{-4}$	$9{,}4 \times 10^{-4}$	$31{,}9 \times 10^{-4}$	$2{,}5 \times 10^{-4}$	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Összesen:	—	$38{,}4 \times 10^{-4}$	$1{,}6 \times 10^{-4}$	$16{,}7 \times 10^{-4}$	$62{,}4 \times 10^{-4}$	$242{,}5 \times 10^{-4}$	—	—	$1{,}3 \times 10^{-4}$	$0{,}82 \times 10^{-4}$	$8{,}9 \times 10^{-4}$	—	$29{,}7 \times 10^{-4}$	—	—	—	$45{,}7 \times 10^{-4}$	—

p_{ij}^* értékei

b/ Niche átfedés /C_{ih}/

A fajok niche átfedését vizsgálva tájékoztatást kapunk arra vonatkozóan, hogy 2-2-faj igényei menynyire egyeznek meg, mennyire konzekvensen fordulnak együtt elő, azaz mekkora az ökológiai hasonlóságuk. Az ezt kifejező C_{ih} értékek félmatrixát az V. táblázat tartalmazza.
Az adatokból látható, hogy a niche átfedés az 1-3 azaz a Ch. unilineatus és Tr. nodulosus, illetve a 4-5 azaz a Tr. rathkei és az A. vulgare fajok között a legnagyobb.
Az adatokat az előzőekhez hasonlóan linearizálva ugyanezen következtetésekre jutottam./C_{ih}^{*} értékek, VI. táblázat./

3. Az egyes populációk denzitását reguláló tényezők analizise

Az egyes fajokat szegregáló illetve a fajokon belül az egyedszámot igen erősen befolyásoló fizikai és biológiai tényezők közül legfontosabbak a talaj szerkezete, annak nedvességtartalma, a rajta kifejlődő növénytársulás, annak boritottsága és az általa szolgáltatott holt fitomassza mennyisége.Ezek egymással szoros párhuzamba állithatók, egymást befolyásolják ill. meghatározzák.Értékeiket figyelem-

V. táblázat: C_{ih}

species	5	4	3	2	1
1.Ch.unilineatus	0,0185	0,012	0,2995	0	1
2.Diplopoda sp.	0,08	0,1185	0	1	
3.Tr.nodulosus	0	0	1		
4.Tr.rathkei	0,8155	1			
5.A.vulgare	1				

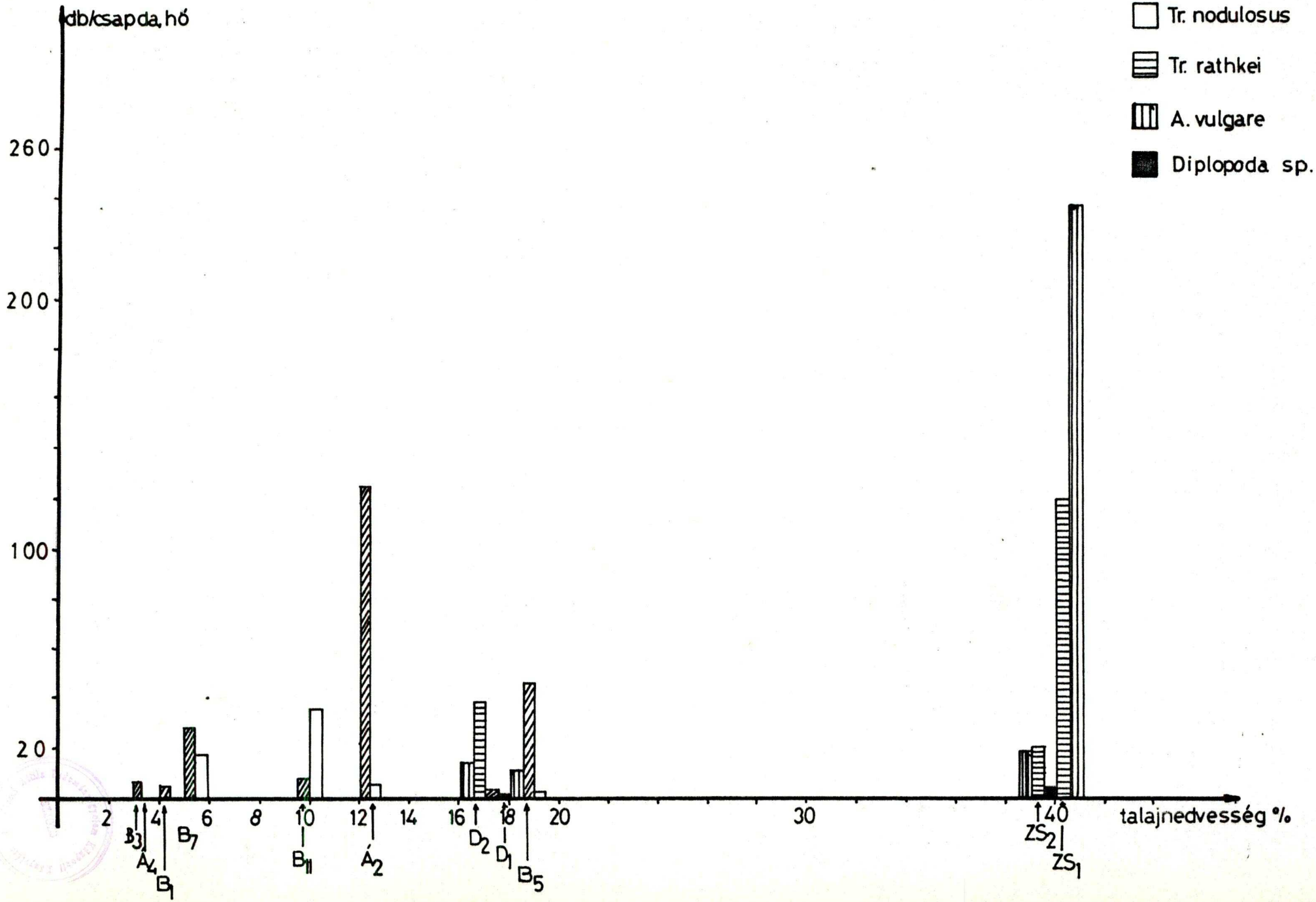
VI. táblázat: C^{*}_{ih}

species	5	4	3	2	1
1.Ch.unilineatus	0,00268	0,00118	0,27349	0	1
2.Diplopoda sp.	0,01266	0,02265	0	1	
3.Tr.nodulosus	0	0	1		
4.Tr. rathkei	0,95503	1			
5.A. vulgare	1				

be véve felállitható egy sorrend, amelynek függvényében ábrázolhatók az egyes területeken előforduló fajok kvalitativ és kvantitativ viszonyai.Az 1. grafikonon ezen adatok a talajnedvesség függvényében láthatók,Ugyanilyen sorrend állitható fel a további tényezők figyelembe vételével is.Az ábrából kitünik, hogy alacsonyabb talajnedvességtartalomnál /azaz száraz homoktalaj, alacsony növényzeti boritottság, kevés holt fitomassza esetén/ a Chromatoiulus unilineatus és a Trachelipus nodulosus fajok az uralkodóak, előfordulásuk itt a legnagyobb számu, alkalmazkodtak az extrém környezeti viszonyokhoz /Ásotthalom, Bugacpuszta/.
Közepes viszonyok között még megjelennek az előző fajok, lényegesen kisebb abundanciával, ugyanakkor megtalálhatók a Tracheoniscus rathkei és az Armadillidium vulgare fajok is /Dorozsma, Bugacpuszta$_5$/.Ez utóbbiak uralkodóvá válása ill. nagy denzitása a vizsgált területek közül a legmagasabb értékü fizikai és biológiai tényezők esetén figyelhetők meg /Zsombó/.

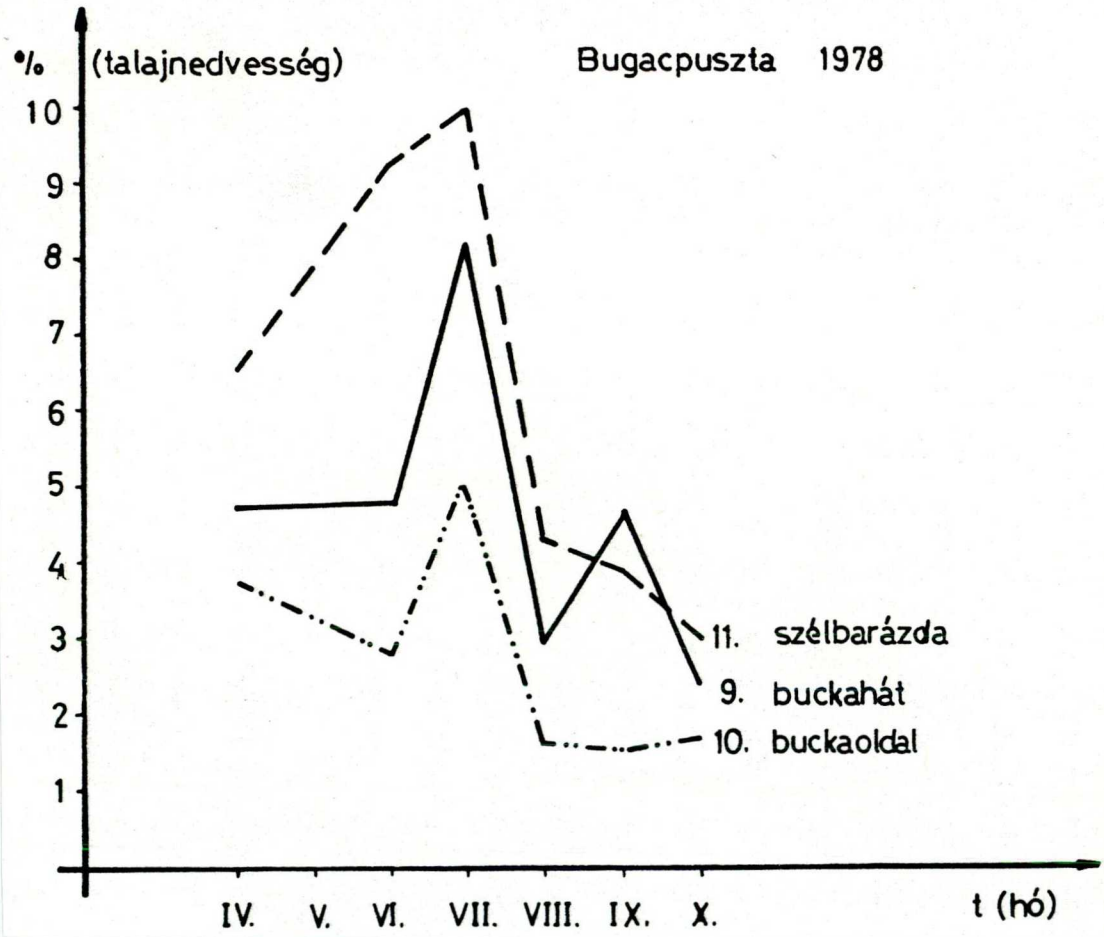
A felvételi pontok számát, illetve a fizikai tényezőket figyelembe véve a bugacpusztai területen végeztem részletesebb és több évre kiterjedő vizsgálatokat, ezért érdemes ezek adatait részletesebben elemezni.

1. ábra


db/csapda, hó
260
200
100
20
2
4
6
8
10
12
14
16
18
20
30
40
talajnedvesség %
B3
Á4
B1
B7
B11
Á2
D2
D1
B5
ZS2
ZS1
Chr. unilineatus
Tr. nodulosus
Tr. rathkei
A. vulgare
Diplopoda sp.

A 2. számu ábrán a 12 felvételi pontból kiragadva, a 9., lo., 11. csapdacsoportok havonkénti talajnedvesség viszonyainak változását ábrázoltam.E három felvételi hely tükrözi a terület szélsőséges viszonyait, habár egymástól való távolságuk a legkisebb.

2.ábra

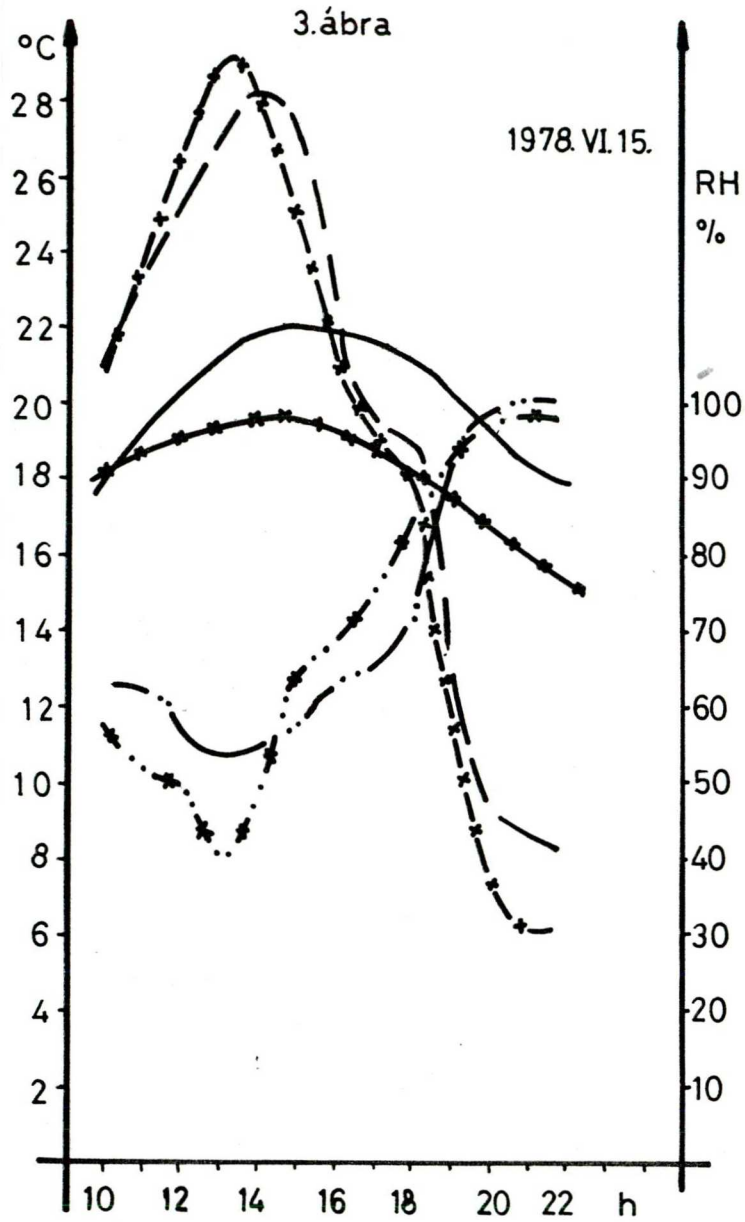


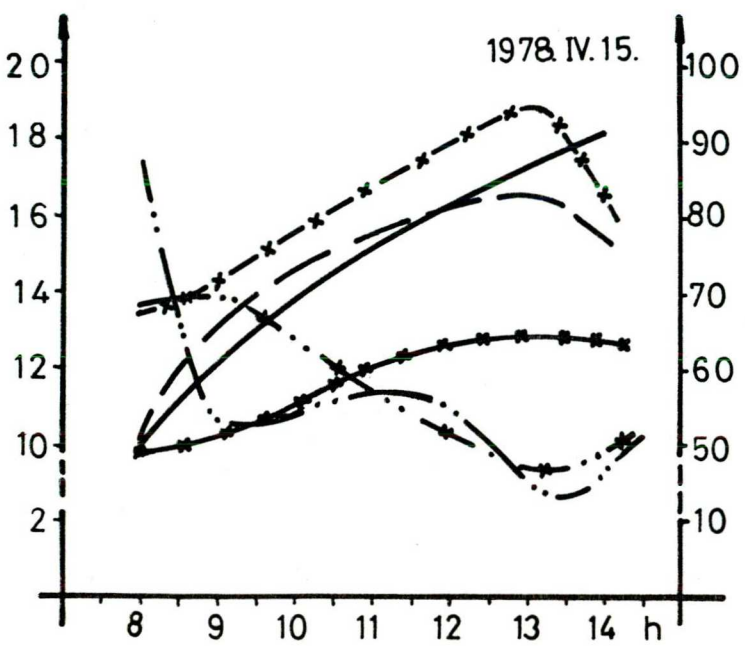
A nagy eltéréseket a térszintbeli különbségek indokolják; ugyanis a 9-es a buckahátra /legmagasabb/, a lo-es annak oldalába mig a 11-es csapdacsoport a szélbarázdába /legmélyebb/ esik.Az egyes magasságok egyben különböző növénytársulások uralkodó jellegét is jelentik.Hogy a három pont közül legszárazabbnak nem a legmagasabban fekvő bizonyult, azt az magyarázhatja, hogy a bucka oldalában a lehulló csapadék gyorsan lefolyik, és ezt a gyérebb növényzet sem akadályozza.

Ugyancsak lényegesen eltérnek a térszint különböző magasságu pontjainak mikroklima viszonyai.Ezt szemléltetik a 3. ábrán látható talaj-, léghőmérséklet és a gyepszint relativ páratartalmának /RH% értékei a szélbarázdában és a buckatetőn végzett méréseket figyelembe véve.

Az összes gyüjtőhely havonkénti talajnedvesség adatainak alakulását a VII. táblázat tartalmazza.

A makrodekomponáló Arthropoda fajok frekvencia adatai a VIII. táblázatban láthatók.Ugyanitt vannak feltüntetve az egyes fajok szórásnégyzetei, diszperziós indexei és Khi^2 értékei is.A két táblázat értékeit összevetve kitünik, hogy a fajok előfordulási valószinüsége és denzitása is legnagyobb az 5., 7. és 11. csapdacsoportok esetében, ahol a ta-





Jelmagyarázat:

Buckahát:

gyepszint hőm. - - -

talajhőm. ————

RH ..-..-..-..-..-..

Buckaköz:

gyepszint hőm. x-x-x-

talajhőm. -x-x-x-x-x-

RH ..x..x..x..x..x..

VII.táblázat: talajnedvesség adatok

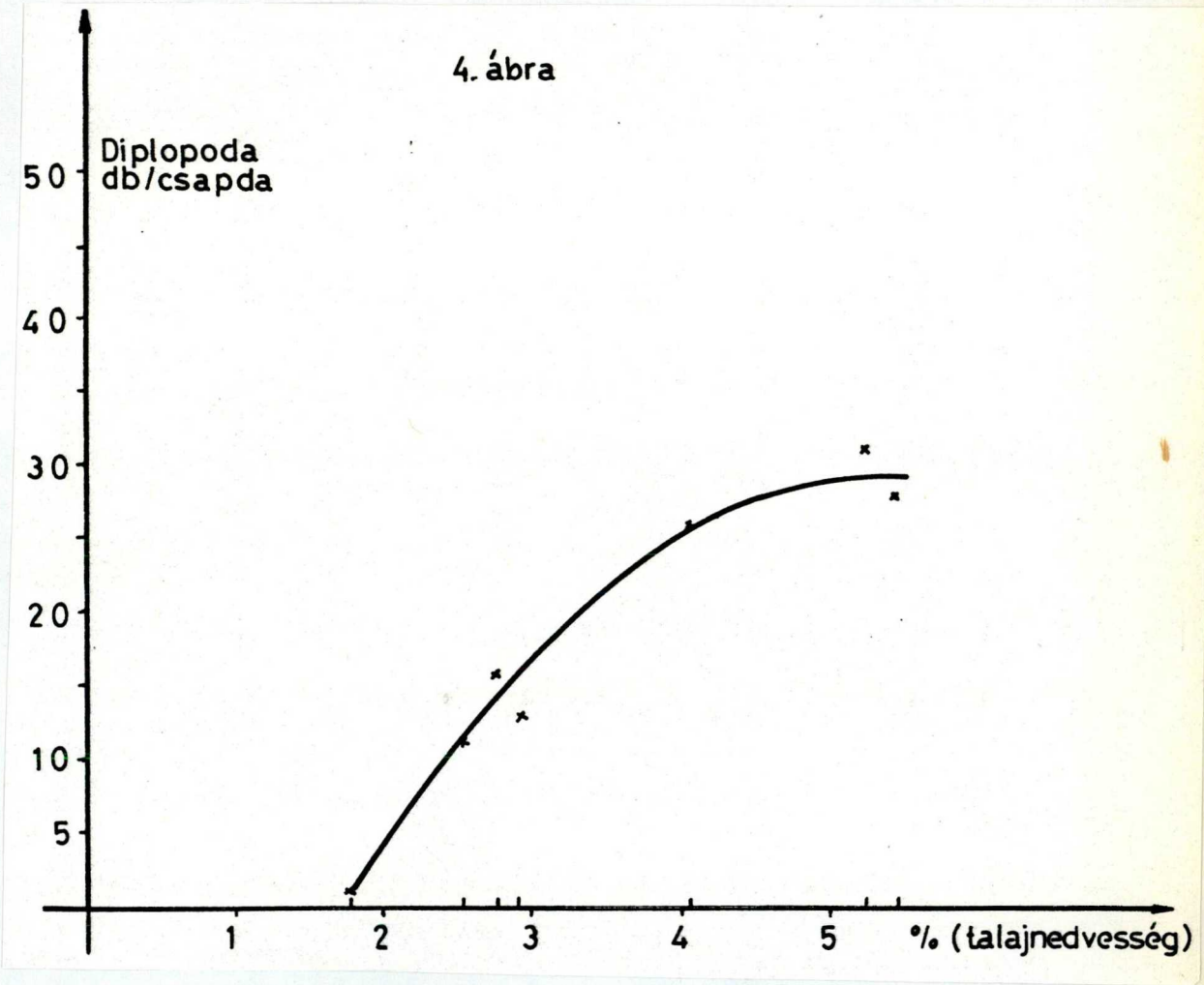
	ápr.	máj.	jun.	juli.	aug.	szept.	okt.
B_1	3,63	3,26	2,83	3,9	2,23	2,8	2,25
B_2	3,21	3,32	3,53	3,9	2,23	2,8	1,46
B_3	5,62	5,19	4,3	3,2	2,o6	2,9	2,26
B_4	6,o5	6,35	6,63	4,2	3,1	3,9	3,2
B_5	13,9	14,82	15,13	18,56	16,46	11,35	12,16
B_6	3,76	4,59	6,26	8,38	2,9	2,75	2,16
B_7	4,2	3,98	3,87	5,28	3,46	3,7	2,85
B_8	2,18	2,54	2,37	4,96	2,4	1,9	1,2
B_9	4,73	4,63	4,76	8,2	2,9	4,7	2,36
B_{1o}	3,77	3,47	2,7	5	1,6	1,5	1,63
B_{11}	6,46	8,96	9,3	9,96	4,26	3,78	2,86
B_{12}	5,17	4,25	3,71	7,81	3,46	2,7	2,96

VIII.táblázat

	ápr.		máj.		juni.		juli.		aug.	
	Iso.	Dip.	I.	D.	I.	D.	I.	D.	I.	D.
B_1	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o
B_2	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o
B_3	o	2	o	o	o	o	o	5	o	o
B_4	o	9	o	3	o	1	o	3	o	2
B_5	1	18	3	3	1	12	1	28	1	16
B_6	1	o	o	o	o	o	o	o	o	o
B_7	1	52	1	13	2	49	18	28	12	24
B_8	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o
B_9	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o
B_{1o}	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o
B_{11}	1	26	12	21	4	14	36	8	34	4
B_{12}	1	1o	o	3	o	o	o	o	o	o
$\sum x_i$	5	117	16	43	7	76	55	72	47	46
$\bar{x}$	o,42	9,75	1,33	3,58	o,58	6,33	4,58	6	3,92	3,83
S^2	2,92	1486	12	43,9	1,5	2o51	124	112	1o1	163
V	6,9	152	9,o6	12,3	2,6	32,4	27	18,7	25,9	42,5
Khi^2	76,4	1676	99,7	134	29,2	357	299	2o6	285	468

lajnedvesség /növényzeti boritottság, holt fitomassza mennyisége, gyepszint relativ páratartalma/ a legmagasabb értékeket éri el.Megállapitható az is, hogy a Diplopodák elterjedtsége szélesebb.Ez kisebb nedvességigényükkel, avagy a kiszáradás ellen való nagyobb védettségükkel magyarázható.

A Diplopodák denzitását a gyüjtőhely talajnedvesség viszonyainak függvényében ábrázolva szaturációs görbét kapunk /4. ábra/.



Ez azt mutatja, hogy a talajnedvesség növekedésével egy ideig nő az előforduló fajok egyedsürüsége, de egy határ után már nem változik jelentősen, azaz a környezeti tényező már nem befolyásolja denzitásukat,Ugyanilyen megállapitásra jutott Gallé /1977/ hangyákat és Farkas /1978/ pókokat vizsgálva.
Egyéb, a területen más célból letett Barber-csapdák anyagából kitünik, hogy a szárazabb nyári időszakban az Isopodák előfordulási valószinüsége is megnő más, alacsonyabb RH-ju helyeken.Ebből arra következtettem, hogy a magas relativ páratartalmat igénylő ászkák menedéket keresve a kiszáradástól, ill. táplálék után kutatva aktivabbakká válnak és távolabbra is elvándorolnak.Ugyancsak védekezési reakcióként aktivitásuk a késő délutáni, kora esti időszakokban a legnagyobb.Ezen feltételezésemet alátámasztják White /1968/ és Paris /1965/ eredményei is. White kimutatta, hogy az Isopodák optimális körülmények között nyugalomban vannak, mig a környezeti tényezők kedvezőtlenné válásával arányosan nő aktivitásuk.Paris P^{32}-es isotóppal jelölt ászkák mozgását tanulmányozta gyepökosziszémában, Kaliforniában.Ő is azt tapasztalta, hogy az állatok aktivitása - mint a diszperziós értékek tükrözték - nyáron nagyobb volt, mint télen.A nyári aktivitást szintén

a táplálék keresésével indokolta.

A diszperziós indexet /V/ és a Khi^2-próbát értékelve kiderül, hogy a fajok eloszlása minden esetben csomós /clumping/, o,1%-os szignifikancia szinten.A csomós eloszlás, az egyedek aggregációja a kedvezőtlen fizikai kényszerfeltételek következménye.

Minél kisebb Khi^2 értéke, az eloszlás annál kevésbé csomós, annál inkább közelit az egyenletes diszperzió irányába eső értékekhez./Pl. Isopoda VI.hó, Diplopoda V. hó./

4. A produktivitás paraméterei a Trachelipus nodulosus /Isopoda/ és a Chromatoiulus unilineatus /Diplopoda/ fajokon

a/ Táplálékfogyasztás /C/

A táplálékfogyasztás meghatározására külön méréseket végeztem juvenilis és adult egyedek esetében. Mivel a vizsgált állatcsoportok, közülük különösen az Isopodák igen érzékenyek a környezet páratartalmára ill. a táplálék nedvességtartalmának változására, nagy gondot kell forditani a megfelelő körülmények biztositására, különösen juvenilis egyedek esetében.Az állatok kiszáradásának megelőzésére a kisérleti modell populációkat 9 cm átmérőjü üvegedényekben tartottam.Az edény aljára méretre vágott szürőpapirt helyeztem, aminek naponkénti ujranedvesitésével biztositható volt a táplálék megfelelő nedvességtartalmának és a levegő páratartalmának biztositása.

Az edényekbe párhuzamosonként loo-loo juv. egyed került, közvetlenül születésük utáni napon./Az egyedek már a laboratóriumban keltek, előzőleg begyüjtött pregnant nőstényektől./

Táplálékul az állatok lelőhelyéről származó fehér nyár avarból begyüjtött leveleket használtam.A le-

veleket kiszáritottam /6o°C, 2 napig/.A beadott táplálék szárazsulyát minden esetben meghatároztam. A száraz leveleket a felhasználás előtt i napig rehidratáltam, majd ugy helyeztem a kisérleti edényekbe.Minden esetben végeztem kontroll méréseket, mikoris ugyanigy kezelt leveleket állatok nélküli edénybe tettem, igy ezek oxidációs sulyveszteségével a fogyasztási adatokat korrigálni tudtam.Mivel a nedves leveleken kb. öt nap után általában penész jelenik meg, célszerü a táplálékul használt leveleket ötnaponként cserélni.Ezt támasztják alá White /1968/ megfigyelései is.Átlag lo naponként feljegyeztem az állatok egyedszámában beállt változást, lemértem élősulyukat, eltávolitottam az összegyült faecest.A kivett táplálékmaradványok ill. az ürülék sulyát száritás után /6o°C, 2 nap/ mértem le. A kisérletek idején a környezeti hőmérséklet 25°C volt.Az elhullott egyedek és a levedlett exuviumok eltávolitására nem volt módom, mivel azt az állatok elfogyasztották, valószinüleg magas mészigényük kielégitésére.

Adult Isopoda és Diplopoda egyedek táplálékfogyasztásának meghatározására 5-5 egyedből álló modell populációkat használtam, az előzőekkel megegyező körülmények között, az edényeket 2o°C-on tartva.Ezen

méréseket 1o-1o napig folytattam, a kisérlet elején és végén lemértem az állatok összbiomasszáját, majd szárazsulyát, a táplálékot ill. táplálékmaradványokat és az FU-t, szárazsulyban meghatározva.
Megjegyzem még, hogy a juvenilis méréseket csak Isopodák esetében folytattam, 3o-18o napig.
A Diplopodák vizsgálatát csak az 1978-as évben kezdtem meg, igy ezekre vonatkozó eredményeim még csak kezdetiek.Az állatok kezelése, megfigyelése is körülményesebbnek tünik az Isopodáéknál.Talán ez magyarázza, hogy az irodalomban is igen ritkán fordulnak elő Diplopodákra vonatkozó produkció-biológiai adatok.Élettartamukra, szaporodási ciklusukra stb. vonatkozóan is csak feltevések vannak.Vizsgálatukat neheziti az a tény is, hogy nagyobb számban történő begyüjtésük nehézkez.
A Chromatoiulus unilineatus Diplopoda fajra vonatkozó eddigi eredményeimet részleges hiányosságuk ellenére is indokoltnak tartom leirni, mivel ezzel is a Diplopodákról eddig megjelent oly kevés adatot bővithetem, kiegészithetem.

Mind az Isopodák, mind a Diplopodák jelentősége avarlebontó, dekomponáló tevékenységükben áll.Tevékenységüket nem is annyira humifikáló, mint a humifikációt elősegitő funkció jellemzi, amint arra a különböző szerzők eddigi vizsgálataikban rámutattak. /Dudich-Loksa Balogh 1952,McBrayer-Reichle 1971, Gere 1956a, 1956b, 1962, Paris-Sikora 1967, White 1968./Táplálékukat ugyanis főként mechanikailag bontják, felaprózzák, igy annak felületét jelentősen megnövelik és a dekomponáló mezofauna számára hozzáférhetőbbé teszik.

Gere /1956/ vizsgálatai szerint az sem mindegy, hogy milyen a táplálékul szolgáló avar minősége: F_1 szintből származó avar esetén az ürüléksulyt /FU/ 94,3%-nak, mig a beépitett anyagmennyiséget /ΔB/ 2,3%-nak találta és 3,4%-nak adódott az elégetett anyagmennyiség /R/.F_x szint esetén ugyanez 14,5%, 3,2%-os beépités és 82%-os ürüléksuly mellett./Átlagosan, különböző Iso- és Diplopoda fajokra./ Hasonló vizsgálataimban a Trachelipus nodulosus faj esetében nem kaptam ilyen magas értékeket: FU=53,21%, ΔB=15,66%, R=32,13%-a az elfogyasztott táplálékmak.Chromatoiulus unilineatus esetén: FU=46,12%, ΔB=36,9% és R=16,95%.Különbség van a juvenilis és adult egyedek táplálékfogyasztása

között is, nemcsak mennyiségi, hanem minőségi viszonylatban is.Mig az adult egyedek a táplálékul szolgáló növényi részt pl. falevelet teljes egészében elfogyaszják, a juvenilek a nehezebben rágható részeket, az erezetet meghagyják.A természetben sürün találtam kvadrátozás közben ilyen "levélcsontvázakat", mellette nagymennyiségü ászka ürülékkel, ami egyértelmüen bizonyitja tevékenységüket.De ugyanezt laborban is többször megfigyeltem.

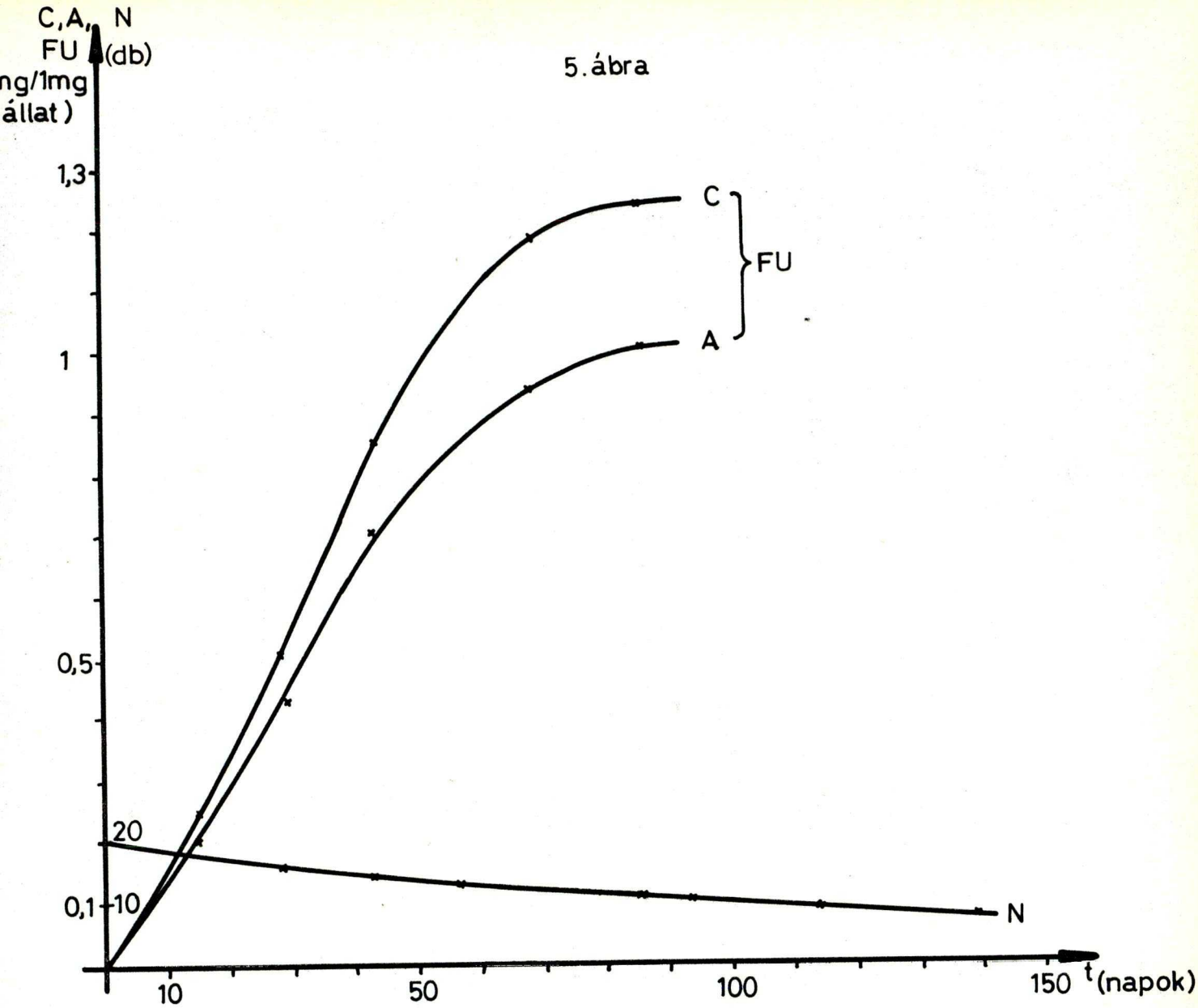
Táplálékfogyasztási méréseimet Isopodáknál mind juvenilis, mind adult egyedek esetében elvégeztem.

Az 5. és 6. számu ábrákon látható a juvenilis modellpopulációk táplálékfogyasztása, FU és A-nak kummulativ értékei, milligram/1 mg állatra, egy napra számitva.A kezdeti időpont az ujszülött, 1 napos egyedeket jelenti.Összehasonlitva az 5. és 6. ábrát, kitünik, hogy különböző kiindulási egyedszám esetén a kiugróan eltérő mortalitási értékek mellett az ugyanazon időtartamra eső C, FU és A mennyiség is eltér./Ugyanigy lényeges különbség adódik a két, egyébként azonos alapterületü edényben lévő, elegendő táplálékkal ellátott modell populációk állatonkénti sulynövekedésére is./

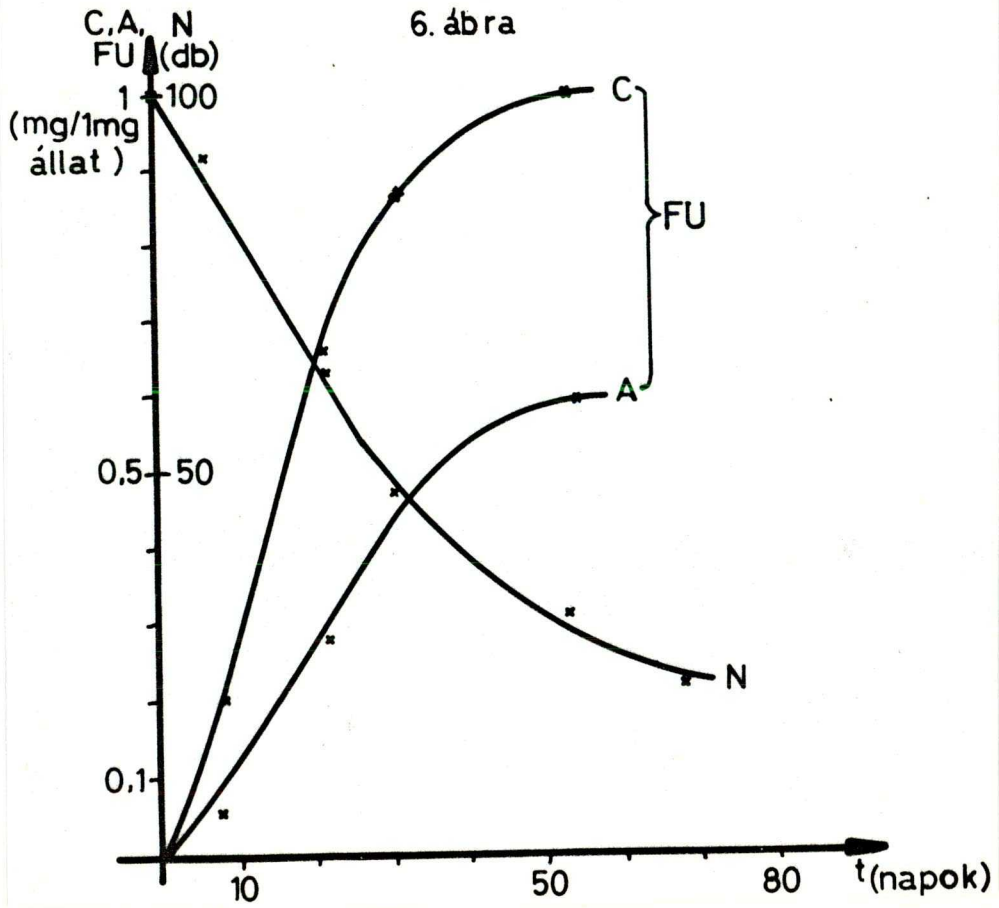
Az ábrákból kitünik, hogy az egységnyi testsulyra eső táplálékfogyasztás az időben lelassul.A fia-

SZEGED

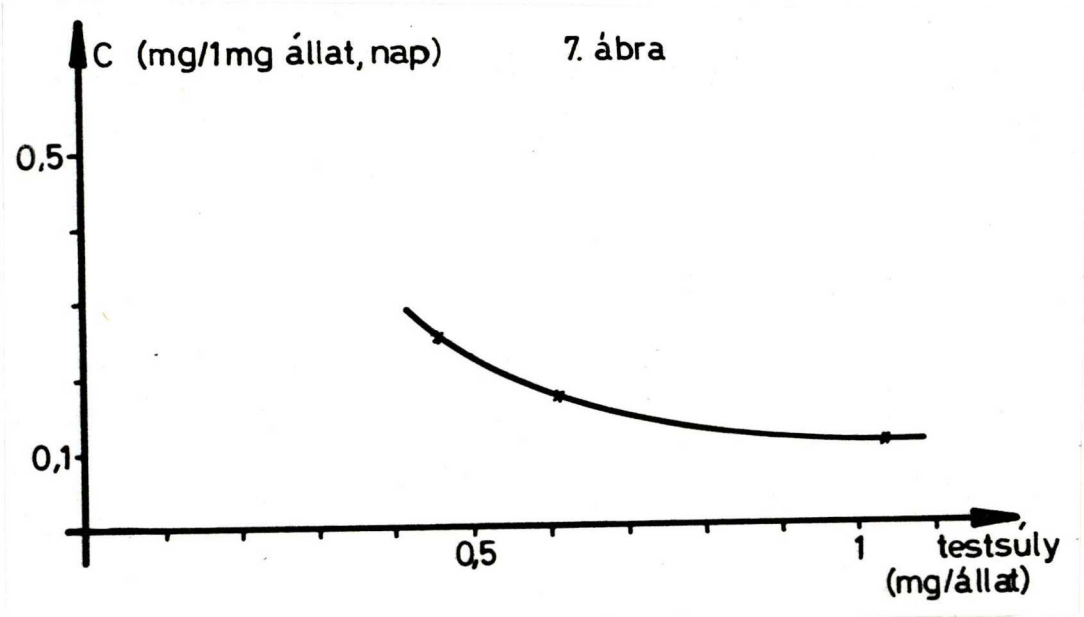
5. ábra


C, A, FU (mg/1mg állat)
N (db)
1,3
1
0,5
0,1
20
10
C
A
FU
N
10
50
100
150
t (napok)

6. ábra


C, A, FU (mg/1mg állat)
N (db)
1
100
0,5
50
0,1
C
A
FU
N
10
50
80
t (napok)

talabbaké relative nagyobb /7. ábra/.



Adult egyedek esetében 5-5 egyed lo napos táplálékfogyasztását mértem.Az ilyen kisérlet tájékoztató adatokat szolgáltat.Természetes körülmények között valószinüleg magasabb a fogyasztás értéke. Méréseim szerint a Trachelipus nodulosus adult egyedeinek napi táplálékfogyasztása /C/ 1,57%-a testsulyuknak /a táplálék szárazsulyban mérve/, mig biomasszájuk napi növekedése / B/ o,25 testsulyszázalék.

Ugyanez adatok Chromatoiulus unilineatus Diplopoda fajra: 1,62% a fogyasztásra és o,6% a testsulynövekedésre. /ΔB mindkét esetben igen magasnak adódott!/ Ugyan ezen adatok megegyezést mutatnak Gere /1956/ adataival, ő is megjegyzi, hogy ezek az értékek a-

lacsonyabbak az irodalomban eddig találhatóknál. /Van der Drift 1949, idézi Gere 1962/ Az eltérést az állatok fogságban tartásával ill. Van der Drift rövid mérési periódusával indokolja.
Diplopodákra McBrayer-Reichle /1971/ közöl adatot: 1±0,4 testsuly%/nap, isotópos méréssel /^{137}Cs/.
A kisérlet időpontjának megválasztása sem közömbös az állatok táplálékfogyasztására, ugyanis anyagcseréjük tavasszal intenzivebb.Saját méréseim az őszi időszakban történtek, amikor az anyagcsere lassu.

b/ Asszimilációs hatásfok / A/C /

Az állatok által asszimilált anyagmennyiség jellemzésére általánosan használatos az asszimilált anyagmennyiséget az elfogyasztott táplálékmennyiséghez viszonyitani.Ezt az asszimilációs hatásfokot / A/C / Isopodáknál különböző szerzők vizsgálták. Az általuk megadott értékek igen különbözőek.Diplopodákra mért adatot csak Gere /1956a,b/ cikkében találtam.A különböző értékekből egyértelmüen kitünik az a tény, hogy laboratóriumi körülmények között az asszimilációs hatásfok rendszerint alacsony, az alább felsorolt adatok alapján 6-53% között marad. Szabadföldi körülmények között az asszimilációs hatásfok értékei sokkal magasabbak, 53-75%, amint az Hubbel, Sikora és Paris /1965/, valamint Reichle

/1967/ isotop technikával készült méréseiből kiderül.

White /1968/ kimutatta, hogy az asszimilációs hatásfok csökken, ha a táplálék áthaladása a bélrendszeren gyors.Természetes körülmények között az állatok az alacsonyabb hőmérsékletü helyeket keresik, ahol lassabb az anyagcseréjük, és igy jóval hatásosabb.

Az A/C arány függ az állatok testméretétől és a táplálékától is.Többek között ez is magyarázhatja a különböző szerzők által kapott igen eltérő eredményeket:

Glomeris sp.	1o,9-22,23%	-	Bocock /1963/
Armadillidium vulgare	29-53%	20°C	Saito /1969/
Oniscus asellus	16,2%	20°C	Hartenstein /1964/
Protracheoniscus politus	16,7%	20"	Gere /1956/
Oniscus asellus	19,2-52,3%	-	Phillipson /1967/
Armadillidium vulgare	64%	20 "	Reichle /1967/
Cylisticus convexus	6o%	20 "	"
A. vulgare laborban	6-13%	23 "	Hubbel, Sikora
szabadban	53-75%	1o "	Paris /1965/
Ligidium hypnorum	5o%	-	Stachursky /1974/

Saját vizsgálataimban a Trachelipus nodulosus asz-

szimilációs hatásfokát 46,78%-nak, mig a Chromatoiulus unilineatus-ét 53,88%-nak találtam, 2o°C-on. Ez igen jó megegyezést mutat Saito és Stachursky megállapitásaival, akik az asszimilációs hatásfokot 5o%-nak becsülik.

c/ Ürülék /FU/

Az összegyült ürüléket mérési periódusonként, a táplálékcserével egybekötve, átlag ötnaponként távolitottam el, majd száritás után mértem a sulyát. Az elfogyasztott táplálék nagy része nem épül be az állatok szervezetébe, hanem ürülék formájában távozik.

Amint az 5. és 6. ábrákból kitünik, a fogyasztás /C/ növekedésével az ürülék /FU/ aránya nő. A fogyasztás arányában kifejezve / FU/C//:

Trachelipus nodulosus juv.	28.-3o. nap:	23-4o%
	53.-86. nap:	67-75%
Trachelipus nodulosus ad.		53%
Chromatoiulus unilineatus ad.		46%

A már idézett Stachursky és Saito szerint a táplálékból abszorbeált energia fele faeces formájában kiválasztódik. Becslésük adult egyedekre érvényes.

d/ Respiráció /R/

A légzés mérése manometrikusan kalibrált Warburg respirométerrel történt.A manométerkamrák térfogata kb. 15 ml /12-17/.Az állatok által kilélegzett CO_2 elnyeletésére 2o%-os KOH-t használtam.Az edényeket állandó hőmérsékleten, vizfürdőben tartottam. Az esetleges hőmérsékletingadozás korrigálására állat nélküli kontroll edényeket alkalmaztam.Minden edénybe 1-1 állatot helyeztem, nedves szürőpapirra. Igy elérhető volt, hogy az állatok nyugalomban maradjanak, és mozgásuk ne befolyásolja az oxigénfogyasztást.Mivel a légzésre a fiziológiai állapot is befolyással van, a mérésekre vedlések közti állapotu, adult egyedeket használtam, amelyeket legalább már egy hétig a laboratóriumban tartottam. Itt kivánom megjegyezni, hogy a szerzők többsége szükségesnek és lényegesnek tartja az egy-egy hőmérséklethez való akklimatizációt, de Newell és munkatársai /1974/ vizsgálataikban kimutatták, hogy az nincs jelentős hatással a respirációs görbe lefutására.

A méréseimhez használt fajok: Trachelipus nodulosus /Isopoda/, Chromatoiulus unilineatus /Diplopoda/ és összehasonlitásként a Porcellio scaber /Isopoda/.

A mérések időtartama 3-4 óra hossza volt, 2o percenként leolvasva a részfogyasztásokat.80 különböző sulyu állattal 5-1o párhuzamost alkalmazva kb. 12o mérést végeztem.A kisérlet előtt illetve után meghatároztam az egyes egyedek élő- ill. szárazsulyát.Eredményeimet 1 óra időtartamra, 1 mg szárazsulyra és O_2 mikroliterre vonatkoztatva adom meg.

Különböző szerzők vizsgálatai szerint a makroarthropodák respirációjának mértéke függ:

a/ a környezeti hőmérséklettől,

b/ az állat méretétől, testsulyától,

c/ fiziológiai és fejlettségi állapotától,

e/ nemétől,

f/ az évszaktól.

/ad a/:Ito 1964 pókokra, Saito 1965 ászkákra; ad b/ és c/: Phillipson 1962, 1963 Phalangiidákra; ad e/:Phillipson 1963, Phillipson és Watson 1965 ászkákra; ad f/: Phillipson 1963, Phillipson és Watson 1965 - idézi Saito 197o./

Ezek közül legalapvetőbb a hőmérsékleti és a testmérettől való függés.Ezen két tényező hatását vizsgáltam kisérleteimben.

A szabadföldi populációk légzésének közvetlen

mérése nem kivitelezhető, de a laboratóriumi adatok közvetlenül nem vihetők át természetes állapotukra. Figyelembe kell venni a napi aktivitást, az aktivitás és légzés viszonyát és a respiráció nemtől, különböző hőmérséklettől való függését /Saito 197o/.

A respiráció forditottan arányos a testsulyjal. E két változó kölcsönhatását hiperbola függvény irja le /8., 9., lo., loa. grafikonek/.
A függvények konstans értékei és lefutásuk természetesen függ a hőmérséklettől is.
A két vizsgált Isopoda faj respirációs görbéjének meredeksége nagyobb, mint a Diplopoda fajé.

Trachelipus nodulosus

$15^{o}C$	$y=2,o223\frac{1}{x} - o,o22$	$r=o,916$	$p<o,o2$	/16/
$2o^{oC}$	$y=6,328\frac{1}{x} + o,o538$	$r=o,929$	$p<o,1$	/17/
$25^{o}C$	$y=29,63\frac{1}{x} + o,12$	$r=o,956$	$p<o,o1$	/18/
$3o^{o}C$	$y=1o,499\frac{1}{x} + o,278$	$r=o,965$	$p<o,o1$	/19/

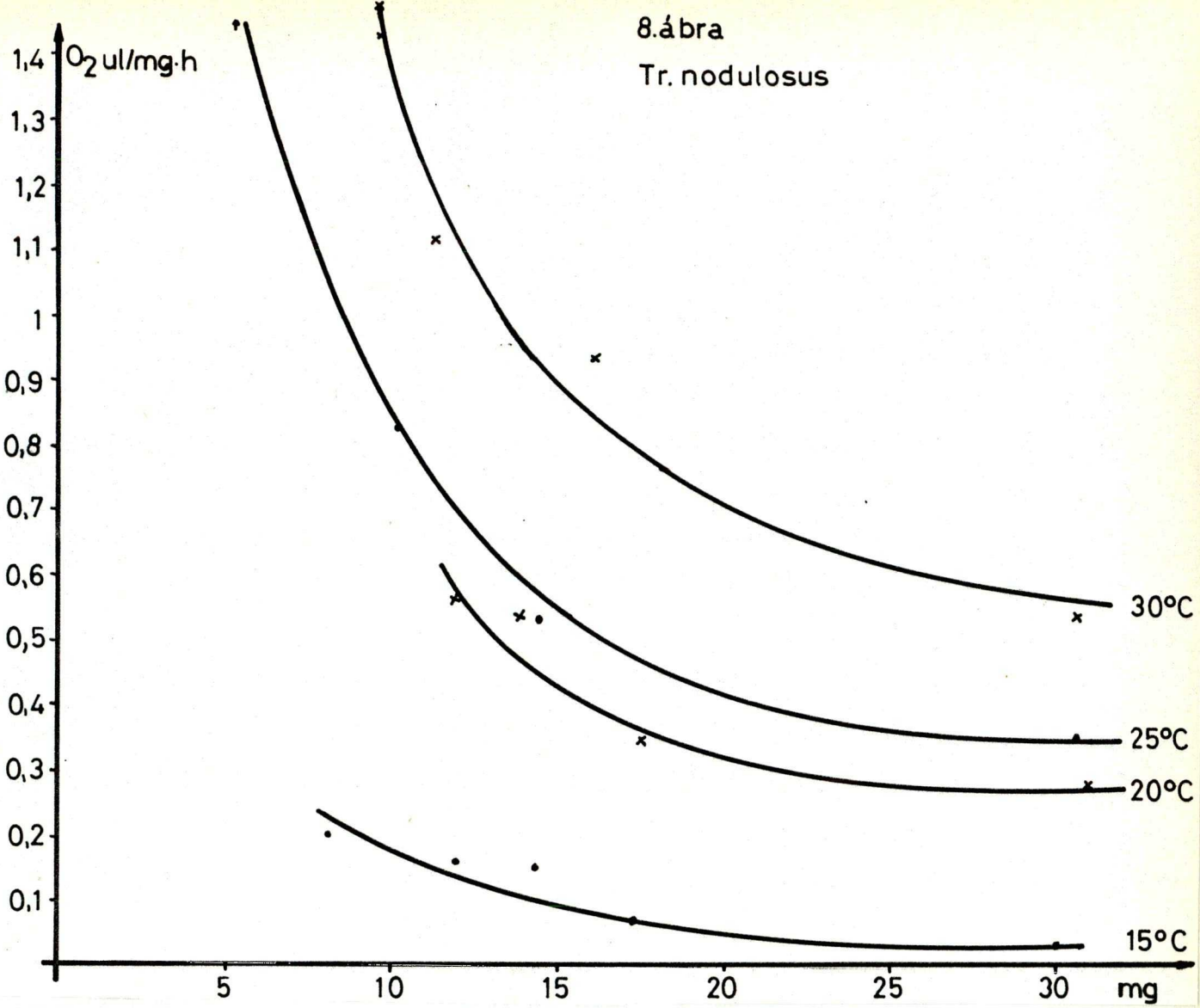
Porcellio scaber

$15^{o}C$	$y=6,o76\frac{1}{x} -o,o99$	$r=o,946$	$p<o,o2$	/2o/
$25^{o}C$	$y=5,314\frac{1}{x} +o,4o3$	$r=o,631$	$p>o,1$	/21/
$3o^{o}C$	$y=16,651\frac{1}{x}+2,6o9$	$r=o,536$	$p>o,1$	/22/

Mint a korrelációs koefficiens /r/ és a szignifikancia /p/ értékeiből kitünik, a két Isopoda faj

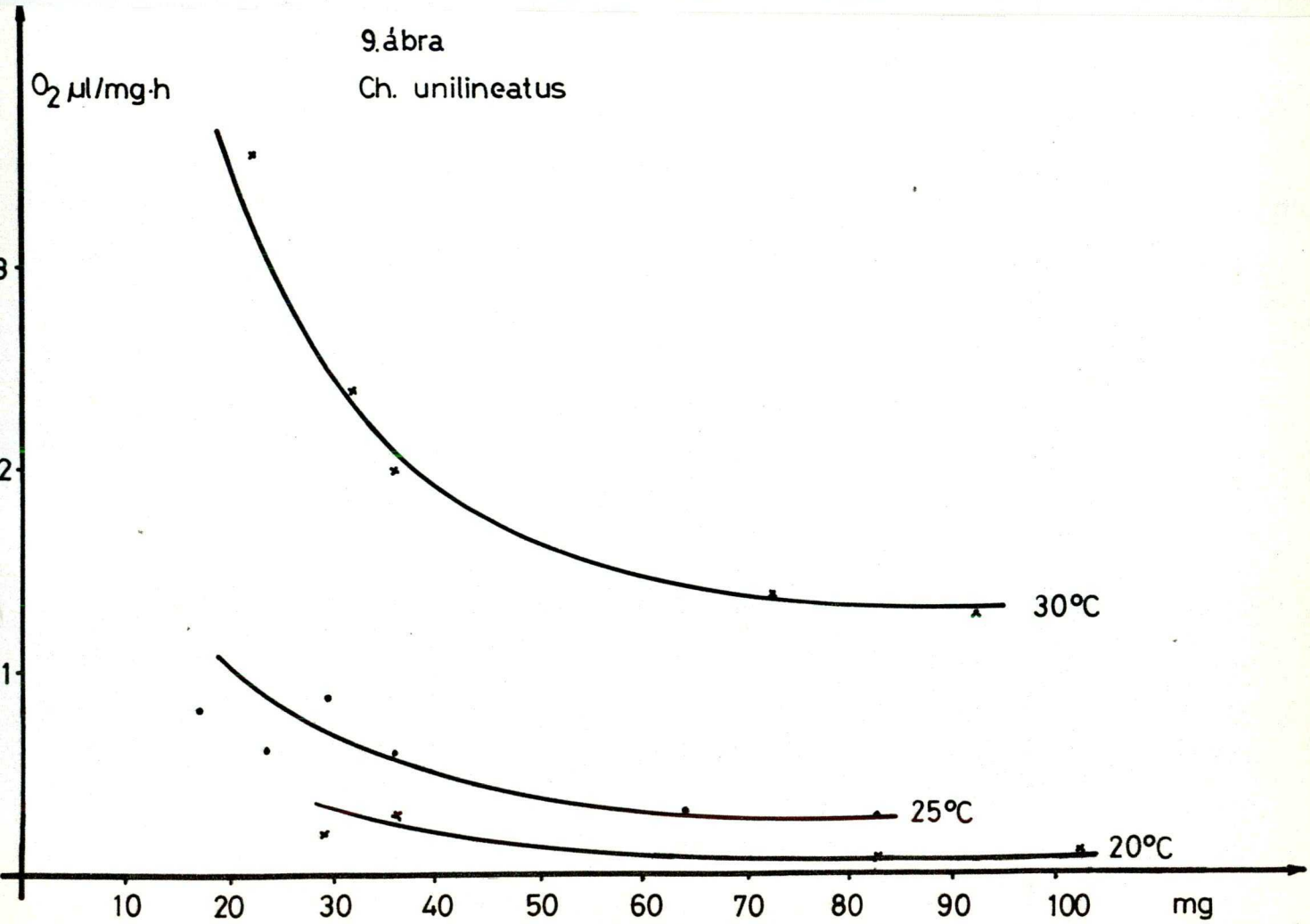
8.ábra

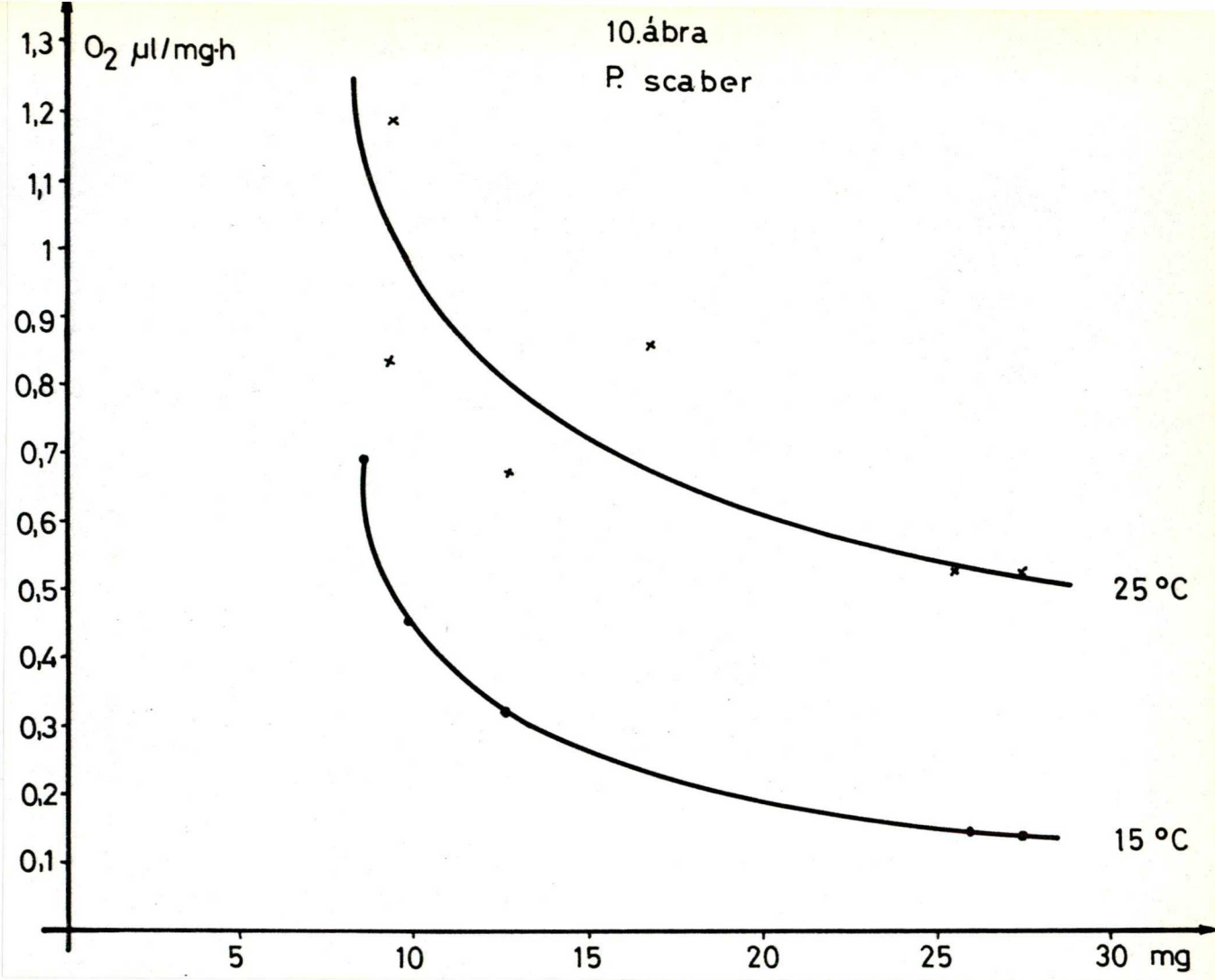
Tr. nodulosus

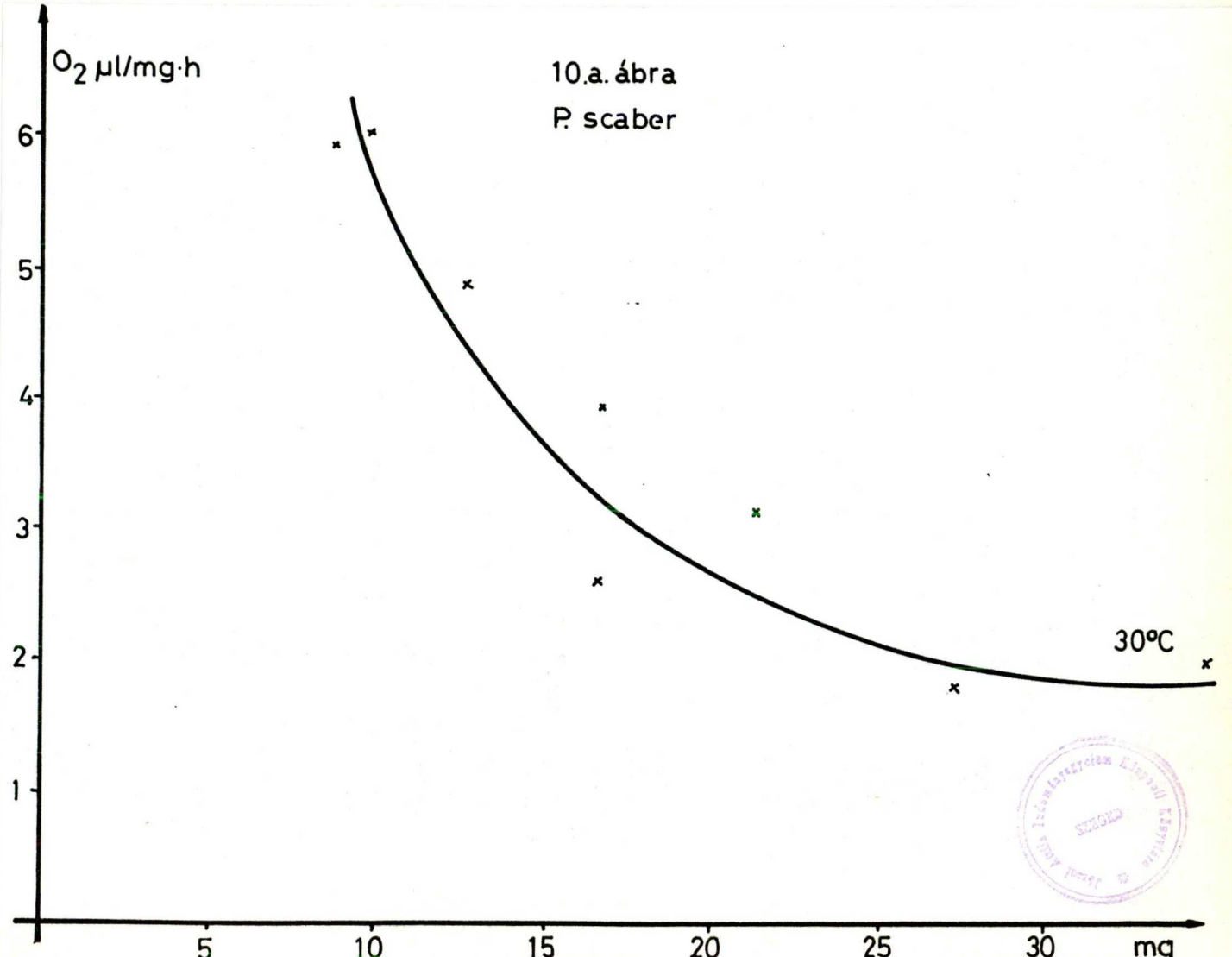


9.ábra

Ch. unilineatus




10.ábra
P. scaber
O_2 µl/mg·h
1,3
1,2
1,1
1
0,9
0,8
0,7
0,6
0,5
0,4
0,3
0,2
0,1
25 °C
15 °C
5
10
15
20
25
30 mg


10.a. ábra
P. scaber
O_2 µl/mg·h
6
5
4
3
2
1
30°C
5
10
15
20
25
30
mg

testsuly - O_2 fogyasztás egyenessé transzformált hiperboláinak illeszkedése a mért adatokhoz szignifikáns, kivéve a 21., 22. számu egyenleteket.
A Chromatoiulus unilineatus regressziós hiperboláinak meredeksége kisebb:

2o°C	$y=o,o216 + o,473\frac{1}{x}$	r=o,856	p<o,1	/23/
25°C	$y=1,254\frac{1}{x} + o,o248$	r=o,781	p<o,1	/24/
3o°C	$y=1,21\frac{1}{x} + o,18$	r=o,441	p=o,1	/25/

A testnagyság és az anyagcsere összefüggését többféle matematikai leirással közelitették különböző szerzők.Közülük legismertebb Bertalanffy /1957, idézi Saito 1967/ poikiloterm állatokra is vonatkoztatott felületi szabálya, valamint Wolvekamp és Waterman /196o, idézi Saito 1967/ formulája.
Bertalanffy feltételezte, hogy az anyagcsere az organizmus tömegének 2/3 hatványával arányos:

$$S = b \cdot g^{2/3},$$

ahol S az anyagcsere /itt respiráció/ értéke,

g a testtömeg,

b konstans.

Wolvekamp és Waterman lényegében hasonló alaku összefüggést javasol:

$$R = a \cdot W^{b},$$

ahol R a respiráció,

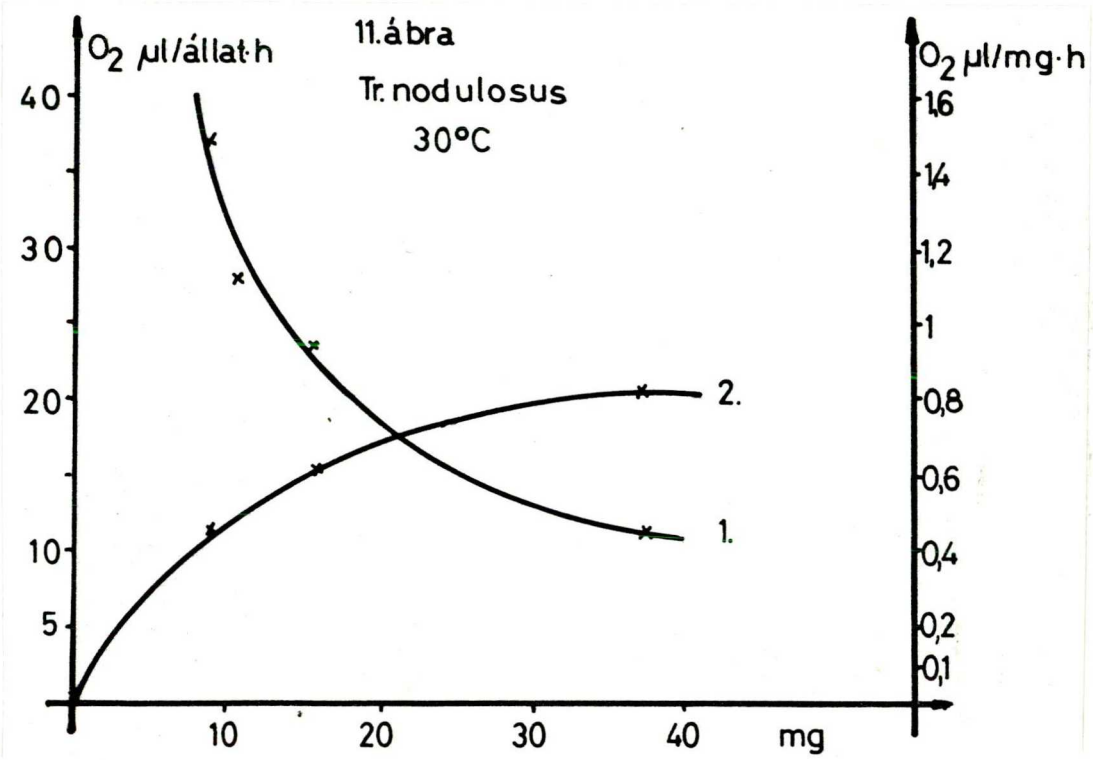
W a testtömeg,

a,b konstansok.

Ez utóbbi is $0<b<1$ esetében, a Bertalanffy-féle egyenlethez hasonlóan, egy szaturációs vagy kvázi-szaturációs lefutásu görbe képlete.

Mivel mindkét eljárás a testtömeggel arányos, egyedenkénti respirációra és nem az egységnyi szárazsuly O_2 fogyasztására vonatkozik, az általuk javasolt telitődési görbe fenti adataimmal közvetlenül nem vethető össze.

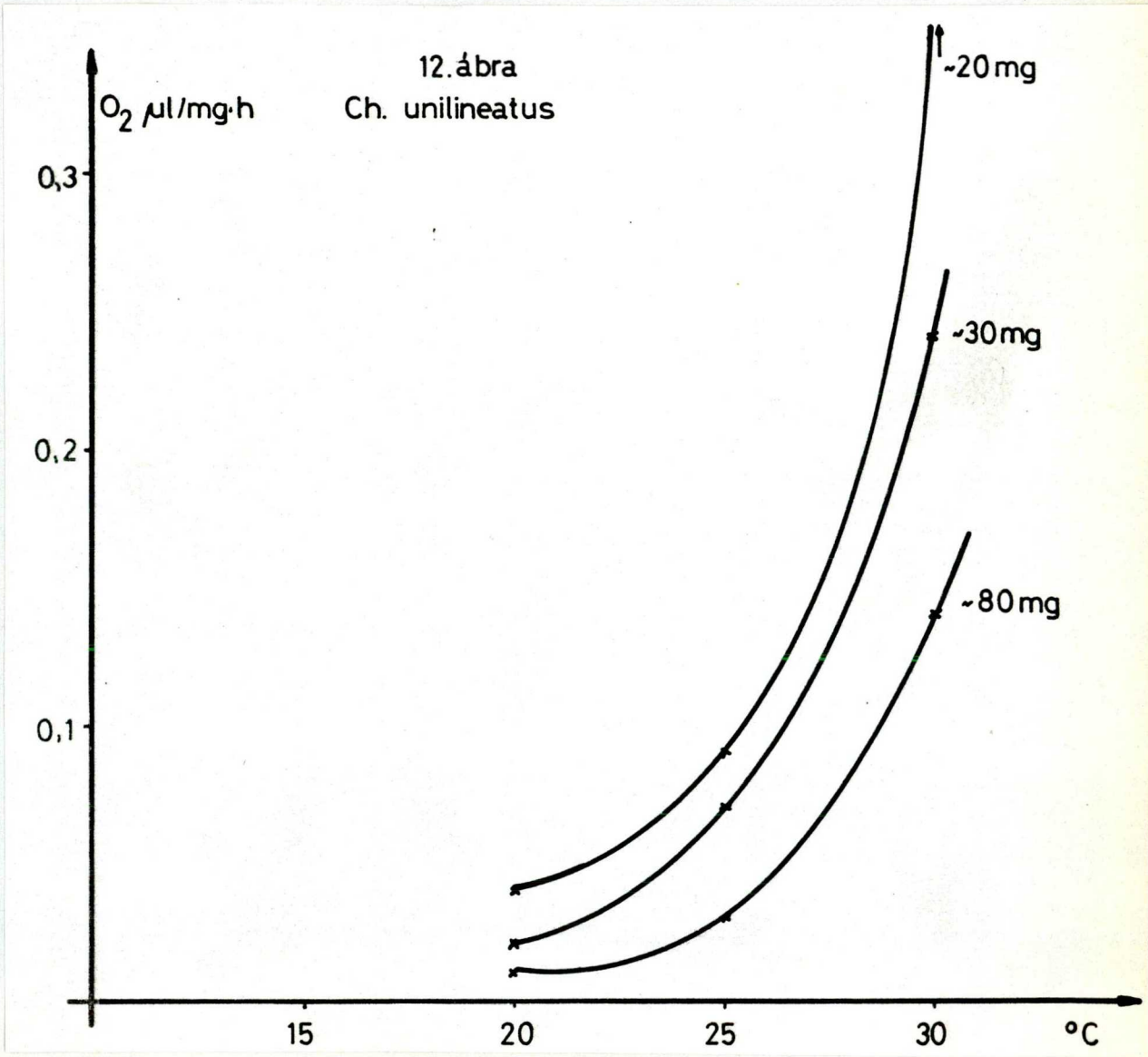
Megfelelő transzformációval azonban, a 11. ábra 2. összefüggése szerint, a testsuly-egyedenkénti O_2 fogyasztás kapcsolatára szintén telitődési görbét kaptam. Ez a jelen esetben is igazolja a fenti két modell érvényességét.

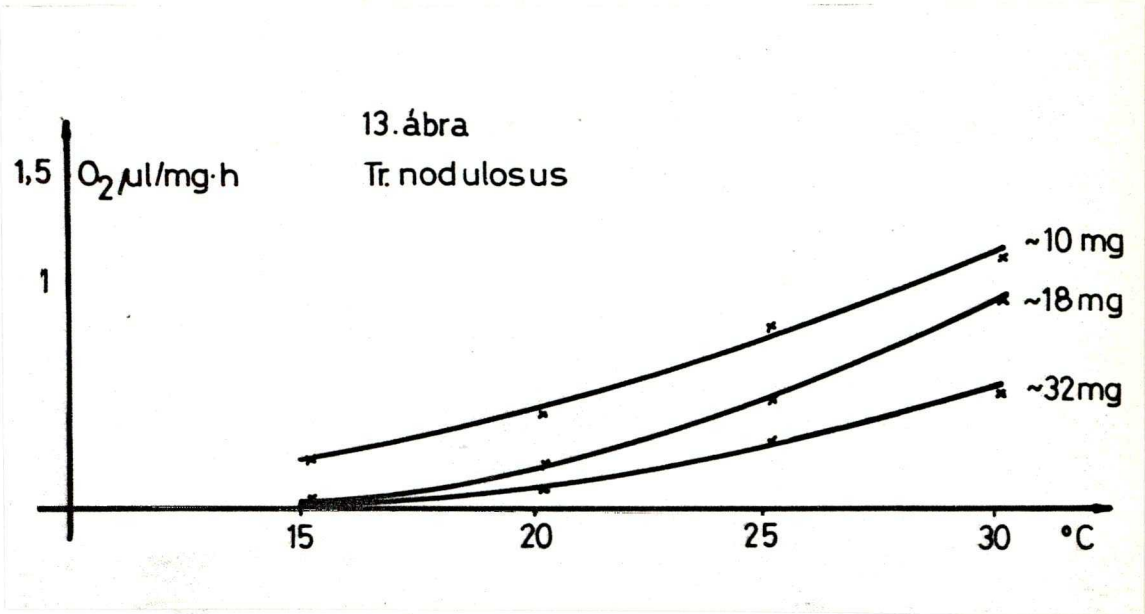


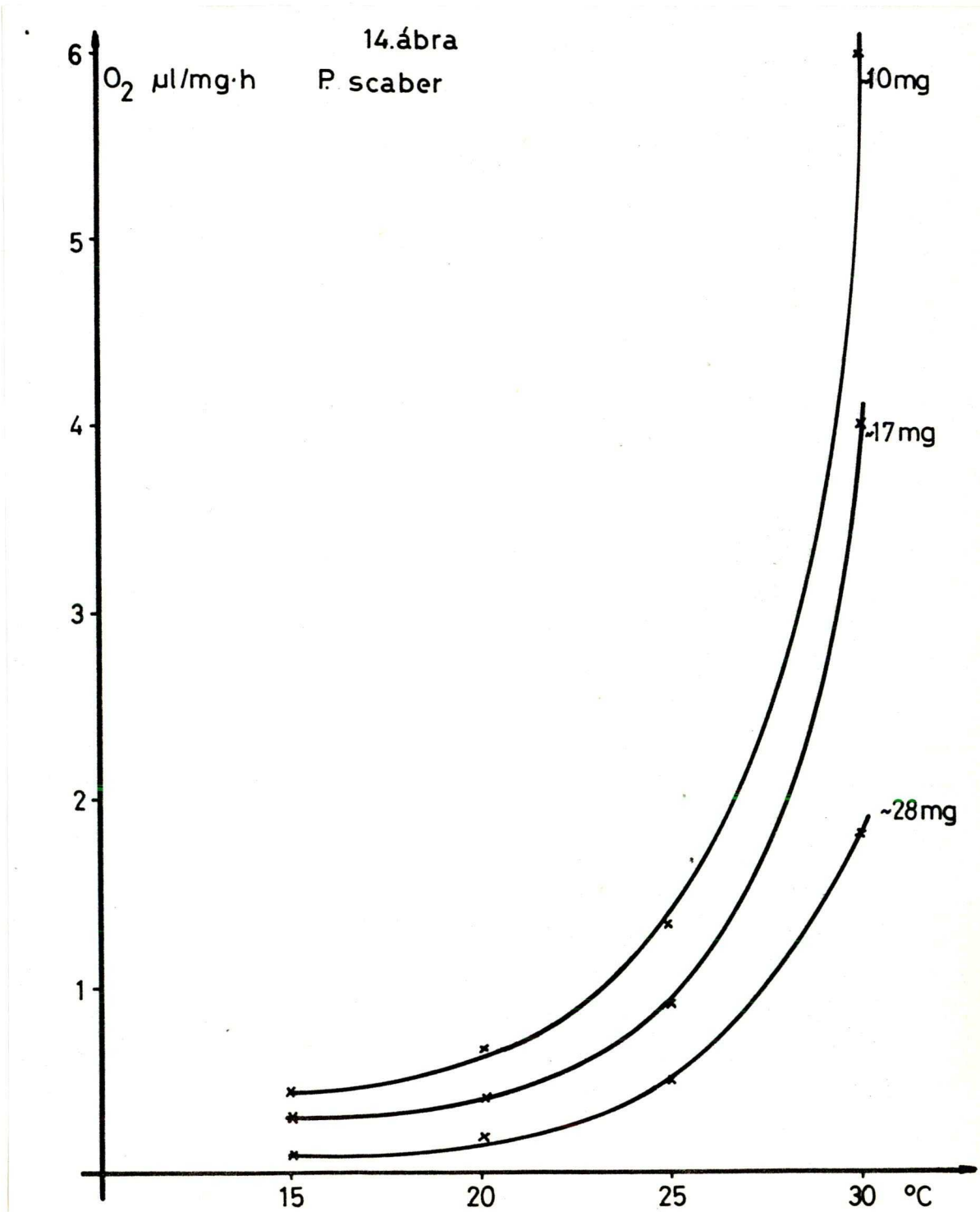
Stachursky /1974/ a Ligidium hypnorum Isopoda faj testnagyság és O_2 fogyasztás kapcsolatát az

$\ln y = -o,96 + o,831 \ln x$ összefüggéssel irta le, amely jellegében teljesen megegyezik saját vizsgálataimmal.

A fogyasztás hőmérséklettől való függésére exponenciális jellegü görbéket kaptam /12., 13., 14. ábra/.Az ábrákon az azonos testsulyu egyedek O_2 fogyasztása a hőmérséklet függvényében látható.




13.ábra
Tr. nodulosus
1,5
O_2 µl/mg·h
1
~10 mg
~18 mg
~32 mg
15
20
25
30
°C


14.ábra
P. scaber
6
O_2 µl/mg·h
5
4
3
2
1
~10mg
~17mg
~28mg
15
20
25
30
°C

Összehasonlítva a P.scaber és a Tr. nodulosus fajok respirációját, kitünik, hogy az utóbbi légzésének intenzitása sokkal kevésbé függ a környezeti hőmérséklettől, respirációs görbéje lényegesen lapúsabb. Ez magyarázható az emlitett fajok eltérő élőhelyével, eltérő környezeti igényeikkel. Mig a P. scaber általában pincékben, üvegházakban, kertekben, ligetekben kövek alatt található, addig a Tr. nodulosus faj napos helyeken, mindig nyilt, füves területeken él.Xerifil faj, kitéve a nagy hőmérsékleti ingadozásoknak és a magas hőmérsékleteknek.
Még kevésbé hat a hőmérséklet emelkedése a Ch. unilineatus Diplopoda fajra, ami szintén ökológiai igényeivel magyarázható.Száraz gyepeken, akácosokban él, az Alföldön általánosan elterjedt.Az előbbi 12-14, ábrákhoz hasonló, exponenciális jellegü összefüggést kapott Jensen és Nielsen /1975/ szintén poikiloterm rovarimágókra /Formicida/.Egyenletük alakja: $\lg y_w = 0{,}0491t - 0{,}9111$.
Feltehető, hogy ezen exponenciális görbék extrém magas hőmérsékleti tartományokban szigmoid, Verhulst tipusu görbébe mennek át, mint arra Gallé /1978/ hangyákon, Csoknya és Halasy /1975/ Palingenia longicauda-n végzett vizsgálataiból következtethe-

tünk.A P. scaber-en extrém hőmérsékleti tartományokban ilyen görbéről ir Newell, Wieser és Pye /1974/.

Különböző hőmérsékleti tartományokhoz adaptálódott fajok számára más és más hőmérséklet jelenthet extremitást.Ezt bizonyitja a P. scaber, légzési intenzitását igen erőteljes mértékben megnöveli már az a 25-3o °C körüli hőmérséklet is, amely a thermophil niche centrumu Tr. nodulosus és Ch. unilineatus számára még alig jelent "fiziológiai ingerküszöböt" az anyagcsere és igy az O_2 fogyasztás lényeges növeléséhez.

Az Isopodák respirációjának hőmérsékleti függésével kapcsolatosan bizonyos ellentmondás tapasztalható Saito különböző közleményeiben.1965-ös cikkében a Ligidium japonicum /Isopoda/ légzésének hőmérséklettől való függését lineáris összefüggésnek vette, feltehetően megfelelő számu hőmérsékleti adat hiányában.Későbbi közleményében /1969/ az Armadillidium vulgare és Ligidium japonicum fajoknál ugyanezt az összefüggést semilogaritmikus transzformálással linearizálta.Mivel regressziós egyenleteket nem tüntet fel, az általa alkalmazott módszer csak az alábbi általános összefüggéssel irható le:

$$\lg y = a+bx, \text{ ahol } b<1.$$

Newell, Wieser és Pye /1974/ tanulmányozták még a Porcellio scaber respirációját befolyásoló tényezőket.Mind kérdésfelvetésük, mind pedig az alkalmazott módszereik fiziológiai jellege miatt kapott eredményeik jelen munkámmal nem vethetők össze.

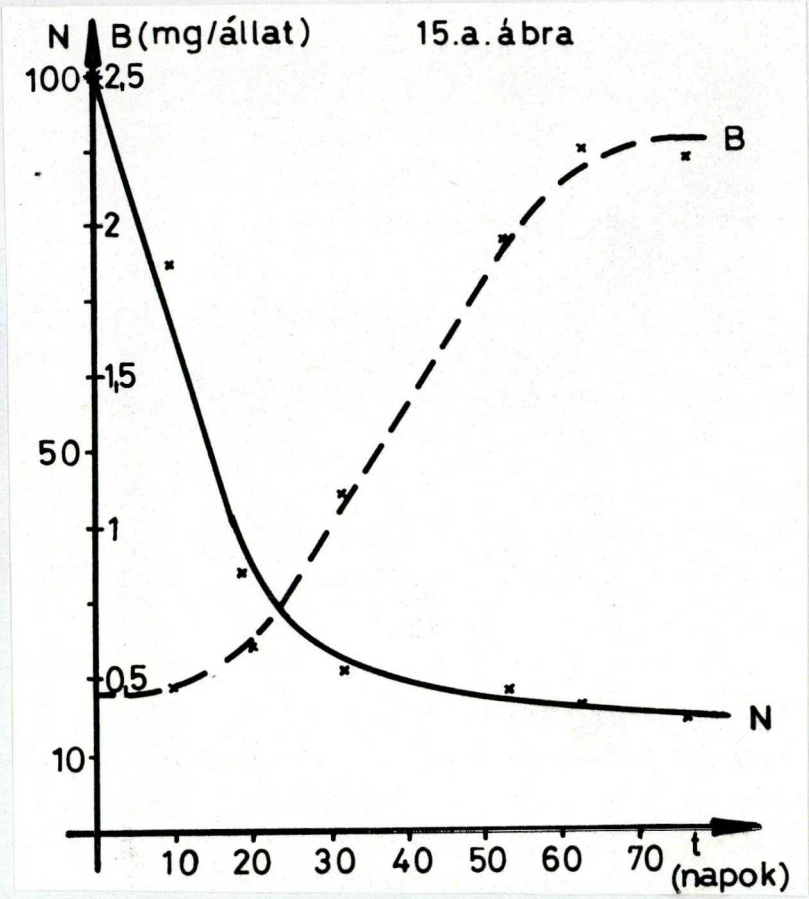
e/ P - ΔB összefüggése

A két paraméter közül a biomassza változása /ΔB/ mérhető, a produkció értékét ebből számithatjuk.

$$P = \Delta B + E$$

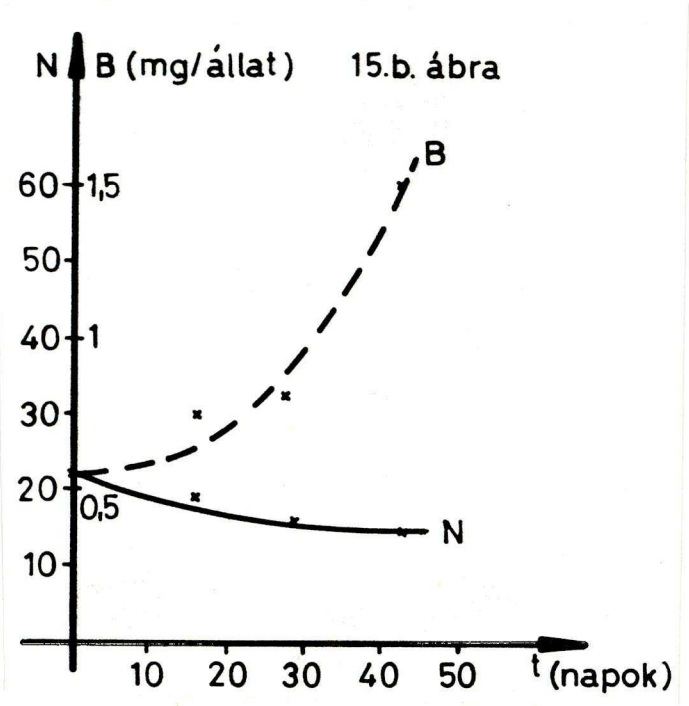
E = az elimináció, azaz az elhullott egyedek sulya. Kisérleteimben E-t mérni nem tudtam, mivel az ászkák mind levetett exuviumaikat, mind elpusztult társaikat megették./Ugyanezt tapasztalta Saito 197o/ Bizonyos foku kannibalizmust is megfigyeltem több alkalommal a juvenilis tenyészeteknél.Azt ugyanis, hogy a sérült illetve vedlő, és igy szinte teljesen magatehetetlen egyedek frissen vedlett, még egészen puha, nedvdus részeit rágni kezdik társaik, mig végül az egész állatot felfalják.
Az elimináció következtében az egyedek száma, főleg a kezdeti időszakban erőteljesen csökken.Ennek időbeni lefutását mutatja a 15. ábra, ami megfelel a Slobodkin /1962/ által megállapitott tulélési

görbék harmadik tipusának.



Érdekes megfigyelés az elimináció alakulása különböző kiindulási egyedszám esetén. Alacsonyabb kezdeti egyedszámnál /azonos alapterületen/ a mortalitás lényegesen kisebb, a nagyobb kiindulási egyedszám görbéjének megfelelő szakaszát irja le /15b. ábra/. Ez arra utal, hogy az egyedszám változását density

dependent jellegü faktorok befolyásolják.



A produkció megnyilvánulási formái /B/:

1/ az egyedek sulygyarapodása,

2/ a szaporodás,

3/ a bevándorolt egyedek által képviselt biomassza /Petrusewicz 1967a, 1967b; Petrusewicz-Macfadyen 197o/.

1/ Az egyedek sulygyarapodása

Az egyedek sulygyarapodását a már emlitett modell populációkon, a juvenilis tenyészetekben tanulmá-

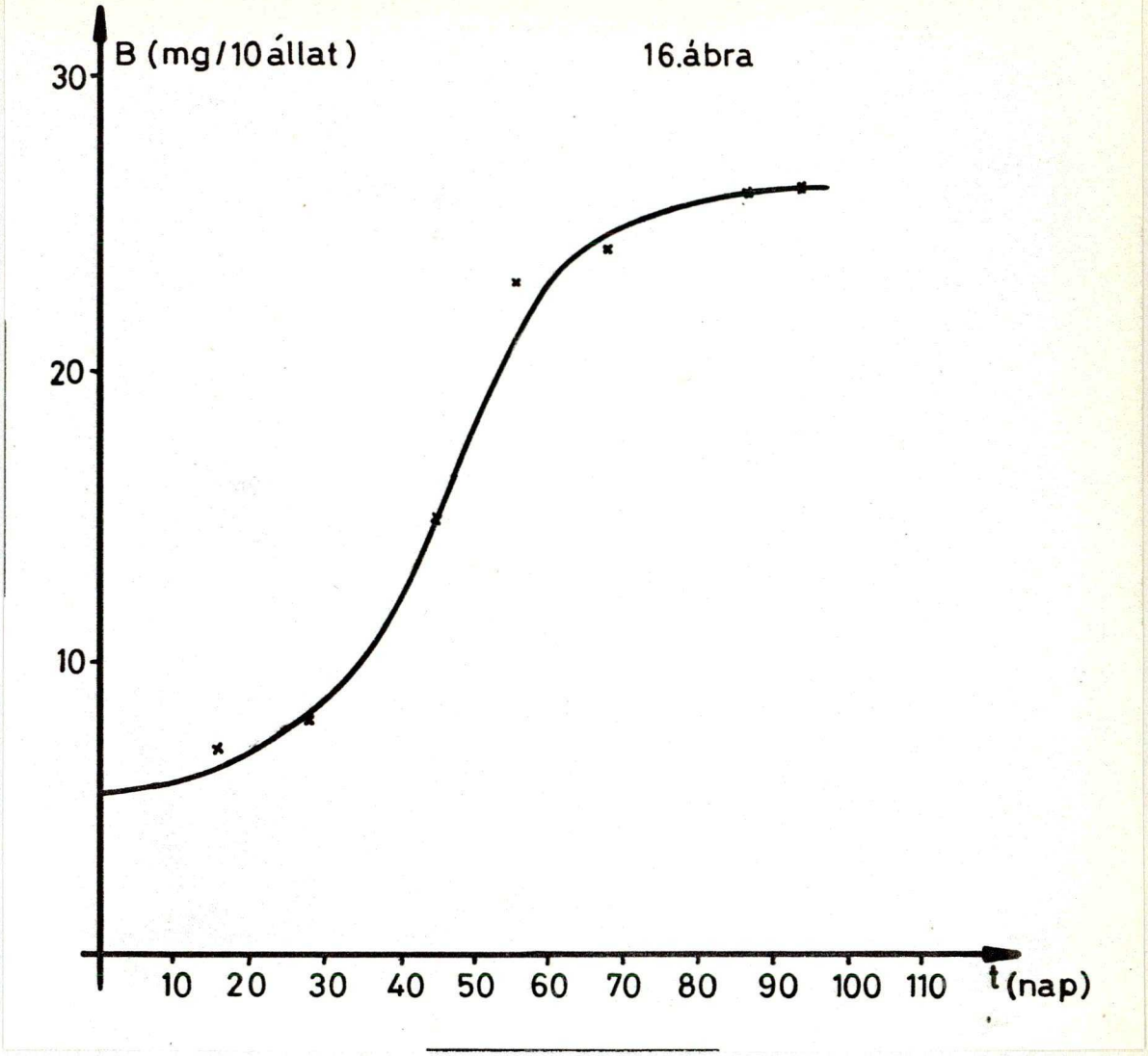
nyozva a biomassza növekedésére a következő jellegü összefüggést kaptam:

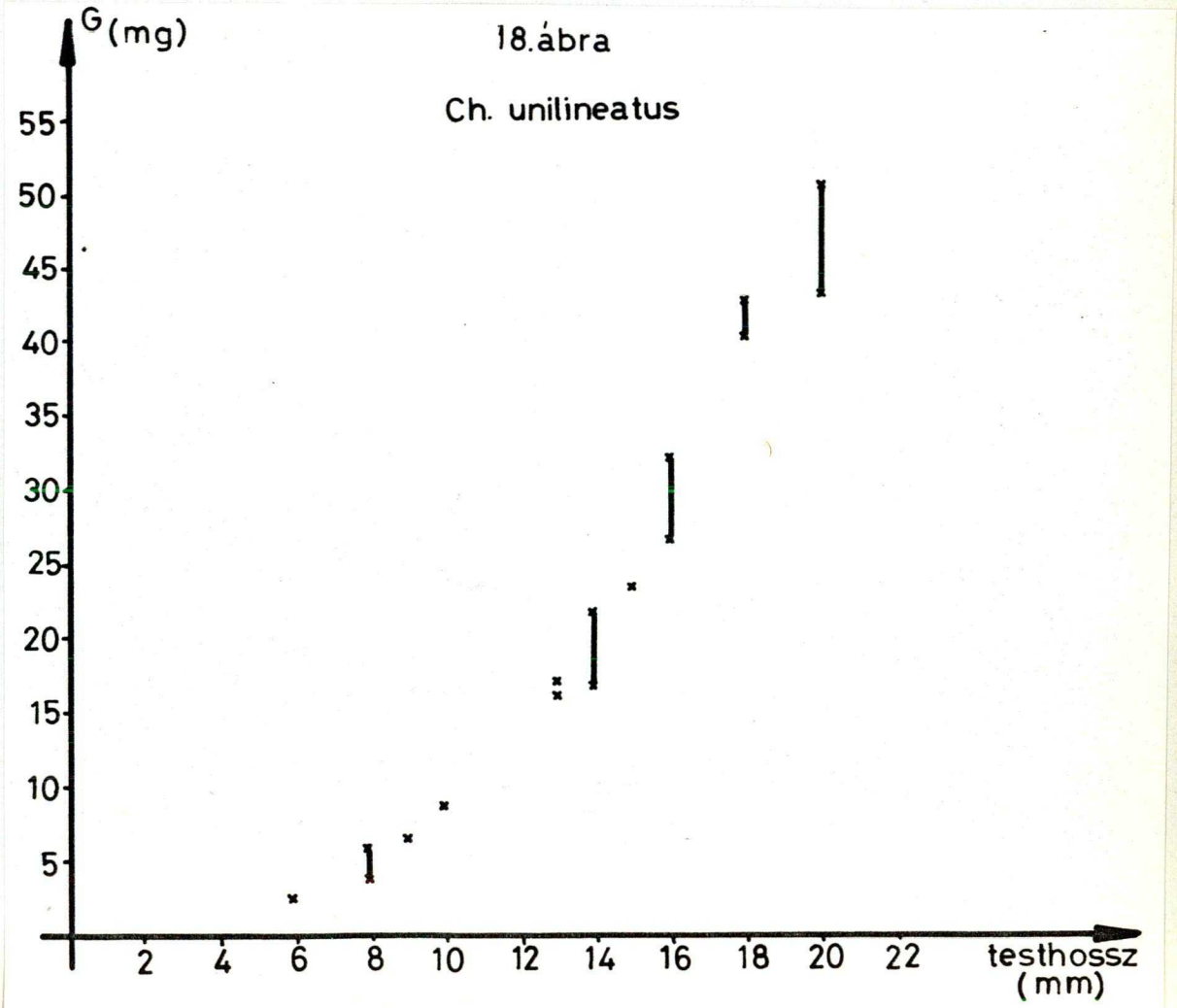
$$y = \frac{K}{1 + e^{a+bx}} .$$

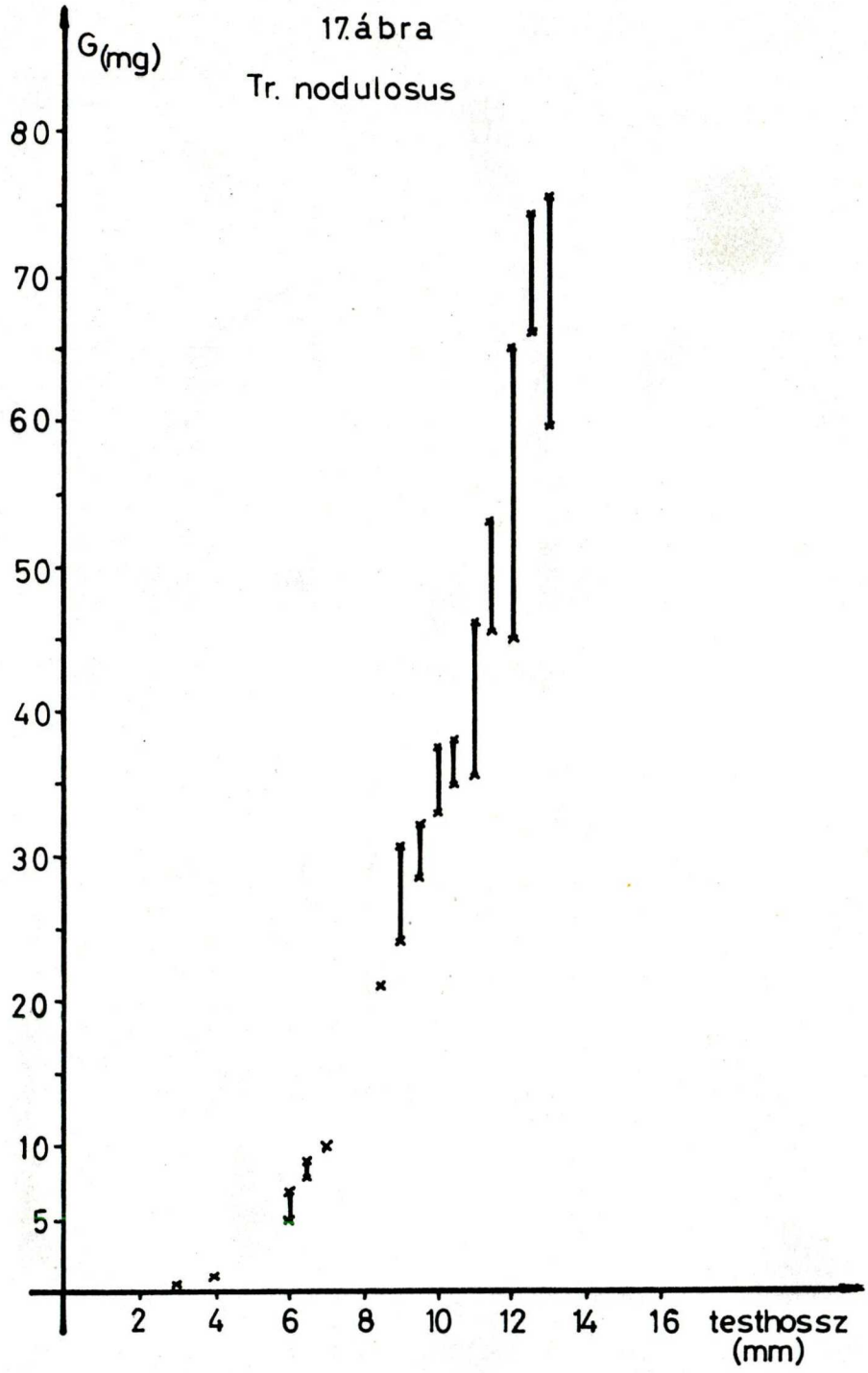
A biomassza növekedése logisztikus lefolyásu, ami megfelel Petrusewicz-Macfadyen /197o/ hipotetikus modelljének.

A produkció jelzője a növekedés is, mivel szoros korreláció van az állatok testmérete és testsulya között. Terepen begyüjtött, különböző méretü adult egyedeken végzett mérések alapján a testhossz-testsuly közti összefüggés jellege mind a Trachelipus nodulosus mind a Chromatoiulus unilineatus esetén:

$$\lg y = \lg a + b \lg x$$ /17., 18. ábra/.


B (mg/10 állat)
16.ábra
30
20
10
10 20 30 40 50 60 70 80 90 100 110
t (nap)

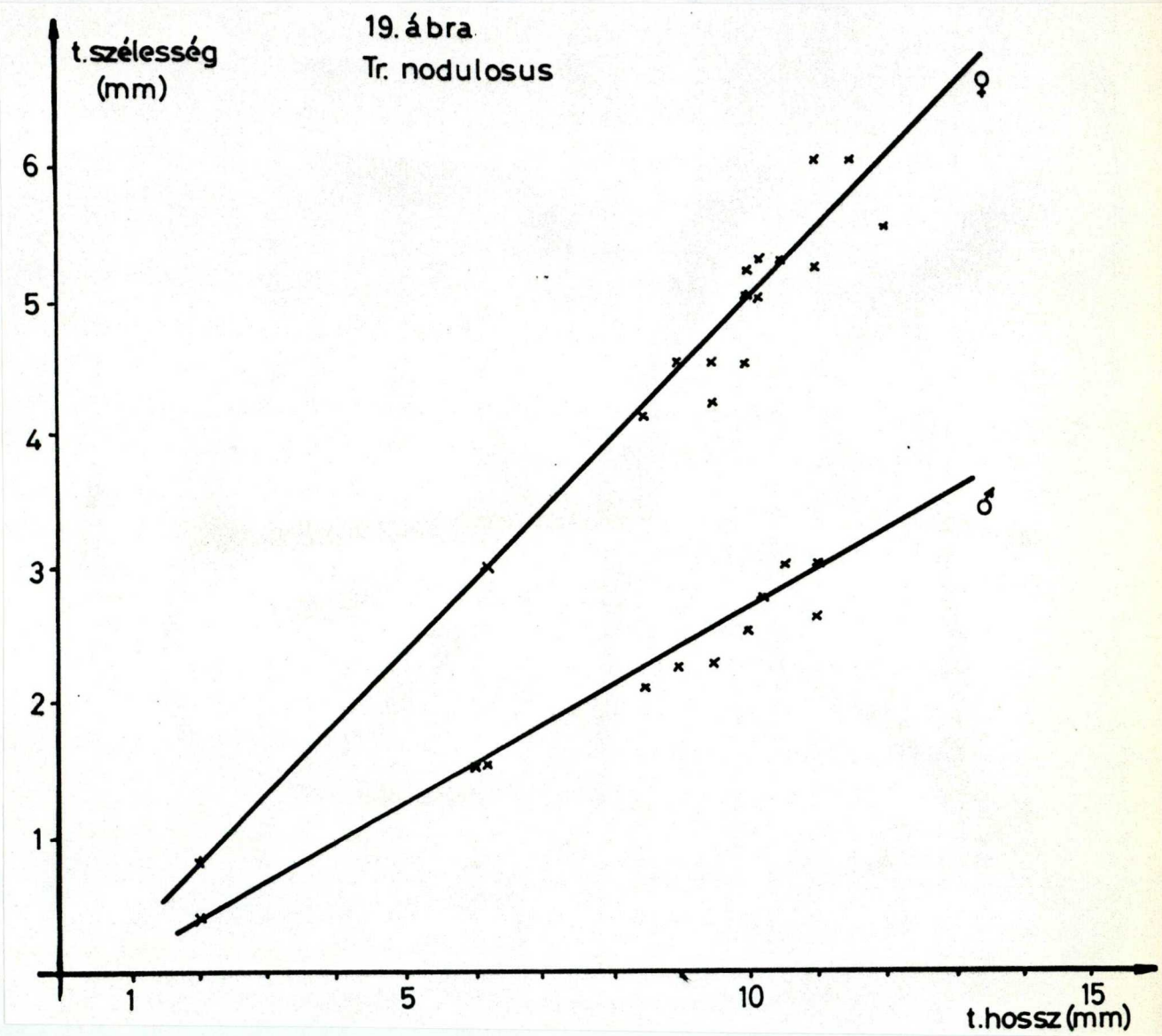

G (mg)
18.ábra
Ch. unilineatus
55
50
45
40
35
30
25
20
15
10
5
2 4 6 8 10 12 14 16 18 20 22
testhossz
(mm)



17.ábra

Tr. nodulosus

A testszélességet a testhossz függvényében vizsgálva, Isopodáknál jelentős különbség adódik a himek és a nőstények között:



József Attila Tudományegyetem Könyvtár SZEGED

2/ Szaporodás

Megfigyeléseim szerint a Tr. nodulosus szaporodási időszaka májustól szeptember elejéig tart és két nagyobb periódusban zajlik le. Az első május-junius időszakban, a második julius-augusztusi csucsal. Az első ujszülöttek junius végén, julius elején jelennek meg, az utolsók szeptember elején találhatók.

A gyüjtéseimből származó pregnant nőstények havonkénti átlagos testmérete:

május	11,7 mm	/ 9-14 mm/
junius	12,1 "	/11-15 "/
julius	9,8 "	/ 9-11 "/
augusztus	11,6 "	/10-12 "/.

A mérési adatokból az látszik valószinünek, hogy ezen faj egyedeinek élettartama maximálisan három év lehet, de a harmadik életévet igen kis hányaduk éri el.

A május-juniusi szaporodási időszakban feltételezésem szerint a 2-3 éves egyedek vesznek részt, mig a második, julius-augusztusi időszakban az 1-2 évesek. Idősebbeknél előfordulhat az is, hogy ugyanazon egyed egy évben kétszer is szaporodik.

Isopodáknál általánosan elfogadott kor szerinti beosztás:

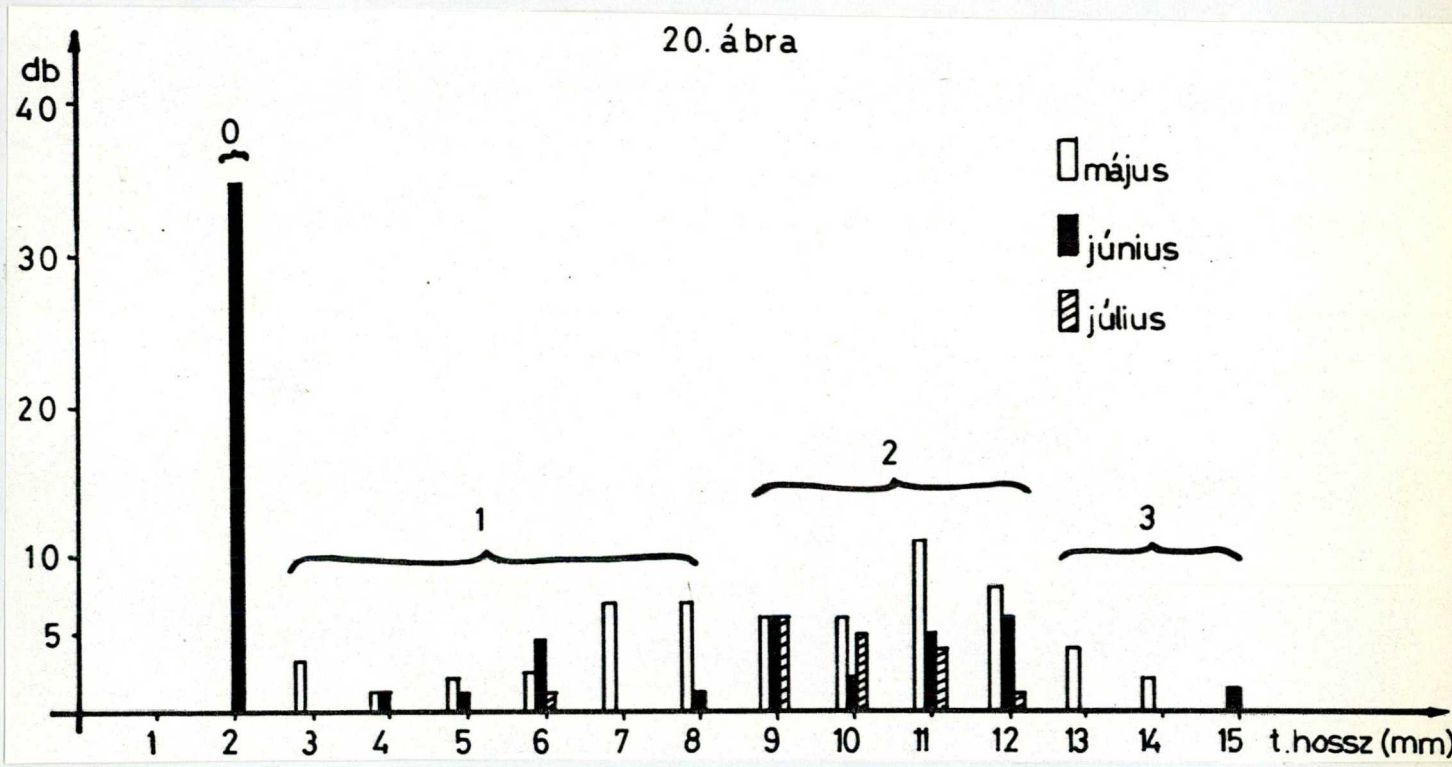
0 - ujszülöttek

1 - egy,

2 - kettő és

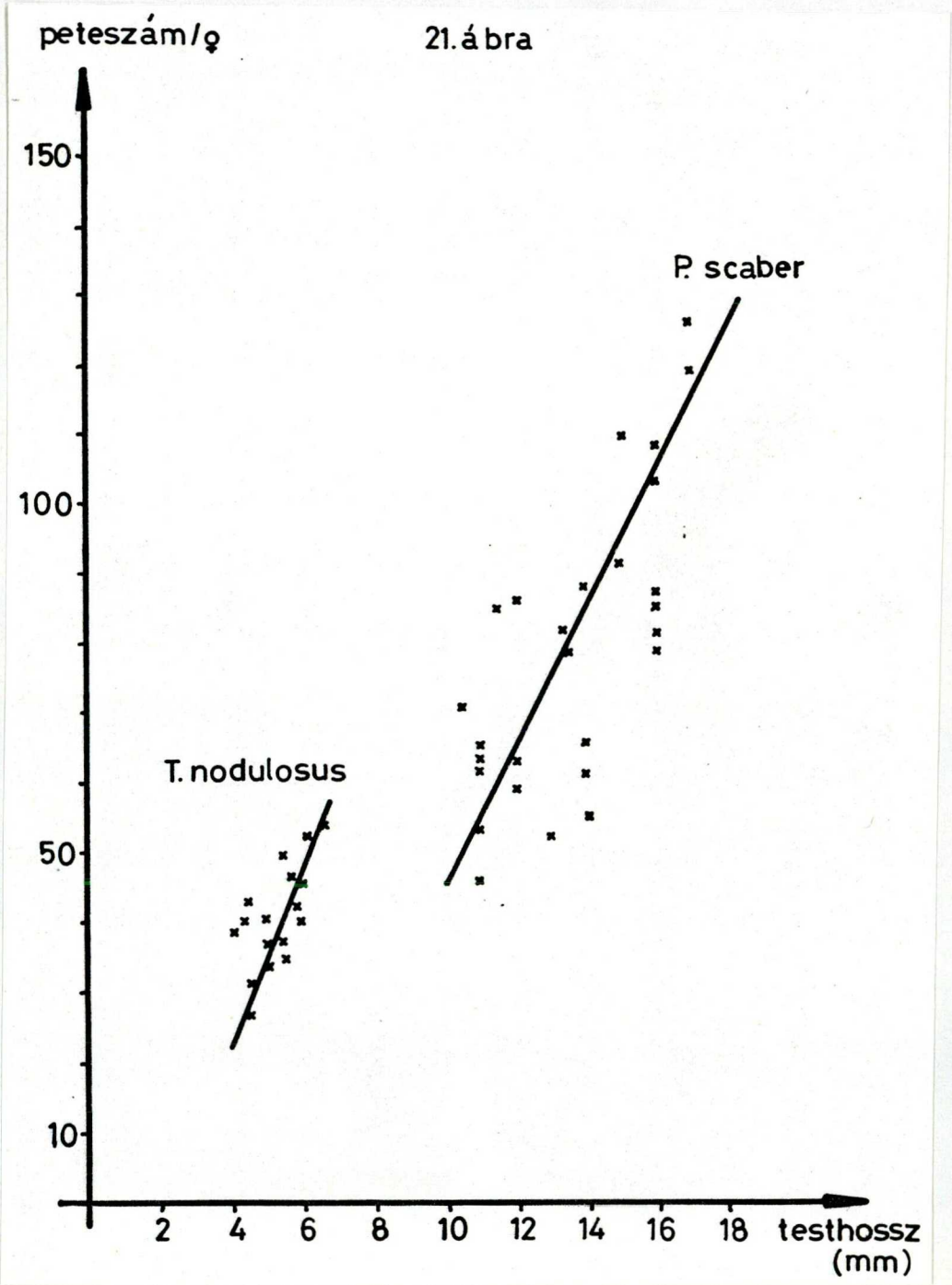
3 - három évesek.

Ezen jelölések alkalmazásával a gyüjtött állatok kor szerinti eloszlásának változása az egyes hónapokban /2o. ábra/:



Látható az ujszülöttek ugrásszerü megjelenése, valamint a 3-as korcsoport havonkénti csökkenése, ill. eltünése.

A születendő utódok száma természetesen függ a nőstényenkénti peteszámtól, ami viszont a nőstények testméretével áll egyenes arányban /21. ábra/.



A 21. ábrán összehasonlításként szerepelnek a Porcellio scaber általam megfigyelt adatai is.

A különböző szerzők igen eltérő - egy-egy fajon belül is - adatokat kaptak a nőstényenkénti peteszámra:

Armadillidium vulgare	29-79	Pierce /19o7/
	13-125	Paris-Pitelka /1962/
	1o-37	Saito /1969/
Ligidium japonicum	12-42	"
Porcellio scaber	6-22	"
	37-126	Hornung /jelen munka/
Orchestia plantensis	5-15	Saito /1969/
Tracheoniscus rathkei	6-29	White /1968/
Trachelipus nodulosus	32-75	Hornung /jelen munka/

Az ujszülöttek átlagos testsulyára vonatkozóan mindössze Gere /1959/ közöl adatot, miszerint a Protracheoniscus amoenus ujszülött sulya o,39 mg, ami 3o-34 nap mulva eléri a o,59 mg-ot.

Saját méréseimből:

a Tr. nodulosus	ujszülött	o,49-o,5 mg,	3o	nap	mulva	o,85mg
P. scaber	"	o,48 mg	33	"	"	1,22 "

A fecunditás /f/ és a sex-arány /s/ alakulása Tr. nodulosus esetén a szaporodási időszakban a következőképpen alakul:

IX. táblázat

Ásotthalom 1975	fecunditás %	sex-arány %
V.8,	o,6	o,5
VI.14.	o,46	o,5
VII.3.	o,32	o,52
VIII.6.	o,23	o,48

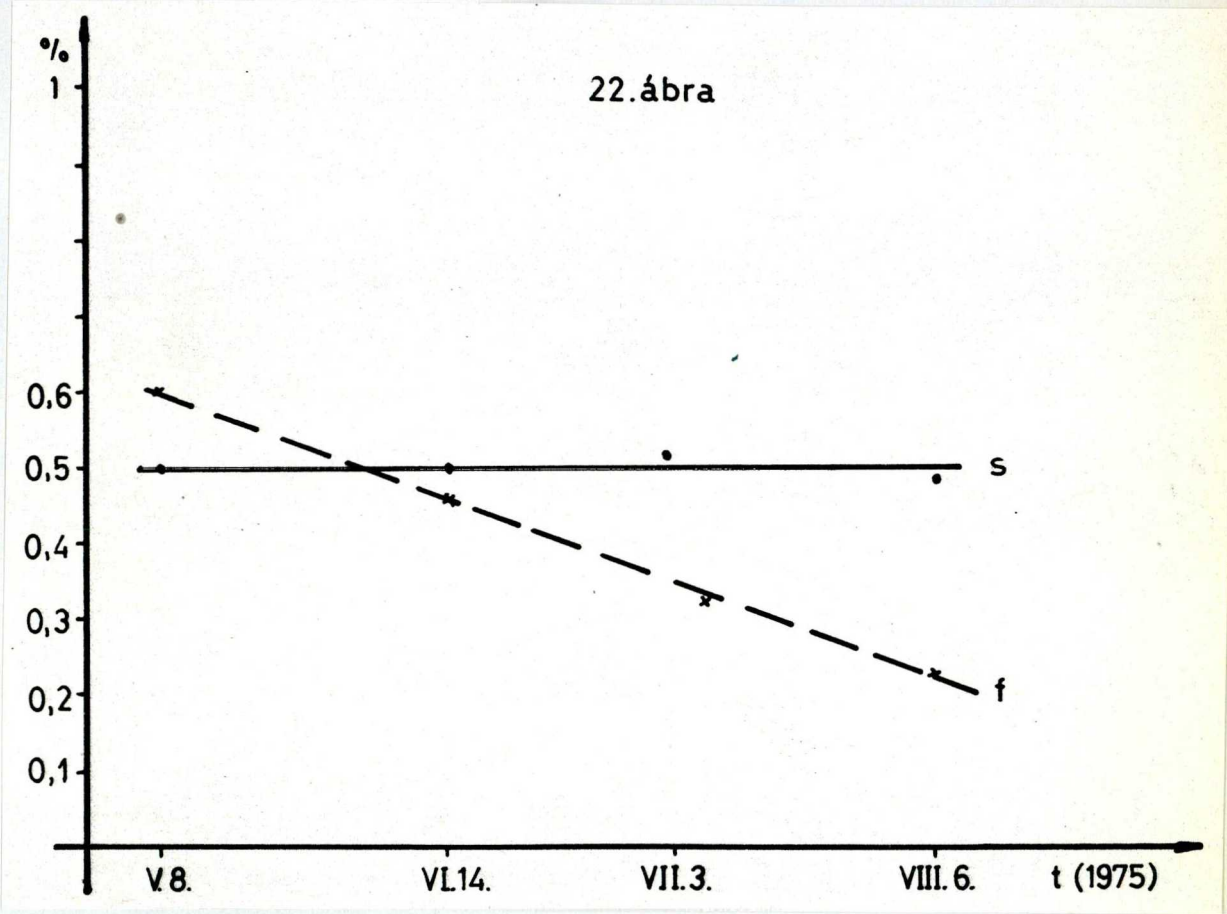
ahol $f=N_p/N_n = \frac{\text{pregnant nőstények száma}}{\text{összes nőstények száma}}$

$s=N_n/N = \frac{\text{nőstények száma}}{\text{összegyedszám}}$

Az adatokból illetve a 22. ábrából egyértelmüen megállapitható, hogy mig a himek és nőstények aránya közel állandó marad, addig a megtermékenyitett nőstények aránya a szaporodási időszakban fokozatosan és egyenletesen csökken.

3/ A bevándorolt egyedek által képviselt biomaszszára megfigyeléseket nem tehettem, mivel kisérleteimet meghatározott egyedszámu modell populációkon végeztem.

Ugyanugy nincsenek adataim a Chromatoiulus unilineatus Diplopoda fajra sem, a már emlitett okok miatt.



f/ Energiamérés

Az állatok testének, táplálékának és faecesének kalóriatartalmát Phillipson-féle microbombás oxigénkaloriméterrel határoztam meg.

A vizsgált anyagokból száritás /6o°C, 2 nap/ és poritás után préseléssel 4-3o mg közötti sulyu tablet-

tákat készitettem.Az ismert sulyu tablettákat 3o atm. O_2 gázban égettem el.Az állatok testének elégetésekor -a magas mésztartalom következtében- relative nagy mennyiségü hamu maradt vissza, aminek sulyával adataimat korrigálni tudtam.
Az elégetésnél keletkezett hőmennyiséget termoelem közvetitésével, Honeywell potenciométeren olvastam le.A kaloriméter kalibrációja benzoesavval történt.
A kapott kalóriaértékek:

állat	hamuval gcal/mg	hamu nélkül gcal/mg	FU gcal/mg	táplálék gcal/mg
Tr. nodulosus	3,19o	4,378	3,666	4,382
Ch. unilineatus	2,6o8	3,756	2,962	4,382

Irodalmi adatok:	hamuval	hamu nélkül	
Armadillidium vulgare	3,12o	5,oo5	Saito /1969/
	2,6o5	-	Reichle /1967/
Porcellio scaber	3,93	6,231	Saito /1969/
Ligidium japonicum	4,8	5,985	"
A. nasutum	3,324	-	Reichle /1967/
Cylisticus convexus	3,355	-	"
Metoponorthus pruinosus	3,79o	-	"
Japonaria laminata armigera	3,36	-	Saito /1965/

A kalorimetriás mérésekhez szükséges száritás során, ismerve az állatok élősulyát, az adatokból megadható az egyes fajok átlagos szárazanyag- ill. hamutartalma:

	sz.anyag tart. élősuly%	hamu tart. sz.suly%
Tr. nodulosus	3o,o1	31,68
Ch. unilineatus	43,53	3o,23

Hasonló jellegü adatokat Gere /1962/ közöl cikkében, ahol az állatok viztartalmát adja meg százalékosan, ebből azonban könnyen kiszámitható a szárazanyagtartalom.Adatai alapján a különböző Iso- és Diplopodák szárazanyagtartalma 31,39 - 35,99 %-nak adódik.
Itt jegyzem meg, hogy Breymeyer és Brzozowska /197o/ az Isopodák szárazanyagtartalmának kiszámitására megad egy képletet:

$$W' = 1,56W - 1,24$$ ahol W - élősuly, W'- szárazsuly.

A képlet ebben a formában már csak azért sem szolgáltathat pontos adatokat, mert a különböző koru állatok szárazanyagtartalma eltérő, azonkivül különbség adódhat egyes fajoknál a himek és nőstények között azok testhossz-testsuly összefüggését tekintve.

g/ A populációk teljes anyag- és energiaforgalma, produktivitási arányuk

Az 5-5 egyedből álló Isopoda és Diplopoda "modell populációk" teljes anyag- és energiaforgalmát összefoglalóan a 23. ábra blokkdiagramjai szemléltetik. Ebből leolvashatók a populációk anyagforgalmi paramétereinek értékei mg-ban, ill. azok energia egyenértékei gcal/mg szárazsulyra vonatkoztatva.

A mért respirometrikus eredmények nem tükrözik pontosan a respirációra /R/ forditott tényleges energiamennyiséget, mert a respirométer edény nem természetes környezete az állatoknak, igy valószinüleg a légzés intenzitása is eltérő.Ezért a teljes populációra vonatkoztatott respiráció értékét a következő számitással határoztam meg:

$$R = A-P = C-/FU+P/.$$

A teljes anyag-, energiaforgalom jellemzői az egyes paramétereknek a fogyasztáshoz viszonyitott aránya, amit a produkciós / P/C /, asszimilációs / A/C / és respirációs / R/C / hatásfok fejez ki. Ezek értékeinek aránya:

Trachelipus nodulosus

$$P/C = o,16 = 16\%$$

$$A/C = o,467 = 46,7\%$$

$$R/C = o,31 = 31\%.$$

Chromatoiulus unilineatus esetén:

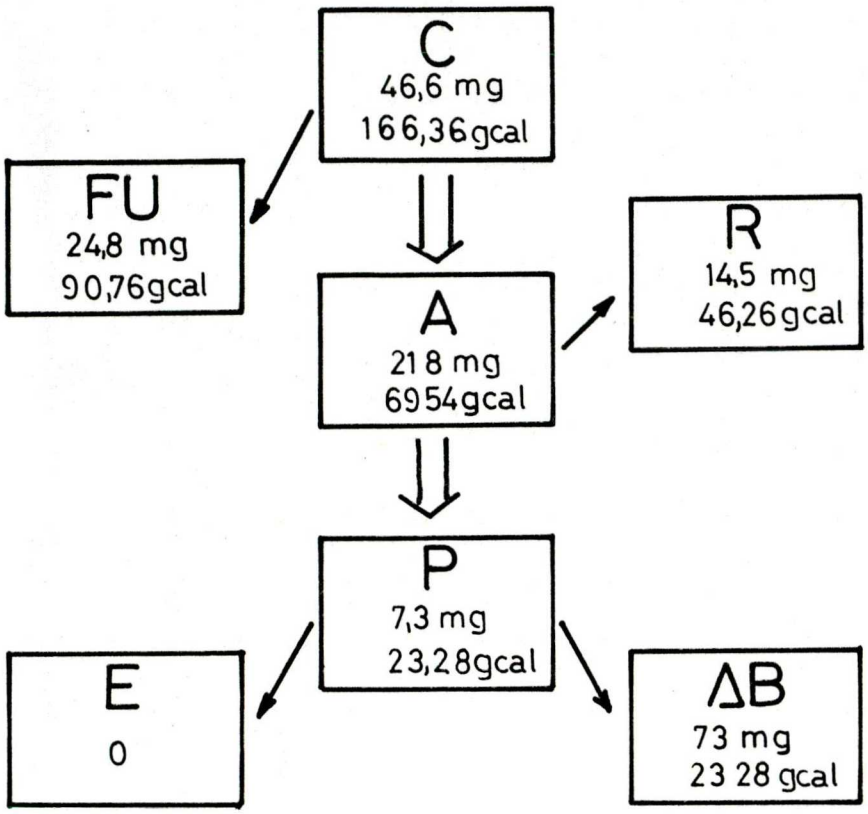
P/C = o,37 = 37%

A/C = o,538= 53,8%

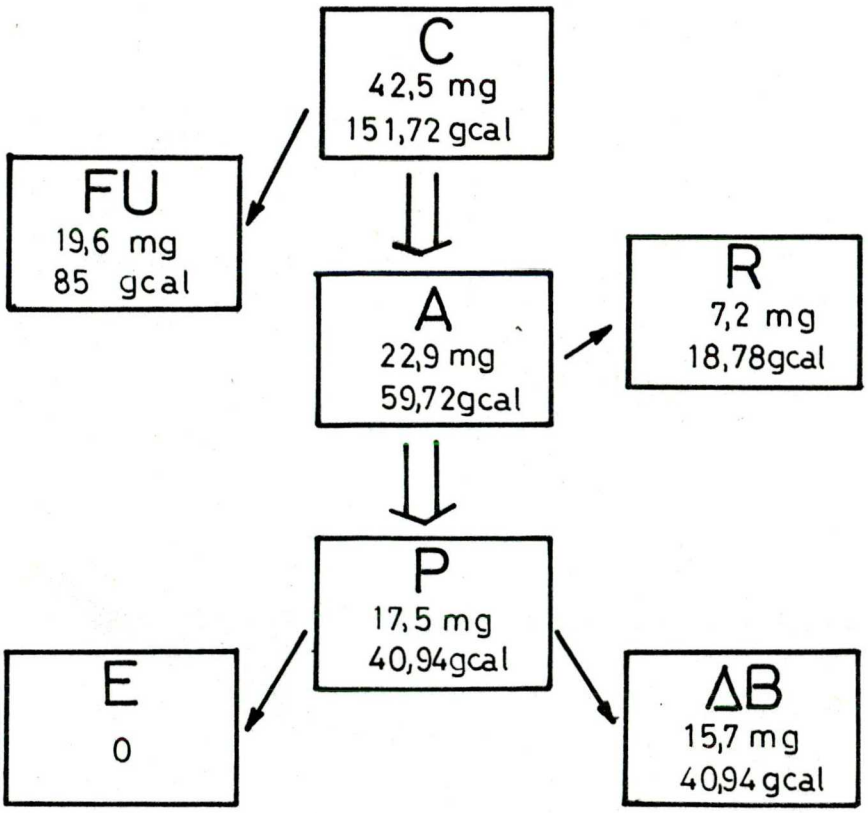
R/C = o,169= 16,9%.

23.ábra

Trachelipus nodulosus



Chromatoiulus unilineatus



IV. Összefoglalás

Vizsgálataimban alföldi gyeptársulások makrodekomponáló Isopoda és Diplopoda populációinak ökológiai analizisét végeztem el.Gyüjtéseimhez a különböző társulásokban 5-ös csoportokban elhelyezett etilénglikolos Barber-csapdákat használtam.Az adatokat összevetve kiderült, hogy a különböző növénytársulásokban hogyan változik a fajok összetétele, illetve hogyan alakulnak azok frekvencia adatai.Ezek felhasználásával részletes niche-analizist végeztem Hutchinson /1957/ valamint Levins /1968/ és Colwell-Futuyma /1971/ módszereinek felhasználásával.Az analizisből kiderült, hogy a vizsgált gyepcönózisokban a konstans-domináns fajok közül a legnagyobb niche-szélességüek /B_i'/ a Chromatoiulus unilineatus /Diplopoda/ és a Trachelipus nodulosus /Isopoda/ fajok.
A talált fajok niche- átfedését /C_{ih}/ értékelve arra a következtetésre jutottam, hogy a Ch. unilineatus és a Tr. nodulosus illetve a Tracheoniscus rathkei és az Armadillidium vulgare fajok fordulnak elő konzekvensen együtt, ezeknek legnagyobb az ökológiai affinitásuk.

Az egyes populációk denzitását különböző fizikai és biológiai kényszerfeltételek reguláljják.Ezek közül legrészletesebben a talaj nedvességtartalma

és a fajok elterjedtsége, abundanciája közti összefüggést elemeztem.Ezen keresztül megközelithető a többi limitáló tényező is, mivel a talaj kötöttsége megszabja annak vizfelvevő, viztartó képességét és szoros korrelációban van a rajta kialakuló növénycönózissal, ami az állatok táplálékát jelentő holt fitomasszát szolgáltatja.
Ezen tényezők analizise azt a megállapitást eredményezte, hogy a legextrémebb környezeti viszonyokat a Ch. unilineatus és Tr. nodulosus fajok képesek elviselni.A kedvezőtlen fizikai kényszerfeltételek /száraz körülmények, magas hőmérséklet, a gyepszint alacsony RH-ja/ következtében diszperziójuk csomós /clumping/ eloszlást tükröz.A külső tényezők kedvezőtlenné válása aktivitásuk növekedését okozza. Aktivitásuk maximuma a magasabb páratartalmat jelentő esti órákra tevődik.

A makrodekomponáló izeltlábuak produktivitási paramétereit két fajon /Tr. nodulosus, Ch. unilineatus/, főleg laboratóriumi mérésekkel, "modell populációkon" vizsgáltam.Méréseim szerint a Tr. nodulosus adult egyedeinek napi táplálékfogyasztása /C/ 1,57%-a testsulyuknak, biomasszájuk /ΔB/ napi növekedése o,25%.Ugyanaz Ch. unilineatusra:C/nap 1,62 ill. ΔB/nap o,26 testsulyszázalék.Természetesen

szabadföldi körülmények között ezen paraméterek értéke valószinüleg változik.
Az állatok ürülékének mennyisége mindkét esetben az elfogyasztott táplálék kb. 5o%-a.
A fajok respirációját /R/ azaz az elégetett anyagmennyiséget szintén laboratóriumban, Warburg respirométerrel határoztam meg.Vizsgáltam annak a környezeti hőmérséklettől, ill. az állatok testnagyságától való függését.Az adatokból kitünik, hogy a fajok ökológiai igényeivel összhangban, a Ch. unilineatus faj légzésére hat legkevésbé a hőmérséklet emelkedése.A Tr. nodulosus légzése ugyancsak a magasabb hőmérsékletü környezeti viszonyokhoz adaptálódott, mig a légzési vizsgálatokhoz összehasonlitásként használt Porcellio scaber respirációja a legerősebben változik a hőmérséklettel.A testsuly-egyedenkénti O_2 fogyasztás kapcsolatára -megfelelő transzformálás után- az irodalmi adatokkal egyező, un. szaturációs görbét kaptam.
A produkció összetevői közül a biomassza növekedése az életkor függvényében logisztikus lefutásu, ami megfelel Petrusewicz-Macfadyen /197o/ hipotetikus modelljének.

Phillipson-féle mikrobombás oxigénkaloriméterrel határoztam meg az állatok testének, táplálékának és

faecesének kalóriatartalmát.Az értékek összhangban vannak az irodalomban talált más fajokra vonatkozó adatokkal.

V. Irodalomjegyzék

1.Allen, K.R. /1971/:Relation between production and biomass.-J.Fisch. Res. BD. Canada, 28, 1573-1581.

2.Ballenegger, R. /1953/:Talajvizsgálati módszerkönyv.-Mezőgazdasági kiadó, Budapest.

3.Balogh, J. /1953/: A zoocönológia alapjai.-Akadémia kiadó, Budapest.

4.Balogh, J.;Loksa I. /1948/:Arthropod cenosis of the litter stratum of an oak forest.- Arch. Biol. Hung. II. 18. 264-279.

5.Csoknya, M.;Halasy, K. /1975/: Experiments for determining the oxigen consumption of nymphs of Palingenia longicauda /Ephemeroptera/.-Tiscia /Szeged/, 10, 51-54.

6.Colwell, R.K.;Futuyma, D.J. /1971/: On the measurement of niche breadth and overlap.-Ecology, 52, 567-576.

7.Darók, J. /1975/: Ökológiai-produkciósbiológiai vizsgálatok a Lymantria dispar L. lárvapopulációin.-Kézirat.

8.Dempster, J.P. /1975/: Animal population ecology. Academic Press, London-New York-San Francisco

9.Dudich,E.;Balogh, J.;Loksa I. /1952/: Erdőtalajok izeltlábuinak produkciós-biológiai vizsgálata.-MTA Biológiai és Agrártudományi Osztálya közleményei III. 3-4, 5o5-532.

1o.Engelmann, M.T. /1966/: Energetics, terrestrial field studies and animal productivity.-Adv. in Ecol. Res. 1-77.

11.Evans, F.C. /1967/: The significance of investigations in secondary terrestrial productivity Sec. Prod. Terr. Ecosyst. I., 3-16.

12.Farkas, L. /1978/: Araneae vizsgálatok gyepökoszisztémában.-Kézirat

13.Gallé, L. Jr. /1977/: Factors stabilizing the ant populations /Hymenoptera:Formicidae/ in the grass associations of the Tisza basin.-Tiscia /Szeged/, 1o,61-66.

14.Gallé, L. Jr. /1978/: Respiration as a manifestation of groop-effect in ants /Hym.Formicidae/ Acta Biol. Szeged, in print.

15.Gere, G. /1958/: Methode zur Lebendhaltung und Zucht von Arthropoden der Waldböden.-Acta Zool. Acad. Sci. Hung. III. 3-4, 225-231.

16.Gere, G. /1959/: Beobachtungen über die Entwicklung des Protracheoniscus amoenus C.L. Koch im Freiland.-Opusc.Zool.III. 1, 29-36.

17.Gere, G. /1962/: Nahrungsverbrauch der Diplopoden und Isopoden in Freilandsuntersuchungen.- Acta Zool. VIII. 3-4, 385-415.

18.Gere, G. /1956a/: The examination of feeding biology and the humicative function of Diplopoda and Isopoda.-Acta Biol. VI. 3-4, 257-271.

19.Gere, G. /1956b/: Erdei avarfogyasztó Diplopoda és Isopoda fajok humifikációs szerepének vizsgálata növénynevelési módszerrel.-Áll. Közl. XLV. 3-4, 71-77.

2o.Grodzinski, W.;Klekowski, R.Z.;Duncan, A. /1975/: Methods for ecological bioenergetics.-IBP Handbook No. 24., Blackwell Scientific Publ. Oxford-London-Edinburgh-Melbourne.

21.Hutchinson, G.E. /1957/: Concluding remarks.- Cold. Spring Harbour Symp.Quant. Biol., 22, 415-427.

22.Jensen, T.F.;Nielsen, M.G. /1975/: The influence of body size and temperature on worker ant respiration.-Nat. Jutl., 18, 21-25.

23.Kaczmarek, W. /1967/: Methods of production estimations.-Secondary productivity of terrestrial ecosystems /ed. K. Petrusewicz/ Warszawa-Krakow, 413-446.

24.Klekowski, Z.H. /197o/: Bioenergetic budgets and their application for estimation of production efficiency.-Pol. Arch. Hydrobiol., 17, 55-8o.

25.Loksa, I. /1966/: Die Bodenzoocönologischen Verhältnisse der Flaumeichen-Buschwälder Südostmitteleuropas.-Akadémia kiadó,Budapest.

26.Mac Arthur, R.H.;Counel, J.H. /1967/: The biology of populations.-New York-London-Sydney.

27.Macfadyen, A. /1967/: Methods of investigations of productivity of invertebrates in terrestrial ecosystems.-Secondary productivity of terrestrial Ecosystems /ed. K. Petrusewicz/ Warszawa-Krakow.

28.McBrayer, J.F.;Reichle, D.E. /1971/: Trophic structure and feeding rates of forest soil invertebrate populations.-Oikos, 22, 381-388.

29.McQueen, D.J. /1976/: The influence of climatic factors on the demography of the terrestrial isopod Tracheoniscus rathkei Brandt.- Can. J. of Zool. 54. 12, 2185-2199.

3o.Newell, R.C.;Wieser, W.;Pye, V.I. /1974/: Factors affecting oxigen consumption in the woodlouse Porcellio scaber Latr.-Oecologia /Berlin/, 16, 31-51.

31.Paris, O.H.;/1965/: Vagility of P^{32}-labelled isopods in grassland-ecology, 46.5. 635-648.

32.Paris, O.H.;Pitelka, F.A. /1962/: Population characteristics of the terrestrial isopod Armadillidium vulgare in California grassland.-Ecology, 43.2. 229-248.

33.Paris, O.H.;Sikora, A. /1965/: Radiotracer demonstration of isopod herbivory.-Ecology, 46.5.

34.Paris, O.H.;Sikora, A. /1967/: Radiotracer analysis of the trophic dynamics of natural isopod populations.-Secondary productivity of terrestrial ecosystems /ed. K. Petrusewicz/.-741-771. Warsawa-Kraków.

35.Petrusewicz, K. /1967a/: Concepts in studies on the secondary productivity of terrestrial ecosystems.-Secondary productivity of terrestrial ecosystems /ed. K. Petrusewicz/. 17-5o.

36.Petrusewicz, K. /1967b/: Suggested list of more important concepts in productivity studies /definitions and symbols/.-Secondary productivity of terrestrial ecosystems /ed. K. Petrusewicz/.-51-58. Warszawa-Kraków.

37.Petrusewicz, K.;Macfadyen, A./197o/: Productivity of terrestrial animals.-IBP Handbook No. 13.

38.Phillipson, J. /196o/: Ecological energetics.-The institute of biology,s studies in biology No.1. - Edward Arnold Ltd.

39.Phillipson, J. /1967a/: Ecological energetics.-London-Beccles

4o.Phillipson, J. /1967b/: Secondary productivity in invertebrates reproducing more than once in a lifetime.-Secondary productivity of terrestrial ecosystems II. 459-476.

41.Reichle, D.E. /1967/: Radioisotope turnover and energy flow in terrestrial isopod populations. Ecology, 48.3. 351-366.

42.Saito, S. /1965/: Structure and energetics of the populations of Ligidium japonicum /Isopoda/ in a warm temperate forest ecosystem.-Jap. J. of Ecol. 15.2. 47-55.

43.Saito, S. /1967/: Productivity of high and low density populations of Japonaria laminata armigera /Diplopoda/ in a warm-temperate forest ecosystem.-Res. Popul. Ecol. IX. 2. 153-166.

44.Saito, S. /1969/: Energetics of isopod populations in a forest of central Japan.-Res Popul. Ecol. XI. 2. 229-258.

45.Saito, S. /197o/: Methods for the study of production by macroarthropods.-Methods of study in soil ecology /ed. J. Phillipson/ 215-223. Unesco, Paris.

46.Slobodkin, L.B. /1962/: Growth and regulation of animal populations.-New York

47.Soó, R. /1964/: A magyar flóra és vegetáció rendszertani-növényföldrajzi kézikönyve I. Akadémia kiadó, Budapest.

48.Southwood, T.R.E. /1967/: Ecological methods.-Chapman and Hall, London.

49.Stachursky, A. /1972/: Population density, biomass and maximum natality rate and food conditions in Ligidium hypnorum L. /Isopoda/.-Ekol. Pol. XX. 19. 185-198.

5o.Stachursky, A. /1974/: Stabilization mechanism of energy transfer by Ligidium hypnorum /Cuvier/ /Isopoda/ population in alder wood /Carici-elongatae-alnetum/.-Ekol. Pol. 22.1. 3-29.

51.Stachursky, A.;Zimka, J. /1968/: Food preference of frogs and the sex ratio in populations of some saprophages /Diplopoda, Isopoda/.-Bull. De L'Acad. Pol. des Sciences.-XVI. 2. lol-lo5.

52.Sutton, S. /1972/: Woodlice.-Ginn & Co. Ltd. London

53.Sváb, J. /1973/: Biometriai módszerek a kutatásban.-Mezőgazdasági kiadó, Budapest.

54.White, J.J. /1968/: Bioenergetics of the wood-louse Tracheoniscus rathkei Brandt in relation

to litter decomposition in a deciduous forest.- Ecology, 49. 694-7o4.

55.Wiegert, R.;Evans, F.G. /1967/: Investigations of secondary productivity in grasslands.- Secondary productivity of terrestrial ecosystems /ed. K. Petrusewicz/. Warszawa-Kraków.

Végezetül köszönetemet fejezem ki Dr Móczár Dászló Professzor Urnak a téma kiválasztásában adott tanácsaiért, valamint, hogy lehetővé tette munkámat a vezetése alatt álló Állattani Tanszéken; a Kiskunsági Nemzeti Park Igazgatóságának, hogy terresztris ökoszisztéma kutatásunkhoz -amit az MTA támogatásával folytatunk- területet biztositottak; Dr Gallé Lászlónak, aki értékes elméleti és gyakorlati tanácsaival segitette munkámat.