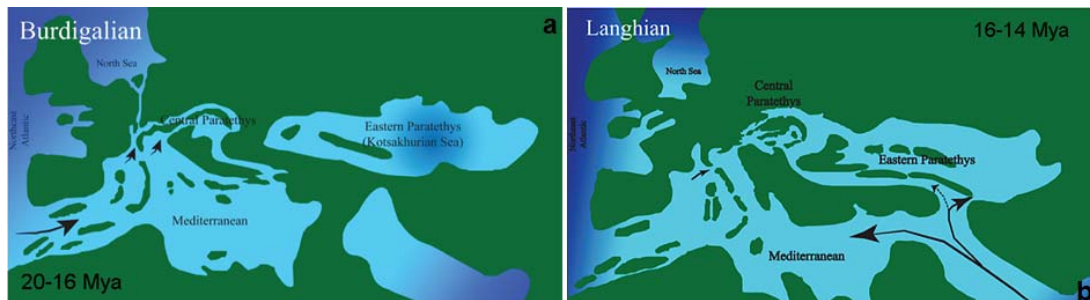


# A Balkán-Anatólia kapcsolatok hatása a régió talajfaunájának kialakulására OTKA K100369

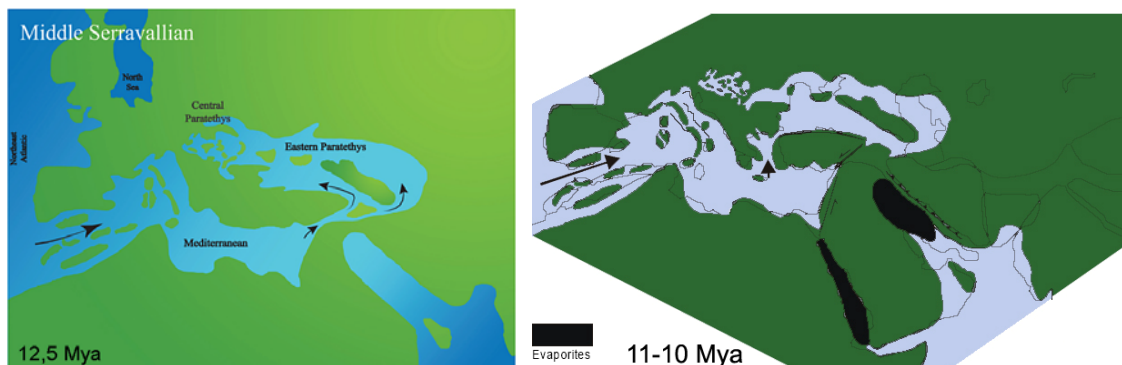
## Zárójelentés

### Bevezetés

A Kelet-Mediterráneum rendkívül dinamikus és összetett tektonikai történettel rendelkezik. A paleocén-oligocén időszakban számos kisebb lemez alakult ki a Tethys-óceánban, az afrikai és arab lemezek folyamatos észak felé mozgása által létrejött az Égeida földtömeg elsősorban a kisebb Tethys-szigetek egybeolvadása révén (Rögl 1999). Az Égeida lemezek a burdigaliai időkben (20–15Mya) Európával és Afrikával is összeköttetésben álltak, a langhei korszakban (15–13M) mindkettőtől elváltak (1. ábra). A serravallei korszakban (13–11Mya) ismét Afrikához, majd Ázsiához kapcsolódtak. Végül a tortonai korszakban (11–7M) a létrejövő Égei-tenger elválasztotta az Északi- és Déli-Égeidákat (2. ábra). Mindeközben létrejött a Közép-égei árok (12–9M), mely elválasztotta a Közép-égei és a Kelet-égei szigeteket (Poulakakis *et al.* 2015).



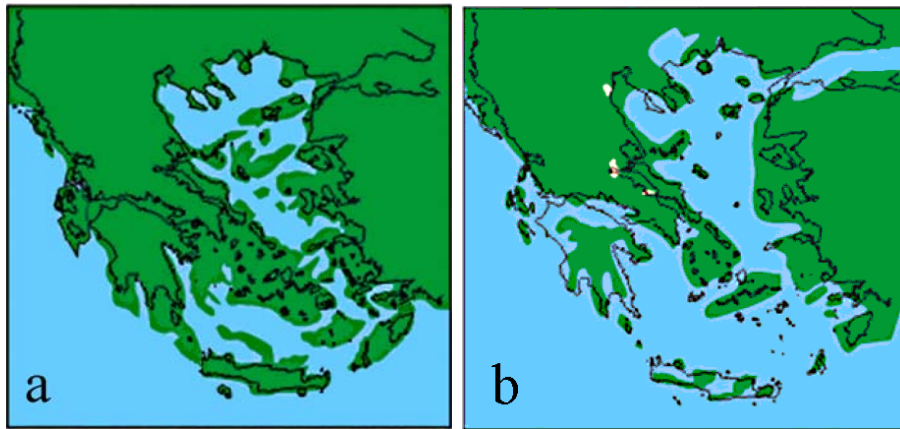
1. ábra. Európa és Észak-Afrika paleogeográfiája a: a burdigaliai korszakban, b: a langhei korszakban (Prista *et al.* 2015)



2. ábra. A Mediterrán régió paleogeográfiai rekonstrukciója a: a középső serravallei korszakban, b: a tortonai korszakban.

E periódust követően még két időszakban kerültek újra összeköttetésbe az Északi- és Déli-Égeidák. A messinai sókrízis (MSCP) idején (5,96–5,33M) a Földközi-tenger izolálódott az Atlanti-óceántól és nagyrészt kiszáradt a Gibraltár-szoros bezáródása miatt (Krijgsman *et al.* 1999), így lehetőség nyílt új szárazföldi összeköttetések létrejöttére (3. ábra). A Földközi-tenger szigetei sztyepp jellegű területekkel, valamint sós sivatagokkal körülvett hegyekké váltak, számos élőlény számára lehetővé vált a diszperzió (Poulakakis *et al.* 2015). A pliocén-pleisztocén klimatikus változásai is jelentősen befolyásolták a biotikus eseményeket. Ebben az időszakban legalább 7 tengerszint-változás történt és volt, amelyik elérte a 200 m-t is (Beerli *et al.* 1996). A glaciális csúcsok alatt fontos kapcsolatok váltak lehetővé a szigetek és szárazföldi partok közt. A Kükládok újra összeköttetésbe kerültek a kontinenssel. A

Dardanellák és a Boszporusz átjárhatóvá váltak, a Márvány-tenger tóvá zsugorodott, a Fekete-tenger pedig kiszáradt. Medencéjét 7500 éve töltötte fel víz a Földközi-tengerből (Casale & Taglianti 1999).



3. ábra. A Mediterrán régió paleogeográfiai rekonstrukciója **a**: messinai sókrízis időszakában és **b**: a késői pliocénben.

A területet érintő fontos tektonikai esemény volt még a Torosz hegység kiemelkedése a késői miocén korban kb. 11,5–6M között. Ez a folyamat elválasztotta egymástól a dél anatóliai és levantei faunát s a hegység ma is a levantei biogeográfiai régió határát alkotja (Csuzdi et al. 2007).

Jelen kutatásainkban arra kerestük a választ, hogy a régió dinamikus tektonikai története hogyan befolyásolta a kis vagilitású, illetve talajhoz kötött életmódot folytató fauna kialakulását.

### **Anyag és Módszer**

Kutatásaink során mintegy 700 talaj (Berlese) és földigiliszta mintát gyűjtöttünk a Balkánról, a görög szigetekről (Kréta, Rodosz, Karpátosz, Naxosz) Ciprusról, Anatóliából, valamint a levantei régióból. A földigiliszták gyűjtéséhez a formalinos kiűzés módszerét használtuk melyet ásással és egyeléssel egészítettünk ki. Az egyedek előlése és tartósítása 96%-os etanolban történt. A példányokat az MTM Talajzoológiai gyűjteményében helyeztük el. A Berlese mintákat a Magyar Természettudományi Múzeumban 96%-os alkoholba kifuttattuk, és kisózás után a minták az MTM talajminta gyűjteményébe kerültek.

#### *DNS izolálás és szekvenálás*

DNS vizsgálataink során 3 génszakaszt használtunk, a nukleáris 5.8S-ITS2, valamint a mitokondriális 16S rDNA és COI részleges szekvenciáit. A DNS izolálás és szekvenálás a Magyar Természettudományi Múzeum Molekuláris Laboratóriumában történt a Szederjesi & Csuzdi (2015) cikkben közölt metódus szerint. A *Bimastos* sensu lato fajok esetében 8 molekuláris markerrel dolgoztunk (a nukleáris 18S, 5.8S és 28S és a mitokondriális 12S, 16S, COI, COII, ND1 részleges szekvenciákkal) és a szekvenálás a The Johns Hopkins University Next Generation Sequencing Center-ben történt a Csuzdi et al. (2017) cikkben közölt módszerekkel.

A szekvenciák illesztéséhez a ClustalW (Thompson *et al.* 1994) programot használtuk, az alapbeállításokkal. Azokban az esetekben, ahol az ITS2 szakaszt is megvizsgáltuk, a MAFFT v7.0 online verzióját (Katoh & Standley 2013) alkalmaztuk, szintén az alapbeállításokkal. Az illesztéseket ezután kézilleg korrigáltuk.

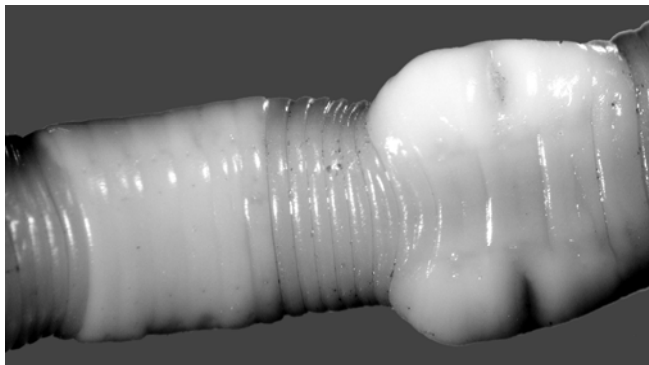
A filogenetikai rekonstrukciók Bayes analízissel illetve Maximum likelihood módszerrel történtek a MrBayes 3.2 (Ronquist *et al.* 2011) ill. a RAxML v8 szoftver segítségével. A kapott fák vizualizációjához a FigTree 1.4.0 (Rambaut 2012) programot használtuk.

Az elválási idők becsléséhez a BEAST v1.8.0 (Drummond & Rambaut 2007) programcsomagot használtuk. Particionált Bayes-analízist végeztünk az irodalomban megadott COI és 16S szunsztitúciós rátákkal, ill a Trachytes fajok esetében a Kréta - Kontinens szétválás ( $10 \pm 1$  M év) külső kalibrációs pont felhasználásával.

## Eredmények

### A *Bimastos* Moore, 1893 sensu lato genusz

A földgiliszta taxonómia egyik akut területe a *Bimastos* nem állatföldrajzi és filogenetikai értelmezése. A nemet 1893-ban Észak Amerikából írták le, de későbbi revíziók során először beolvasztották az *Eisenia* nembe, majd később visszaállították ide sorolva néhány balkáni, és anatóliai-levantei elterjedésű fajt is (Zicsi 1981). Ezek a fajok rendelkeztek a genust jellemző bélyegekkel, nevezetesen teljesen gyűrű alakú nyereggel, a sertevonallal mögött elhelyezkedő hím ivarnyílással, valamint mindkét csoportban hiányzanak a serdülési dudorok és az ondótáskák.



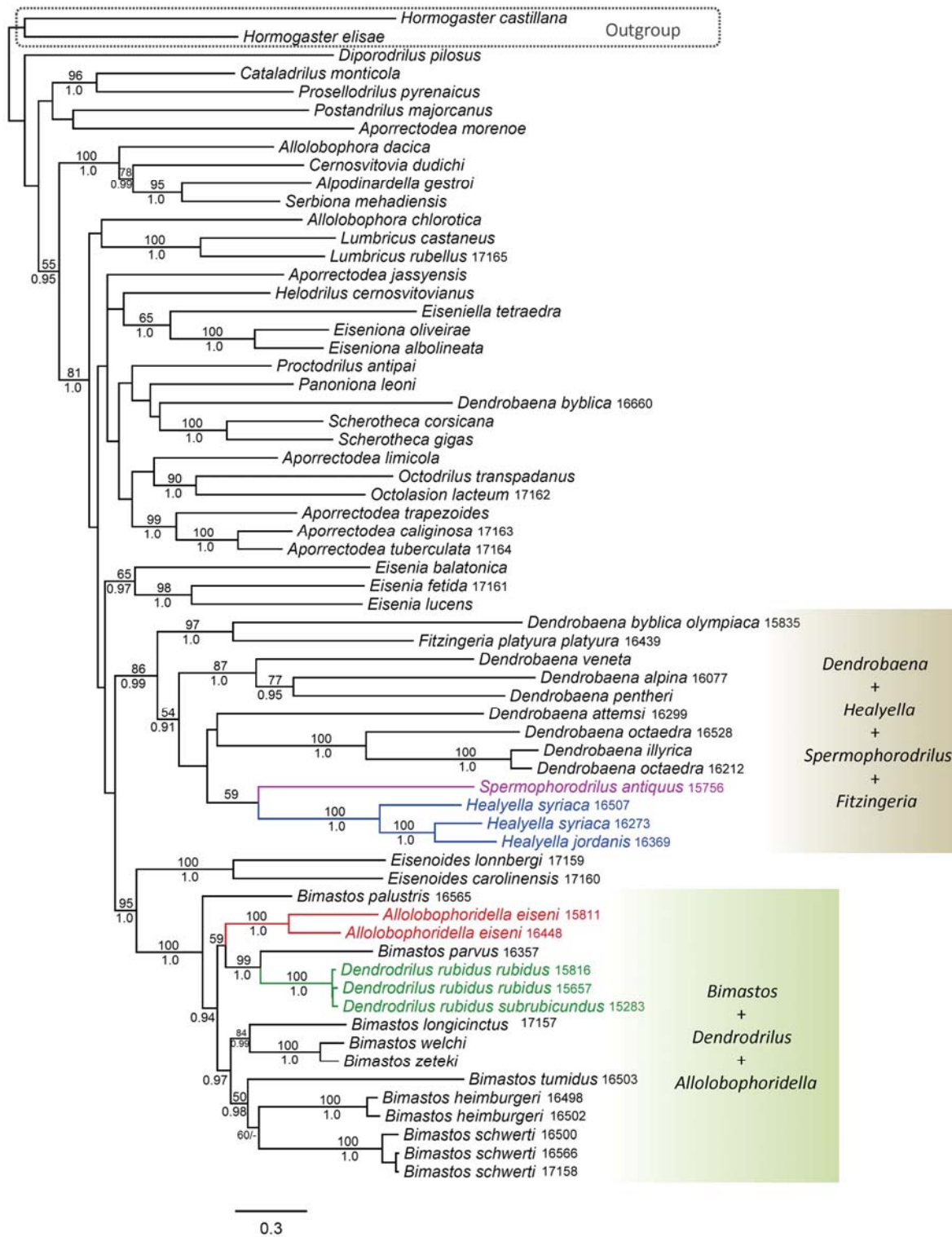
4. ábra. *Bimastos* sp. Észak Amerikából



5. ábra. *Bimastos* sp. Izrael

Ez az észak-amerikai – balkáni – anatóliai-levantei elterjedés azonban állatföldrajzilag értelmezhetetlen, és más anatómiai bélyegekben is találhatunk eltérést, mint pl. a mészmirigyek kialakulásában és a kiválasztó rendszer felépítésében. Ezek az eltérések arra engedtek következtetni, hogy a két csoport azonos nembe történő összevonásánál felhasznált bélyegek nem közös levezetett bélyegek (szünapomorfiák), amelyek a közös leszármazásra utalnak, hanem közös ősi bélyegek (szünpleziomorfiák) vagy egymástól függetlenül kialakult tulajdonságok (homopláziák).

A kérdés tisztázására széles mintavételen alapuló molekuláris filogenetikai vizsgálatokat végeztünk 3 nukleáris és 5 mitokondriális génszakasz felhasználásával. Az eredmények teljes mértékben igazolták a kezdeti feltételezésünket, hogy a *Bimastos* sensu lato nem polifiletikus és a gyűrű alakú nyereg homoplázia. A tágabb Lumbricidae filogenetikai kapcsolatokat rekonstruáló fán jól látszik, hogy a balkáni fajok (*Spermophorodrilus*) és az anatóliai-levantei fajok (*Healyella*) a *Dendrobaena* nem fajaival alkotnak egy jól támogatott kláduszt (ML 86%, PPI 0.99), míg a *Bimastos* sensu stricto (észak-amerikai) fajok a szintén észak-amerikai *Eisenoides* fajokkal alkotnak egy erősen támogatott észak-amerikai földgiliszta csoportot (ML 95%, PPI 1). Meglepő, hogy ebbe a kláduszbba ágyazódnak be az eddig európai elterjedésűnek tartott *Allolobophoridella* és *Dendrodrilus* fajok, melyek nélkül a *Bimastos* s. str. parafiletikus.

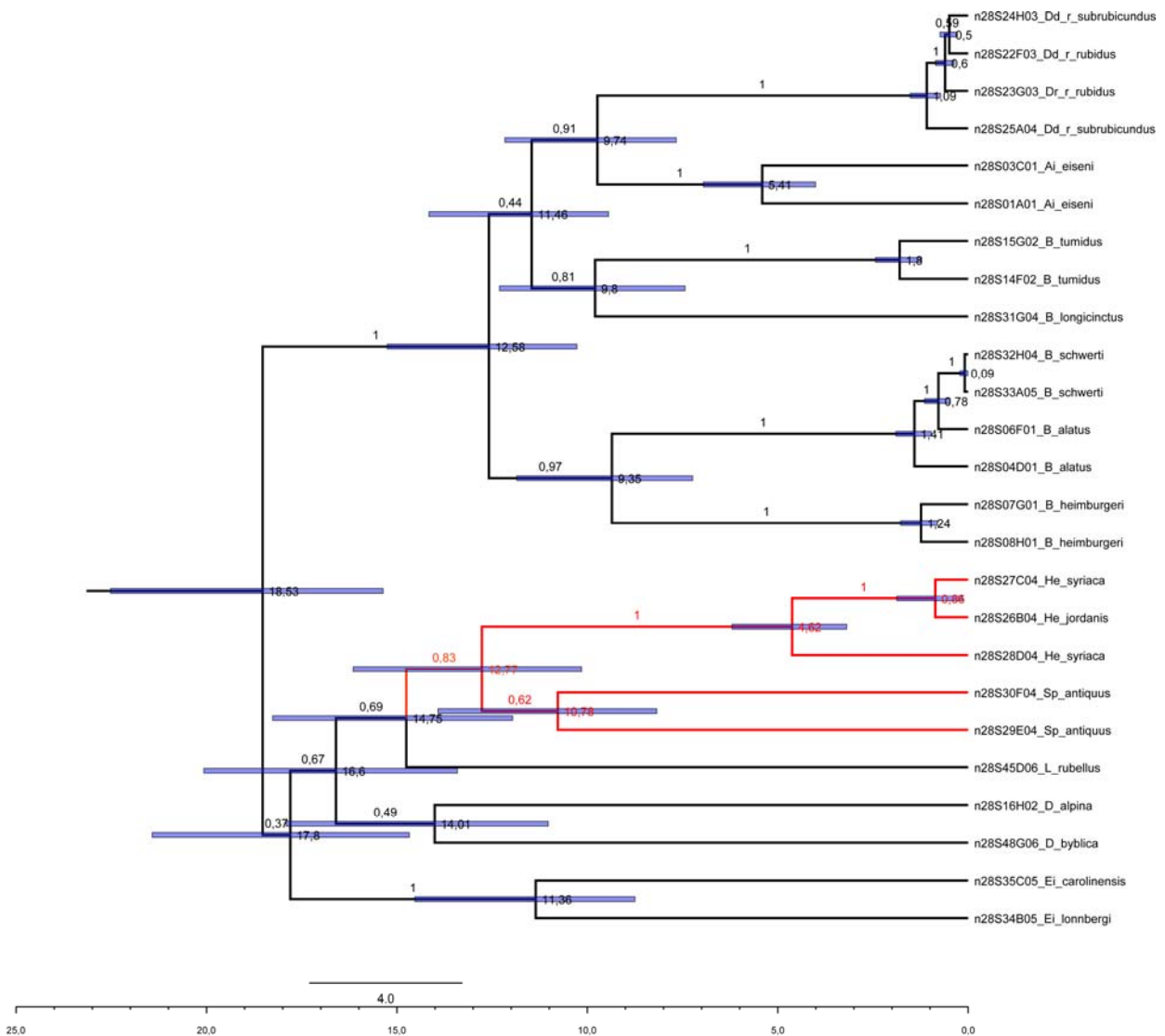


5. ábra. Lumbricidae fajok particionált Bayes-analízisével kapott fa. A számok az ágak felett az ML bootstrap értékeket, az ágak alatt az utólagos valószínűség értékeket jelzik.

Ezen eredmények tükrében az *Allolobophoridella* és *Dendrodrilus* fajokat áthelyeztük a *Bimastos* nembe és ellentétben a korábbi véleményekkel ezeket egyértelműen észak-amerikai eredetűnek tekintjük, melyek feltehetően emberi közreműködéssel kerültek Európába. Ezen eredmények azért is figyelemre méltóak, mivel eddig csak ellentétes irányú behurcolásról volt tudomásunk.

A molekuláris filogenetikai eredményeket morfológiai bélyegek is megerősítik. A *Spermophoridrilus* és *Healyella* fajok egyszerű cső alakú nefridiális hólyaggal rendelkeznek, amíg a *Bimastos* fajok (beleértve az *Allolobophoridella* és *Dendrodrilus* nemek fajait is) U alakú előre hajló nefridiális hólyagokkal. A *Bimastos* és a *Healyella* fajok rendelkeznek porphyrin alapú vörös pigmentációval, míg a *Spermophorodrilus* esetében ez hiányzik.

A levantei-anatóliai *Healyella* és balkáni *Spermophorodrilus* fajok esetében az ismert COI és 16S rDNS szubsztitúciós ráták alkalmazásával megbecsültük a két csoport szétválási idejét, ami átlagban 12,77 M (10,15 – 16,14M) évnek bizonyult (6. ábra). Ez jó egyezést mutat az Égeida kontinens északi és déli Égeidákra történő szétválásával (2. ábra).



6. ábra. A *Healyella-Spermophorodrilus* fajok BEAST chronogramja. A nóduszokon a becült elválási idők (millió év) és 95%-os konfidencia intervallumai, az ágakon az utólagos valószínűségi értékek vannak feltüntetve.

## A *Dendrobaena byblica* (Rosa, 1893) fajcsoport

A *Dendrobaena byblica* (Rosa, 1893) fajcsoport mind biogeográfiai, mind pedig taxonómiai szempontból is rendkívül érdekes. Ezt a fajt Izrael és Jordánia határvidékéről írták le olyan tipikus karakterekkel, mint 20–40 mm-es hossz, a nyereg a 25–30. szelvényeken, kis hímvarnyílás a 15. szelvényen, enyhe ibolyásvörös pigmentáció. Azóta az egész Mediterráneum területéről kimutatták és számos szinonim név alatt közölték (Csuzdi 2012). A különböző leírások valamelyest nagyobb változatosságot engedtek meg mind a méret, a nyereg pozíciója (23., 24., 25–29., 30.) és a színezet tekintetében is (az enyhén pigmentált állapottól egészen a sötét ibolyásvörös színezetig). Így a *D. byblica* egy nagy morfológiai változatossággal rendelkező cirkummediterrán fajkomplexszé vált.

A Mediterráneumból származó példányok többsége jól illeszkedik az eredeti leíráshoz, ellenben a Romániában talált példányok sokkal változatosabbak. A kistestű *D. byblica* mellett egy nagyobb testű populáció is előfordul a Déli-Kárpátokban. Azonban mindkét populáció eltér az eredeti leírástól a sötétvörös pigmentációval, a rövidebb nyereggel (25–29.,  $\frac{1}{2}$ 30.) és a 11. szelvényben jelen lévő mézsmirigy-kiöblösődéssel.

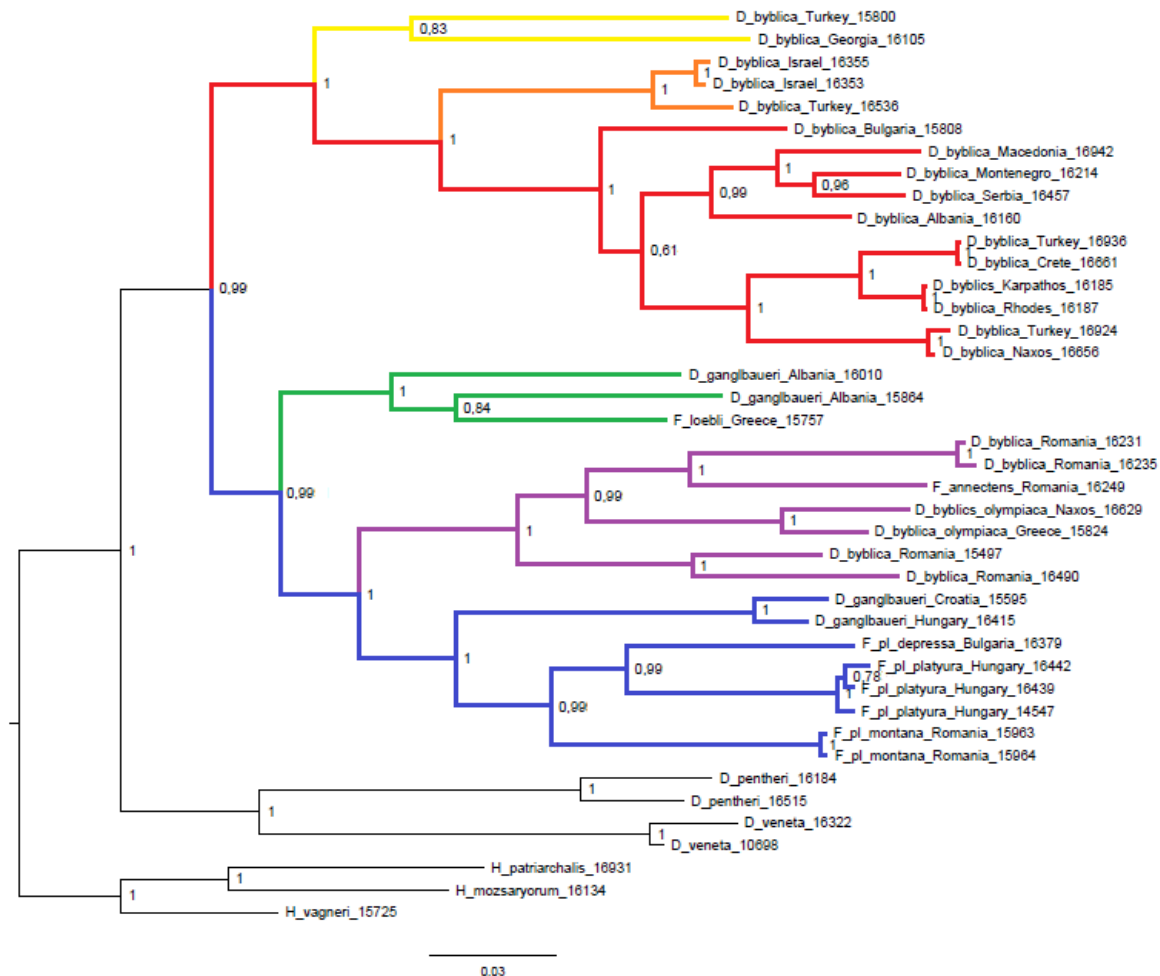
A *D. byblica* egy másik, nagyobb testű alfajjal is rendelkezik. A *D. byblica olympiaca* (Michaelsen, 1902) Olümpiából, Görögországból származik, ibolyásvörös színezetével és a 11. szelvényben lévő mézsmirigy-kiöblösődésével nagyon hasonlít a romániai egyedekre.

Ebből a diverz fajkomplexből mindössze két fajt vettek ki, ill. állítottak vissza (Zicsi 1991, Zicsi & Pop 1984). A *Dendrobaena ganglbaueri* (Rosa, 1894) egy ibolyásvörös színezetű illír faj, mely Bosznia-Hercegovinától egészen Ausztriáig megtalálható. Nyerge a 23., 24–29. szelvényen helyezkedik el, valamint mézsmirigy-kiöblösődéssel rendelkezik a 11. szelvényben. A *Fitzingeria annectens* (Rosa, 1895) kizárólag Erdélyben és a Déli-Kárpátokban él. Hasonlósága a nagyobb testű romániai *byblica*-hoz figyelemreméltó; a legfőbb különbség a hímvarnyílás pozíciójában lehető fel, mely a 15. szelvényen található a *Dendrobaena* fajok esetén, míg a *Fitzingeria* fajoknál hátratulódva a nyergen, vagy közvetlenül a nyereg előtti szelvények valamelyikén. Ezek a fajok korábban a *Dendrobaena* genuszba tartoztak, de a hím ivarnyílás pozíciója alapján Zicsi (1978) leválasztotta a *Fitzingeria* genuszra. A hímvarnyílás hátratulódása más genuszok, mint pl. a *Cernosvitovia*, *Octodriloides*, *Postandrilus* esetén is megfigyelhető, mindezeket Qiu & Bouché (1998a) *Postandrilinae* alcsaládba egyesítette. Azonban az újabb kutatások szerint ez a karakter erősen homoplázikus (Pop *et al.* 2008). Emellett a vörös pigmentáció és a mézsmirigy-kiöblösődés a 11. szelvényben jellemzően előfordul a *Fitzingeria* genuszon belül is. Ráadásul mindegyik faj nyerge hasonlóan helyezkedik el ( $\frac{1}{2}$ 24., 25– $\frac{1}{2}$ 29., 29.,  $\frac{1}{2}$ 30., 30.), mint a *D. byblica* nyerge. A három *Fitzingeria platyura* alfaj (*F. platyura platyura*, *F. platyura depressa*, *F. platyura montana*) közép-európai elterjedést mutat, míg a *F. loebli*-t Törökországból írták le (Zicsi 1985).

A helyzetet tovább bonyolítják azok az egyedek melyeket az utóbbi időben gyűjtöttünk és nem illeszkednek teljesen az eredeti leírásokhoz. Egy, a törökországi Istranca-hegységből és egy Grúziából származó egyed legjobban a *D. byblica* fajra hasonlít, azonban különbségek mutatkoznak az ondóhólyagok számában, valamint a serdülési dudorok és a nyereg pozíciójában. Hasonlóképp, két albániai egyed korábban *D. ganglbaueri* fajhoz tartozóként lett meghatározva, azonban esetükben is eltéréseket tapasztaltunk a színezetben, a nyereg elhelyezkedésében és a mézsmirigy-kiöblösődés hiányában is.

A multigénes molekuláris vizsgálataink eredményei szerint a *Dendrobaena byblica* fajkomplex két markánsan elváló kládusra oszlik (utólagos valószínűség: 0,99) (7. ábra). Az eredeti leírásnak teljesen megfelelő „klasszikus” *byblica* egyedek is feloszthatók egy levantei és egy égei vonalra (utólagos valószínűség: 1) (piros és narancssárga színnel). A kérdőjeles török Istranca-hegységi és grúziai egyedek alkotják a testvércsoportjukat (sárga színnel).

A másik fő kláduszt jóval diverzebb. Az egyik szubkláduszt a kérdéses albániai *D. ganglbaueri* egyedek alkotják a *Fitzingeria loebli* fajjal (zöld színnel). A másik szubkláduszon a többi *D. ganglbaueri* egyed található, melyek a *F. platyura* alfajok mellett helyezkednek el (kék színnel); valamint a kérdéses romániai egyedek a *D. byblica olympiaca* és a *F. annectens* fajokkal (lila színnel). A kis- és nagytestű romániai formák szintén elkülönülnek egymástól, a nagyobb testű forma a *F. annectens* fajhoz áll legközelebb. Figyelemre méltó, hogy a különböző *Fitzingeria* fajok több ágon foglalnak helyet.



7. ábra. A *D. byblica* fajcsoport particionált Bayes-analízisével kapott fa, a COI-16S rDNS-ITS2 szekvenciák alapján. A számok az utólagos valószínűség értékeket jelzik.

A COI K2P távolságokat tekintve a két kérdéses albániai *ganglbaueri* egyed (16010, 15864) között 21,3% a különbség, a horvátországi és magyar *D. ganglbaueri* egyedektől pedig 24,1–24,9%-ban különböznek (6. táblázat). A *D. byblica* és a *D. byblica olympiaca* között 22,6%-os távolságot tapasztaltunk. A három *platyura* alfaj 17,7–22,2% között különbözik egymástól, míg a két kérdéses romániai egyed között 23,9% különbséget figyeltünk meg. A grúziai és az Istranca-hegységi kérdéses egyed és a *D. byblica* közt 20,4% és 20,6% a különbség.

Magas intraspecifikus távolság értékeket kaptunk a „klasszikus” *D. byblica* fajon belül is (7. táblázat). Az égei és levantei vonalak 18,4%-kal különböznek, ugyanakkor az égei csoporton belül is tapasztaltunk kimagasló értékeket, mint például a montenegrói és a rodoszi, valamint a karpatoszi egyedek közötti 17,1-17,1%. Ugyanakkor minimális a különbség az Akyaka–Naxosz, Karpatosz–Rodosz és Gökceova Gölü–Kréta párosok között (0% és 0,5%) (pirossal az 1. táblázatban).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>D. byblica</i>													
<i>D. ganglbaueri</i> ? Alb-16010	0,224												
<i>D. ganglbaueri</i> ? Alb-15864	0,217	0,213											
<i>D. byblica</i> ? Török-15800	0,204	0,197	0,200										
<i>D. byblica</i> ? Grúz-16105	0,206	0,186	0,196	0,193									
<i>D. byblica</i> ? Rom-16231, 16236	0,248	0,217	0,263	0,230	0,241								
<i>D. byblica olympiaca</i>	0,226	0,198	0,192	0,191	0,211	0,177							
<i>F. annectens</i>	0,225	0,221	0,237	0,192	0,216	0,210	0,180						
<i>D. byblica</i> ? Rom-15497, 16490	0,238	0,209	0,208	0,198	0,253	0,239	0,228	0,194					
<i>D. ganglbaueri</i>	0,244	0,241	0,249	0,201	0,207	0,265	0,236	0,251	0,256				
<i>F. pl. depressa</i>	0,241	0,210	0,213	0,199	0,214	0,231	0,183	0,197	0,245	0,234			
<i>F. loebli</i>	0,235	0,206	0,201	0,224	0,221	0,262	0,216	0,224	0,226	0,271	0,239		
<i>F. pl. montana</i>	0,242	0,218	0,229	0,247	0,222	0,247	0,220	0,219	0,250	0,243	0,190	0,243	
<i>F. pl. platyura</i>	0,240	0,201	0,188	0,226	0,196	0,244	0,224	0,216	0,223	0,232	0,171	0,222	0,222

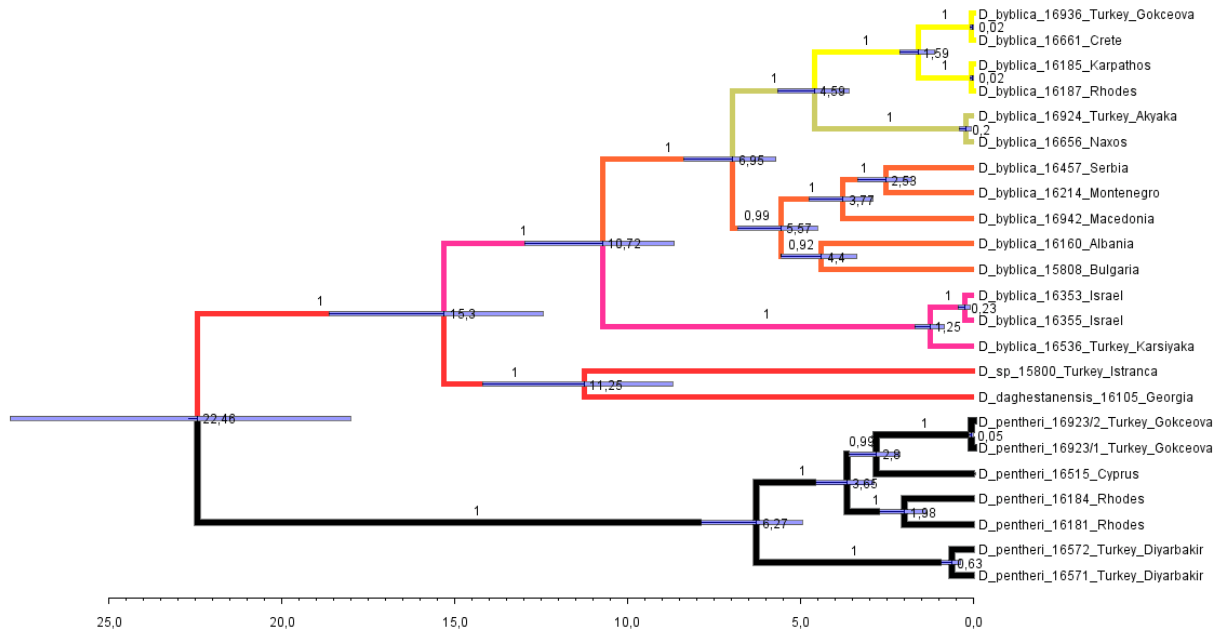
1. táblázat. A *D. byblica* csoport vizsgálata során kapott COI K2P távolságok.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>D. byblica</i> Töröko. 16924													
<i>D. byblica</i> Töröko. 16936	0,133												
<i>D. byblica</i> Maced. 16942	0,147	0,132											
<i>D. byblica</i> Izrael 16355	0,195	0,196	0,172										
<i>D. byblica</i> Bulgária 15808	0,150	0,142	0,122	0,178									
<i>D. byblica</i> Karpatoz 16185	0,127	0,058	0,150	0,194	0,140								
<i>D. byblica</i> Rodosz 16187	0,125	0,056	0,150	0,194	0,138	0,000							
<i>D. byblica</i> Kréta 16661	0,137	0,000	0,133	0,196	0,143	0,058	0,057						
<i>D. byblica</i> Naxosz 16656	0,005	0,124	0,141	0,192	0,144	0,115	0,115	0,124					
<i>D. byblica</i> Töröko. 16536	0,193	0,204	0,184	0,046	0,174	0,213	0,211	0,209	0,191				
<i>D. byblica</i> Israel 16353	0,193	0,198	0,174	0,008	0,168	0,207	0,205	0,203	0,191	0,040			
<i>D. byblica</i> Albánia 16160	0,127	0,143	0,116	0,153	0,115	0,149	0,147	0,145	0,119	0,163	0,145		
<i>D. byblica</i> Monten. 16214	0,175	0,168	0,102	0,169	0,143	0,171	0,171	0,168	0,170	0,186	0,173	0,128	
<i>D. byblica</i> Szerbia 16457	0,149	0,147	0,090	0,140	0,139	0,156	0,156	0,150	0,143	0,157	0,143	0,110	0,079

2. táblázat. A „klasszikus” *D. byblica* egyedek közötti COI K2P távolságok.

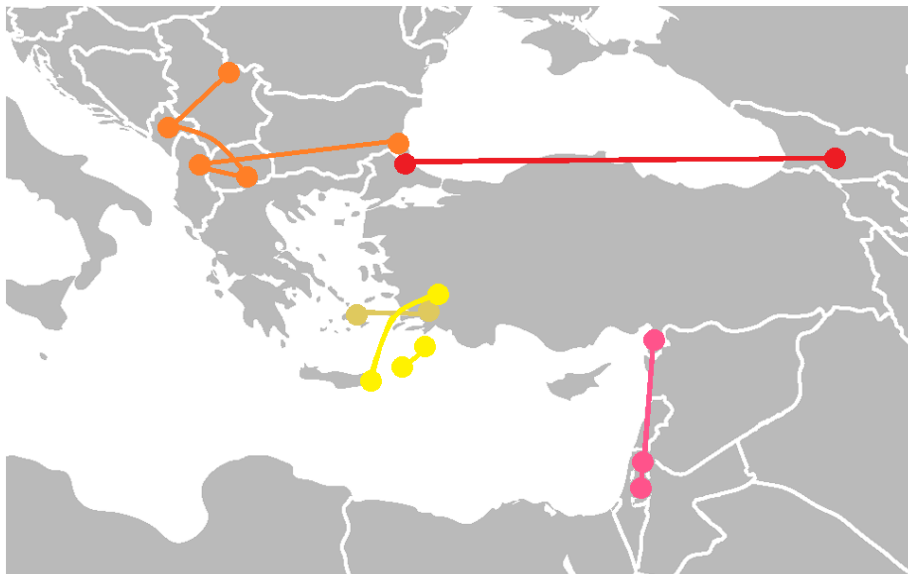
A vizsgált klasszikus *D. byblica* példányok esetében az ismert COI és 16S rDNS szubsztitúciós ráták alkalmazásával a BEAST szoftver alkalmazásával becsültük a példányok szétválási idejét (8. ábra).





8. ábra A „klasszikus” *D. byblica* chronogramja. A nóduszokon a becsült elválási idők (millió év) 95%-os konfidencia intervallumai.

Eredményeink alapján a grúziai *Dendrobaena* cf. *daghestanensis* és a törökországi Istranca-hegységből származó *Dendrobaena* egyed által alkotott klád (piros színnel) körülbelül ~15,3M éve vált el a klasszikus *D. byblica* kládtól (8. ábra). A burdigaliai időszakban (20–16M) az Északi- és Déli-Égeidák egy nagy összefüggő földtömeget alkottak. Ez az állapot 4–5M évig tartott és lehetőséget nyújtott a különböző *byblica* formák szétterjedéséhez a területen. Az összeköttetés 12–13M éve megszakadt, majd 10–11M éve egy újraegyesülés következett be, ismét létrehozva az elterjedés lehetőségét. Így a levantei populáció észak, vagyis Anatólia felé terjedhetett. A levantei csoport (rózsaszínnel) és a többi *byblica* elválása ~10,72M évvel ezelőtre tehető; ez pedig egybe esik a Torosz-hegység kiemelkedésének időszakával (11,5–6M), mely ténylegesen elválasztotta Levantét és Anatóliát.



9. ábra. A "klasszikus" *D. byblica* kládjainak szétterjedése. Színmagyarázat a szövegben.

A ún. égeida *byblica* kládon belül két jelentősebb csoportot tudunk elkülöníteni, melyek ~6,95M éve váltak el. Ez körülbelül a tortonai időszakra (11–7M) esik, mikor létrejött a Közép-égei árok és elválasztotta a Közép- és Kelet-égei szigeteket.

A balkáni szubklád (narancssárgával) esetén egy délkelet-északnyugati irányú, ~5–6M éven át tartó diszperziót figyelhetünk meg (9. ábra). A másik szubkládot anatóliai, valamint a görög szigetekről származó egyedek alkotják. A rodoszi-karpatoszi, valamint a krétai és törökországi páros (citromsárgával) körülbelül 1,59M éve vált el egymástól, ezt pedig jól egybecseng Rodosz Anatóliától való leszakadásának idejével (1,8M éve). A Naxosz-Akyaka páros (okkersárgával) mindezekről ~4,59M éve vált el. Páron belül minden esetben recens szétválásra utaló értékeket tapasztaltunk. A naxoszi és akyakai egyedek elválása mintegy 200E évvel ezelőttre datálódik, a rodoszi-karpatoszi, valamint a krétai és törökországi egyedek szétválása még ennél is jóval fiatalabb (0 – 20E év) ami emberi széthurcolásra utal.

### A *Dendrobaena veneta* (Rosa, 1886) faj

A *Dendrobaena veneta* fajt Rosa (1886) írta le Olaszországból, Veneto régióból, majd ezt követően még számos egyéb, ma már szinonim név alatt is közölték (Csuzdi 2012). Egy széles elterjedésű fajról van szó, mely vermikomposztálásra is kitűnően alkalmas. Feltehetően Kelet-Mediterrán eredetű (Perel 1979), Közép- és Nyugat-Európában kizárólag csak komposztban és trágyában található meg. Ez utóbbiak színezetükben némiképp eltérnek a Kelet-Mediterráneumban élő egyedektől: jellegzetes csíkos pigmentációval rendelkeznek, míg az utóbbiakra csak enyhébb, rózsaszínes pigmentáció a jellemző. Ugyanakkor egyéb morfológiai különbséget nem tudunk kimutatni. A legjellemzőbb karakterek: nyereg a 26., 27–32., 33. szelvényen, serdülési dudorok a 30–31. szelvényen, négy, ritkábban három vagy két pár ondóhólyag a 9–12. (9., 11., 12. vagy 11., 12.) szelvényben, két pár ondótartó a 9/10, 10/11 szelvényekben, nyílásuk a háti középvonalban, nincs valódi mészmirigy kiöblösödés, utolsó szív a 11. szelvényben, egy pár extraözofageális edénnyel a 12-ben (Csuzdi & Zicsi 2003).

A *Dendrobaena veneta* nem csupán azért érdekes, mert ez idáig egyetlen kutató sem foglalkozott részletesen e fajjal, hanem azért is, mert szélesen elterjedt mind a Balkánon, mind pedig a Kelet-Mediterráneumban, mindemellett pedig mindkét forma előfordul az általunk vizsgált területen.

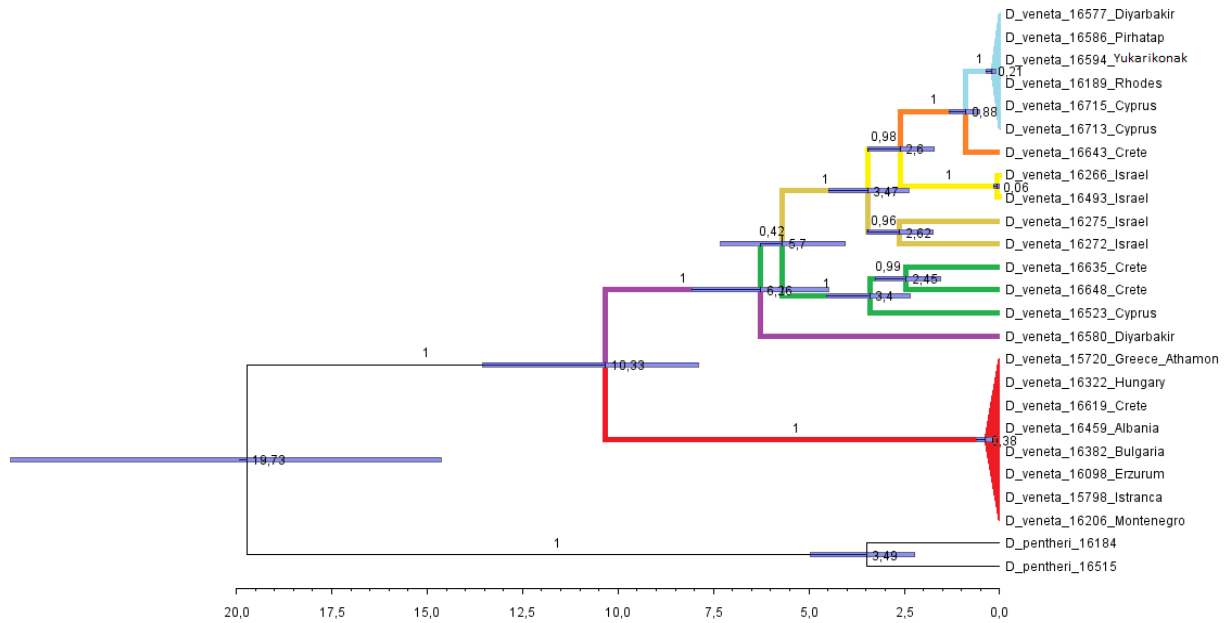
Multigénés filogenetikai vizsgálataink szerint a *Dendrobaena veneta* példányok két jól támogatott kládusra válnak szét (utólagos valószínűség: 1) (10. ábra), köztük jelentős a COI K2P genetikai távolság (18,3%). Az egyik kláduszt az észak-törökországi, valamint a balkáni és magyarországi egyedek alkotják (piros színnel). Ezek genetikailag is rendkívül közel állnak egymáshoz, a csoporton belüli COI K2P távolság mindössze 0,3%. A másik kláduszt észak-mezopotámiai, levantei, ciprusi, krétai és rodoszi egyedek alkotják.

Az északi és a déli kládus mintegy 10,33 M (13,5–7,8M) éve vált szét. Ez az időpont ugyancsak beleesik a Torosz-hegységrendszer kiemelkedésének periódusába (11,5–6M).

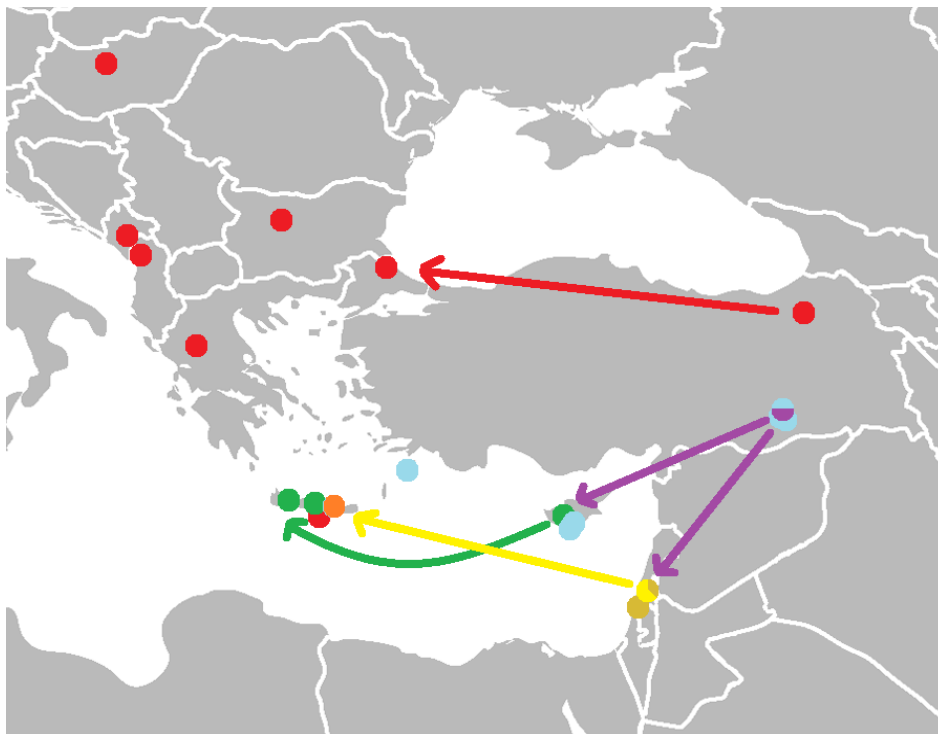
Az északi klád (pirossal) a Keleti- és Nyugati-Pontidákon élő, illetve a széles körben széthurcolt és komposztálásra használt csíkos *veneta* egyedekből áll. A nagyon kis genetikai távolságok egy egyszeri, recens széthurcolást jeleznek.

A másik, déli kládus esetén nem lehet erős és egyértelmű mintázatot megfigyelni. Legkorábban az egyik Felső-mezopotámiai, diyarbakiri egyed vált le (lilával) (~6,26M éve). A krétai és ciprusi egyedek által alkotott szubkládus (sötétzölddel) elválása a többiektől ~5,7M évvel ezelőttre datálódik. Ez egybe esik a messinai sókrízis idejével, de a Kréta és Ciprus közötti ~3,4M éves elválás mindenképp egyéb magyarázatot kíván. A 2 krétai példány ~2,45M éve vált el egymástól. Ebbe az időben Kréta egy része alámerült (3b. ábra), a sziget három jelentős hegysége így elszeparálódott egymástól. Tekintve, hogy az egyik egyed a

nyugati Lefka Ori-, a másik pedig a Közép-krétai Ida-hegység területéről származik, ez a folyamat esetleg magyarázhatja elválásukat. Izraelbe valószínűsíthetően szintén Észak-Mezopotámia felől érkezhetett a faj, majd innen ismét Kréta felé, annak keleti részére került, ezt pedig egy recens szétterjedés követte Ciprus, Rodosz és ugyancsak Észak-Mezopotámia felé (11. ábra).



10. ábra. A *D. veneta* chronogramja. A nóduszokon a becsült elválási idők (millió év) 95%-os konfidencia intervallumai. Az ágakon a számok az utólagos valószínűség értékeket jelzik.

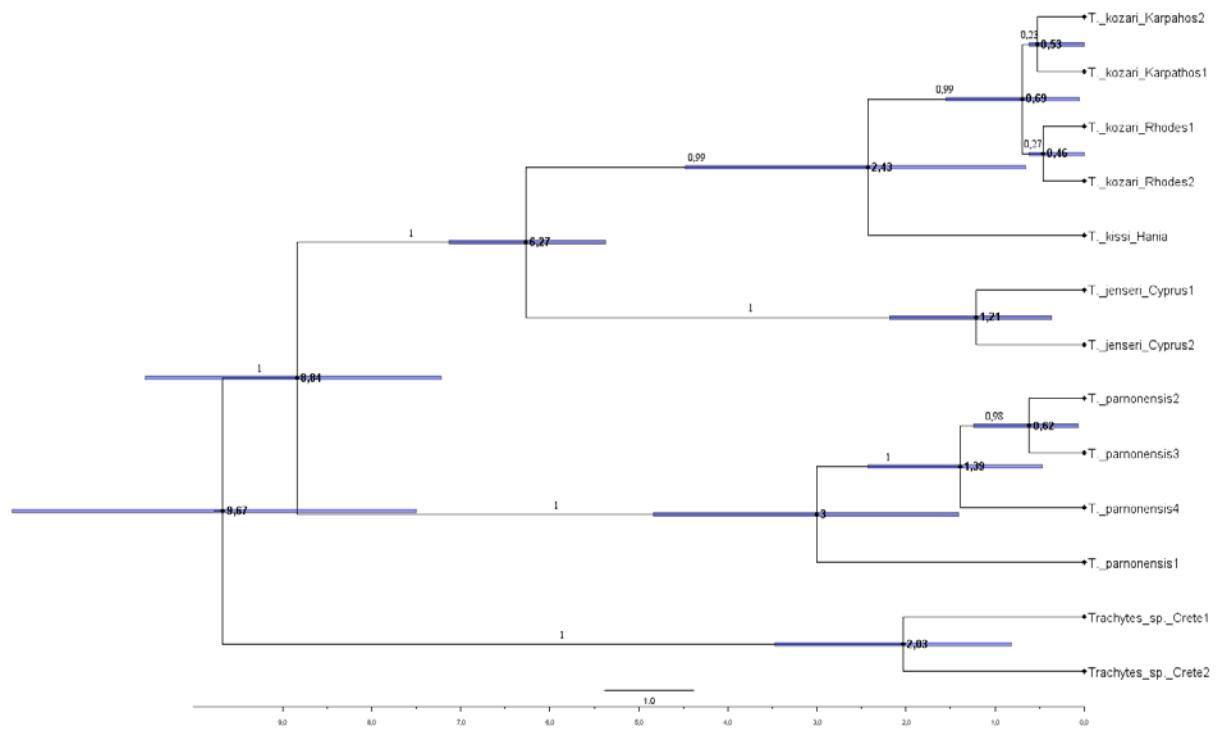


11. ábra. A *Dendrobaena veneta* kládjainak szétterjedése. Színmagyarázat a szövegben.

## A *Trachytes* Michael, 1894 genusz

A *Trachytes* egy holarktikus elterjedésű, mintegy 45 fajt tartalmazó nem. A Kelet-Mediterráneumból eddig 12 fajt ismertünk, melyek közül 4 endemikus a régióban (Kontschán 2013). Kontinentális Görögországba, valamint a Kelet-Mediterrán szigetvilágban gyűjtött Berlese mintákból több *Trachytes* példány került elő, melyek közül csak Peloponnészosz félszigeten elterjedt *T. parnonensis* Kontschán, 2010 volt ismert faj.

A gyűjtött példányok filogenetikai analízise 3 főbb kládusz jelenlétét mutatta ki, melyek közül a krétai foglalt el bazális pozíciót. Kréta a szárazföldtől történő leválását ( $10 \pm 1$ M) kalibrációs pontként használva megbecsültük az egyes fajok közötti szétválási időket (12. ábra).



12. ábra. A *Trachytes* fajok chronogramja. A nóduszokon a becült elválási idők (millió év) 95%-os konfidencia intervallumai. Az ágakon a számok az utólagos valószínűség értékeket jelzik.

Meglepő, hogy a *T. parnonensis* leválása 8,84M ( $10,5-7,2$ M) jóval predatálja a félsziget szárazföldtől történő elszeparálódását a késő miocénben és pliocénben ( $5-3$ M). Figyelemre méltó a *T. parnonensis* példányokon belüli jelentős genetikai távolság. A *parnonensis*1 példány mintegy 3M éve vált el a többi példánytól, ami feltehetően összefüggésbe hozható a félsziget többszöri, pliocén kori tengerbetöréseivel (3b. ábra).

A ciprusi fajok leválása a kontinentális Görög– Rodosz – Kárpátosz fajokról 6,27M ( $7,13-5,38$ M) teljesen egybeesik a messinai sókrízis időszakával, amikor Ciprusnak utoljára volt kontinentális kapcsolata. A kontinentális *Trachytes* kissi és a Rhodoszon illetve Kárpátoszra elterjedt *T. kozari* szétválása csak nagy bizonytalansággal datálható ( $0,66-4,48$ M) de mindenképp plio-pleisztocén diszperzióval hozható összefüggésbe.

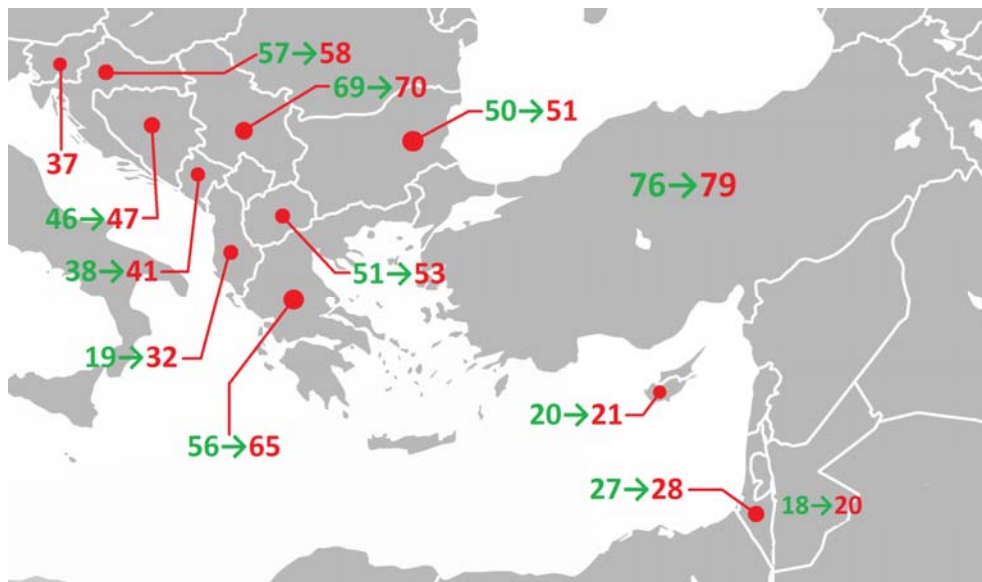
Összefoglalva megállapíthatjuk, hogy az általunk vizsgált állatcsoportok esetében a Kelet-Mediterráneum dinamikus tektonikai története jelentősen hozzájárult a terület biodiverzitásának és biogeográfiai képének kialakulásához, de a tektonikai események mellett más tényezők, pl. diszperzió, emberi széthurcolás is hozzájárult a modern fauna kialakulásához.

## Taxonómiai és faunisztikai eredmények

Kutatásaink során jelentős mennyiségű adattal gyarapítottuk a vizsgált régió faunájáról meglévő ismereteinket.

A Lumbricidae családban összesen tizenegy tudományra új fajt írtunk le a vizsgált területekről: a *Dendrobaena retrosella* Szederjesi & Csuzdi, 2012 és az *Eisenia oreophila* Szederjesi & Csuzdi, 2012 Görögországból; a *D. luraensis* Szederjesi & Csuzdi, 2012, *Octodrilus albanicus* Szederjesi & Csuzdi, 2012 és az *E. muranyii* Szederjesi & Csuzdi, 2015 Albániából; a *D. alexandrii* Szederjesi, Pavlíček & Csuzdi, 2013 és a *D. transjordánica* Szederjesi, Pavlíček & Csuzdi, 2013 Jordániából; az *Allolobophora ruzsai* Szederjesi, 2014 Montenegróból; a *D. cevdeti* Szederjesi, Pavlíček, Coşkun & Csuzdi, 2014 és a *D. szalokii* Szederjesi, Pavlíček, Coşkun & Csuzdi, 2014 Törökországból, a *Perelia makrisi* Szederjesi, Pavlíček & Csuzdi, 2016 pedig Ciprusról.

Az új fajokat is beleszámítva, a különböző vizsgált országokat tekintve Albániából tizenhárom, Görögországból kilenc, Montenegróból és Törökország anatóliai részéről három, Macedóniából és Jordániából kettő, Szerbiából, Horvátországból, Bulgáriából, Bosznia-Hercegovinából, Izraelből és Ciprusról pedig egy-egy faunára új fajt jeleztünk (13. ábra)



13. ábra. A különböző vizsgált országok földigiliszta fajszámainak változása az eredményeink tükrében.

A kaszáspókok (Opiliones) esetében a Balkán és Anatólia határvidékén végzett gyűjtéseink megerősítették a két régió Opiliones faunája közti szoros kapcsolatot. Az anatóliai elemek főként a déli Égei-szigetek tanulmányozott tagjain (Rodosz, Kárpatosz, Kréta) voltak jelentősek, ezeken számos anatóliai, melegkedvelő fajt találtunk, amelyek nem fordulnak elő a Balkán más területein (pl. *Trogulus gypseus* Simon, 1879, *Dicranolasma hoberlandti* Silhavy, 1955, *Leiobunum ghigii* Caporiacco, 1929). Trákia görög és bolgár részén, néhány széles elterjedésű eurázsiai fajon kívül (pl. *Phalangium opilio* Linnaeus, 1758), nem találtunk Anatóliával közös fajokat, ugyanakkor itt fordul elő néhány kaukázusi-anatóliai csoport periférikus, DK-balkáni endemikus elterjedésű faja (pl. *Nelima aladjensis* Mitov, 1997). A déli Égei-szigetekkel ellentétben, a Naxoszon talált kaszáspókok között nem volt anatóliai faj vagy anatóliai rokonságú csoport, az általunk talált Opiliones fauna tipikus dél-balkáni fajokból áll (pl. *Paranemastoma* Redikorzew, 1936 spp.).

A Balkán többi része kevés kapcsolatot mutat Anatóliával. A Balkánon előforduló déli elemek inkább Holomediterrán, mint Keleti-mediterrán csoportokhoz tartoznak (pl. *Metaphalangium* Roewer, 1911, *Pyza* Starega, 1976). Az egyetlen tipikusan balkán-anatóliai genusz a *Graecophalangium* Roewer, 1923, amelyet részletesen tanulmányoztunk: a kevéssé ismert *G. militare* (C.L. Koch, 1839) fajról új leírást adtunk albániai példánya alapján (amely a genusz első adatát jelenti az országból). A genusznak nincs olyan faja, amely mind a Balkánon, mind Anatóliában előfordul, de egy faja megtalálható a déli Égei-szigeteken is (*G. cretaeum* Martens, 1966). A legtöbb *Graecophalangium* faj igen kis elterjedésű, újabb gyűjtésünk a legnagyobb areát tárta fel a genusz tekintetében.

Vízi rovarok: Bár a vízi rovarok vizsgálata nem tartozott bele a projekt célkitűzéseibe, a gyűjtő utak során kiegészítésként számos csoportot rendszeresen mintáztunk, és ezek feldolgozása jelentős eredményeket tett hozzá kutatásainkhoz.

Az álkérészek (Plecoptera) tekintetében, amelyek a legkevésbé mozgékony és leginkább hegyi patakokra korlátozott elterjedésű vízi rovarcsoport, a Balkán és Anatólia faunája közötti kapcsolat igen gyengének bizonyult. A két terület közötti érintkezési zónában előkerült ugyan néhány faj, amely mindkét faunarégióban előfordul (pl. *Nemoura flexuosa* Aubert, 1949, *Perlodes microcephalus* (Pictet, 1833)), de mind a Balkán, mind Anatólia álkérész-faunája igen nagy arányban (fajok tekintetében a fauna közel fele) endemikus fajokból áll. Az endemizmusokon túl, a Balkán faunája inkább európai, még Anatólia faunája inkább kaukázusi elemekben gazdag (kárpát-balkáni fajok, amelyek egészen Görögországig hatolnak: pl. *Protonemura hrabei* Rauser, 1956, *P. autumnalis* Rauser, 1956; kaukázus-anatóliai fajok, amelyek egészen Nyugat-Anatóliáig hatolnak: pl. *Amphinemura trialetica* Zhiltzova, 1957, *Zwicknia sevanica* (Zhiltzova, 1964)). Gyűjtőútjaink során mind a Balkán déli részén, mind Északkelet-Anatóliában találtunk a tudomány számára új fajokat. Ezek közül, az újonnan leírt *Zwicknia* Murányi, 2014 genusz Délkelet-Macedóniában talált és a macchia vegetáció időszakos kisvízfolyásaiban élő faja, morfológiáját tekintve átmenetet képez a Balkánon és Anatóliában élő fajok között.

Ugróvillások (Collembola) esetében elkészítettük a görögországi checklist-et. Eredményeink szerint az országból eddig kimutatott fajok száma a Ramel et al. (2008) által becsült 201 fajnál jóval magasabb, 302 faj görög adatait sikerült összegyűjtenünk.

Tisztáztuk egy rejtélyes európai rinya genusz és faj (*Folkmanovius* Dobroruka, 1957 és *Folkmanovius paralellus* Dobroruka, 1957) valós taxonómiai helyzetét, bebizonyítva, hogy azok egy széles elterjedésű és gyakori faj, korábban kevéssé ismert kezdeti fejlődési stádiumú egyediről lettek leírva. Kimutattuk Európából az első olyan afrikai eredetű rinya fajt (*Polygonarea silvicola* Lawrence, 1955), amely itt melegházakban meg is telepedett. Ez az eredetileg Dél-Afrikából, egyetlen példányról leírt faj egyébként most első ízben került elő leírása óta.

Jelentős eredménynek tartjuk még azt a mintegy 400 Berlese mintát, melyet expedícióink során gyűjtöttünk Törökországban, a Balkánon és a Kelet-Mediterrán szigetvilágban, jelentősen gyarapítva ezzel a Magyar Természettudományi Múzeum talajminta gyűjteményét.

## Irodalom

Beerli, P., Hotz, H., & Uzzell, T. (1996): Geologically dated sea barriers calibrate a protein clock for aegean water frogs. *Evolution*, 50: 1676–1687.

Casale, A. & Taglianti, A.V. (1999): Caraboid beetles (excl. Cicindelidae) of Anatolia, and their biogeographical significance (Coleoptera, Caraboidea). *Biogeographia*, 20: 277–406.

- Csuzdi, Cs. (2012): Earthworm species, a searchable database. *Opuscula Zoologica, Budapest*, 43(1): 97–99.
- Csuzdi, Cs. & Zicsi, A. (2003): *Earthworms of Hungary (Annelida: Oligochaeta; Lumbricidae)*. In: Csuzdi, Cs. & Mahunka, S. (eds.): *Pedozoologica Hungarica 1*. Hungarian Natural History Museum, Budapest, pp. 1–271.
- Csuzdi, Cs., Pavlíček, T. & Mısırlıoğlu, M. (2007): Earthworms (Oligochaeta: Lumbricidae, Criodrilidae and Acanthodrilidae) of Hatay Province, Turkey, with description of three new lumbricids. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 53 (4): 347–361.
- Csuzdi, Cs., Chang, Ch-H., Pavlíček, T., Szederjesi, T., Esopi, D. & Szlávecz, K. (2017): Molecular Phylogeny and Taxonomy Indicated a Well-Supported North American Lumbricidae Clade Including *Allolobophoridella* Mršić, 1990 and *Dendrodrilus* Omodeo, 1956 as Synonyms of *Bimastos* Moore, 1893 (Clitellata: Megadrili). *PlosOne*, in press.
- Drummond, A. & Rambaut, A. (2007): BEAST: Bayesian evolutionary analysis sampling trees. *BMC Evolutionary Biology*, 7: 214.
- Katoh, K. & Standley, D.M. (2013): MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability. *Molecular Biology and Evolution*, 30: 772–780.
- Kontschán, J. (2013): Uropodina mites of the Balkan Peninsula (Acari: Mesostigmata). *Opuscula Zoologica Budapest*, 44(suppl. 1): 97–131.
- Krijgsman, W., Hilgen, F.J., Raffi, I., Sierro, F.J. & Wilson, D.S. (1999): Chronology, causes and progression of the Messinian salinity crisis. *Nature*, 400: 652–655.
- Perel, T.S. (1979): *Range and regularities in the distribution of earthworms of the USSR fauna*. Nauka, Moscow, pp. 272. [orosz nyelven]
- Pop, A.A., Csuzdi, Cs., Wink, M. & Pop, V.V. (2008): Molecular taxonomy and phylogeny of the genera *Octolasion* Örley, 1885, *Octodrilus* Omodeo, 1956 and *Octodriloides* Zicsi, 1986 (Oligochaeta, Lumbricidae) based on nucleotide sequences of mitochondrial 16S rDNA and COI genes. In: Pavlíček, T. & Cardet, P. (eds.): *Advances in earthworm taxonomy III*. (Annelida, Oligochaeta). The Environment of Service of the Ministry of Agriculture, Natural Resources and Environment of Cyprus, Nicosia, Cyprus, pp. 109–125.
- Poulakakis, N., Kapli, P., Lymberakis, P., Trichas, A., Vardinoyiannis, K., Sfenthourakis, S. & Mylonas, M. (2015): A review of phylogeographic analyses of animal taxa from the Aegean and surrounding regions. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 53(1): 18–32.
- Rambaut, A. (2012): FigTree version 1.4.0. <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>
- Ramel, G., Baquero, E. & Jordana, R. (2008): Biodiversity of the Collembola Fauna of Wetland Kerkini (N. Greece), with description of the sexual dimorphism of *Entomobrya atrocincta* Schött 1896 (Collembola: Entomobryomorpha). *Annales de la Société entomologique de France*, 44: 113–128.

- Ronquist, F., Teslenko, M., van der Mark, P., Ayres, D.L., Darling, A., Höhna, S., Larget, B., Liu, L., Suchard, M.A. & Huelsenbeck, J.P. (2012): MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology*, 61(3): 539–542.
- Rögl, F. (1999): Mediterranean and Paratetys. Facts and hypotheses of an Oligocene to Miocene paleogeography. *Geologia Carpathica*, 50: 339–349.
- Thompson, J.D., Higgins, D.G. & Gibson, T.J. (1994): CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Research*, 22(22): 4673–4680.
- Zicsi, A. (1978): Revision der Art *Dendrobaena platyura* (Fitzinger, 1833) (Oligochaeta: Lumbricidae). *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 24: 439–449.
- Zicsi A. (1981): Probleme der Lumbriciden-Systematik sowie die Revision zweier Gattungen (Oligochaeta). *Acta Zoologica Hungarica*, 27: 431–42.
- Zicsi, A. (1985): Regenwürmer (Oligochaeta: Lumbricidae) aus Israel und den benachbarten Ländern. *Revue Suisse de Zoologie*, 92: 323–331.
- Zicsi, A. (1991): Über die Regenwürmer Ungarns (Oligochaeta: Lumbricidae) mit Bestimmungstabellen der Arten. *Opuscula Zoologica Budapest*, 24: 167–191.
- Zicsi, A. & Pop, V.V. (1984): Neue Regenwürmer aus Rumänien (Oligochaeta: Lumbricidae). *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 30: 241–248.