

## A BIOLÓGIAI AKTUALIZMUS ELVÉNEK ALKALMAZÁSA FOSSZILIS BRYOZOÁKRA

IFJ. DR. DUDICH ENDRE\*

**Összefoglalás:** A szerző röviden áttekinti az aktualizmus elvének szerepét és lehetőségeit az őslélettudományban a szervezettan, élettan, fejlődéstan, környezettan és társulástan területén. Összefoglalja a mohaállatok törzsféjlődésére e szempontok elemzése alapján levonható következtetéseket: egyenlőtlen fejlettségi fokú szervezet a helytűlő életmód és a telepalkotás, valamint az apró termét (viszonylag nagy testfelület) megtartása következtében. A tapogatókoszorú funkciójának bonyolódása mellett más szervek elcsökevényesedése állapítható meg. Míg az egyed szervezete egyszerűsödött a telep szerveződése bonyolódott (munkamegosztás, sokalakúság). A  $\text{CaCO}_3$ -anyagcsere változásokat mutat a környezet sótartalmától függően, és törzsféjlődésileg két maximumot mutat. A triász a minimumba esik. Értelmezi a „degeneráció” jelenségét. Összefüggést állapít meg a törzsféjlődés és a telepfejlődés között (asztogetenikai szabály). A telepalkotás tendenciája a szabályossá válás. Az újra mozgékonyra válás két megoldása. Az ől Bryozoa rend párhuzamos fejlődést mutat. A „paleobryozoa” virágzásai szakaszban a Trepostomata és Cryptostomata, a „neobryozoa” szakaszban pedig a Cyclostomata és Cheilostomata rend versengése ismerhető fel. Példák a környezeti igényekre és társulási viszonyokra a Budai-hegység felső eocén bryozoids kifejlődéséből.

Az aktualizmus vagy maiság elve az őslélettudományban az élővilág egységéből indul ki: a mai biológiai összefüggések és törvényszerűségek érvényesek voltak az élővilág fejlődésének korábbi szakaszaiban is.

G. C u v i e r feltétlenül érvényesnek tartotta a szervek korrelációjának elvét a földtörténeti múltban is. Katakliizma-elméletét is a manapság megfigyelhető tömegpusztulásokra és faunavándorlásokra alapozta. A tengeri gerinctelenekre pedig egyáltalán nem tartotta érvényesnek a megismétlődő katakliizmák tanát. (Nagyon is „bioaktualisztikus”, jól megalapozott tanítása vált tanítványai kezében — elsősorban d' O r b i g y-nál — az „ismételt újratereztések” tanává.) A maiság elvének túlságosan szó szerinti, merev fel fogása vezetett (többek között) C u v i e r-nél az élőlények törzsféjlődésének tagadására.

Az aktualizmus elvének alapján dolgoztak az őslélettudomány úttörői (V. K o v a l e v s z k i j, W a l t h e r J., D o l l o L., A b e l O.) is.

Az egyes lélettudományi ágak területén (szervezettan, élettan, fejlődéstan, környezettan, társulástan) más-más az elv alkalmazási lehetősége.

A Föld múltjának élőlényeinek csak azok az összefüggések vizsgálhatók közvetlenül, amelyekről földtani — őslénytani bizonyító anyag tanúskodik. Ezért az őslélettudományban nagy a gondolati elemek szerepe. A mai élőlények közvetlen szemléletéből és vizsgálatából indukcióval nyert általánosításokat deduktíve fosszilis, konkrét anyagra kell alkalmazni. Gyakran csak analogikus következtetésekkel boldogulunk. Ezeknél nagy a tévedés kockázata. Ilyenkor a konvergáló valószínűségekre támaszkodhatunk, ha ti. több, egymástól független megmondolás azonos eredményre vezet.

A törzsféjlődés során adódtak „határesetek”, amelyek a mai élővilágban ismeretlenek, a maiaktól eltérő körülmények és szerveződési típusok. Ezért az aktualizmus elvét nem szabad mereven kezelni. Éppen az mutatja használhatóságát, hogy az ilyen szabálytalanságokat felismerjük és értelmezni tudjuk.

A gerincesek hálásabb témának bizonyultak aktualisztikus vizsgálatok számára, mint a gerinctelen állatvilág. Azonban nem a rendszertani hely a lényeges, hanem az, hogy milyen jellegű és fokú kölcsönkapcsolat van az adott élőlény szervezetében a fosz-

\* Előadta a Magyar Földtani Társulat 1962. áprilisi 11-i előadóiülésén.

szilizálódásra alkalmas és alkalmatlan részek között. E tekintetben az egyes gerinctelen csoportok között igen nagy a különbség.

Tengeri szervezetekre jól alkalmazható az aktualizmus elve. A csökkentsősvízhez, édesvízhez vagy szárazföldi élethez való alkalmazkodás viszont a mai élőlényektől eltérő „megoldásokat” is eredményezhetett a földtörténeti múltban.

Minél több ma élő nem, sőt faj van egy fosszilis faunában (általánosságban: minél fiatalabb az), annál könnyebb a helyzet.

A gerinctelenek morfofiziológiája még nem eléggé fejlett, különösen, ami a környezet és a szervezet életműködései (főleg a vázépítés) közötti kapcsolatot illeti. Ugyancsak nincs tisztázva a szervek korrelációjának érvényességi foka és módja az egyes gerinctelen állatcsoportoknál. Nem ismerjük kielégítően táplálkozásélettanukat sem; pedig ez igen fontos lenne társulási viszonyaik megértéséhez. Általában a tengeri gerinctelenek környezet- és társulástana is kezdetleges fokon áll, a társulástanuknak még létjogosultsága is vitatott.

Ezért számos paleobiológiai kérdés megoldása mindenekelőtt neobiológiai (avagy „aktuopaleontológiai”) vizsgálatokat igényel.

A történeti morfológiában mind nagyobb jelentőségre tesz szert a mozaikfejlődés fogalma és az aránymérési (allometriai) módszer. Több, mint valószínű, hogy ősiségi sorok is jellemezhetők ilyen módon. A biometriát lehet alkalmazni paleopopulációkra, sőt azok egymásutánjára is, megfelelő számú és megtartású ősmaradványanyag esetén.

Igen érdekes lenne a  $\text{CaCO}_3$ -anyagcsere típusainak tisztázása és ezek függése a környezeti viszonyoktól. (Felvétel vegyület vagy ion formában, kiválasztás módja, részleges visszaszívódás, újrakiválasztás.) E problémák mai élettanának ismerete nélkül a fosszilis törpefaunák, „mellékalakok”, vázméret- és díszítésvariációk behatóbb megértése nem lehetséges.

Biogeokémiai szempontból különösen kívánatos lenne a vázrészekben is dúsuló mikroelemek, valamint a nagyobb százalékban is észlelhető Mg élettani szerepének ismerete.

A haladás és hanyatlás (progresszió és regresszió), bonyolódás és egyszerűsödés (differenciálódás és redukció) kérdése minden fejlődési sornál külön elemzést igényel.

Hasonlóképpen a „degeneráció” is, amely fogalomkör igen különböző egyszerűsödési és kóros jelenségeket, „negatív alkalmazkodásokat”, kedvezőtlen vagy éppen ellenkezőleg igen kedvező s így a kiválogatódás szerepét kikapcsoló körülményeket egyaránt magában foglal.

Ismételten megkísérelték már az őslénytan, a törzsfajlódéstan és az örökléstan eredményeinek és szaknyelvének egyeztetését, sajnos, még nem a legjobb eredménnyel. Pedig a törzsfajlódás kérdéseinek tisztázása csak e három tudományág eredményeinek szintézisétől várható.

A környezettanban (ökológia) nagy óvatosságra van szükség, mert egyazon nemzetség (genus) rokonfajainak igényei igen különbözőek lehetnek. Nem elégedhetünk meg egyes fajok környezeti igényeinek vizsgálatával; lehetőleg faunaegyütteseket kell vizsgálnunk. Az ökológiai vikariálás (környezeti helyettesítés) azt jelenti, hogy különböző környezethez különböző rokonfajok alkalmazkodtak. Ehhez járul a földrajzi vikariálás, vagyis, hogy egymástól elszigetelt, de igen hasonló életfeltételeket biztosító területeken ugyancsak rokonfajok élnek. E kettőt a paleontológiában összekapcsolhatja az időbeli vikariálás jelensége: egyazon területen, a környezet megváltozván, egy fajt egy másik, rokon faj vált fel; és különböző földtörténeti időkben, ugyanazon feltételek mellett, az ősiségi sor más-más tagjaként szereplő faj élt.

A társulástan (cönológia) alapegysége a biocönózis. Hogyan jelentkezik ez az ősmaradványanyagban? Az azonos litofációs (kőzetkifejlődési) rétegből kikerült ősmaradványtársaság az oritocönózis. Ez kevesebb alakot tartalmaz, mint a tafocönózis, az együtt betemetettek társasága, mert azok nem fosszilizálódtak valamennyien. A tafocönózis sem egységes, mert tagjai az esetek többségében nem egyszerre pusztultak el. Az együtt elhaltak a tanatocönózis tagjai. De ezek sem tartoztak okvetlenül egyazon élőlény (biotop) fajegyütteséhez (heterotipikus asszociációjához): plankton, nekton és bentos alakok pusztulhattak el egyszerre, pl. vulkáni porhullás következtében.

A valóban egy asszociációhoz sorolható ősmaradványokat foglaljuk össze egy őstársulásba (paleocönózisba). Ez egyrészt időben tágabb, mint az egykori élettársulás (biocönózis), másrészt annak számos tagja — sőt nem-fosszilizálódó élőlénycsoportjai teljesen — hiányoznak belőle. Az eredeti élettársulások tehát már elvileg sem rekonstruálhatók teljes mértékben, legfeljebb fő, jellemző vonásaik állapíthatók meg.

Nemcsak fajok vagy genuszok, társulások is lehetnek kitaratók (perzisztensek). Amennyiben ilyenek jellegzetes alakjait találjuk meg valamely rétegben, valószínűsít-hetjük az egész társulás egykori létét.

A társulásbeli helyettesítés (cönológiai vikariálás) lényege: valamely cönózis egy fajtát másutt (földrajzilag) vagy más időben (földtörténetileg) egy másik helyettesíti. Így szerencsés esetben a társulásban a fajok kicserélődését vizsgálva, a társulások egymásutánját (a cönózis-szukcessziót) is nyomon követhetjük, és visszafelé haladva az időben, a maiakhoz képest teljesen idegennek látszó társulásokat is rekonstruálhatunk.

Az őslénytani kifejlődés (biofációs) a kőzetkifejlődéssel (litofációs) együtt adja az adott réteg földtani kifejlődését (geofációsét). Az eszményi végcél a földtani kifejlődések teljes egymásutánjának feltárása, az összes kölcsönhatásokkal. Vagyis annak tisztázása, hogyan hatott egymásra az élettelen környezet és az élővilág. Ezt élettársulás-méretből kiindulva egészen életöv (bioszféra) méretig tisztázni kell majd, elvileg az első élőlényektől napjainkig. Így alkot majd egységet a múlt és a jelen biológiája; a „paleobiológia” és a „neobiológia”, amely mindkettő csak részélettudomány, „merobiológia”; egységes, szintetikus holo-biológiává fog egyesülni, nem kis részben az aktualizmus elvének alapján.

\*

A Bryozoa-vagy mohaállatok soksejtű, gerinctelen, másodlagos testüregű állatok. Jelenleg általában önálló törzsnek tekintik és az ős- és újszájúak (Proto- és Deuterostomia) közé helyezik őket.

A Phylactolaemata csoport édesvízi, mészvázata nem választ el. Így fosszilisán csak egy bizonytalan lelet ismeretes (*Plumatellites* a csehországi krétából). Wilson azonban ún. áttelelőcsírákat (statoblasztokat) vélt felismerni különböző édes- és csökkentsósvízi rétegekben, az ordoviciumtól a pleisztocénig. Ez azt jelentené, hogy már az ópaleozoikumban éltek mohaállatok az édesvízi életkörben, a maiakhoz hasonló alkalmazkodási képletekkel.

A Gymnolaemata csoport kevés kivétellel tengeri. Csökkentsósvízben kevés faj él, nagy egyedszámmal. Jó példa erre a dél-orosz és a magyarországi szarmata emelet zátony-jellegű bryozoás kifejlődése [A n d r u s z o v, N., B o d a J.].

A törzsnek több mint 150 családja, több mint 1000 neme, kb. 15 000 fosszilis és mintegy 5 000 ma élő faja van. Ma is élő fajok a jura időszakig visszamenőleg akadnak.

Szervezettanuk és egyedfejlődésük jól ismert. Anyagcseréjük annál kevésbé, pedig ez a vázválasztás miatt igen fontos lenne. Elterjedésükről elég sokat tudunk, de kevés a gyakorisági adat. Társulástani tekintetben elég jól áll a csoport kutatottsága.

### Szervezetten

A mohaállatoknál kezdetleges és fejlett sajátságok együtt találhatók (heteropisztikus" szervezet). Szervezetük egyes részei elsődlegesen egyszerűek, mások másodlagosan bonyolódtak, ismét mások pedig harmadlagosan egyszerűsödtek.

**E redeti kezdetleges tulajdonságok:** egyrétegű külhám, egyes, elszórt érzéklősejtek, bőrizomtömlő, csillangós sejtek, hímnősség.

**Fejlett bélyegek:** három fő részre (pro-, mezo- és metasómára) tagoldódó test; jól elkülönült izmok (simák és harántcsikoltak); szövettenilag jól tagolható emésztőcső; viszonylag bonyolult (garatfeletti idegdúcból, vagy agydúcból, perifériás, szimpatikus és diffúz hálózatból álló) idegrendszer.

**Egyszerűsödött jellegek:** elkülönült légzőszerv, véredényrendszer és kiválasztószerv hiánya.

Ezek a tulajdonságok önmagukban, sztatikusan tekintve egyáltalán nem „korrelatívák” és teljes mértékben indokolják azt a rendszertani besorolási zavart, melynek során a koralloktól (Tabulata csoport) a gerinchúrosokig (Graptolithoidea) a legkülönbözőbb szerveződési fokon levő élőlényekkel próbálták kapcsolatba hozni a Bryozóákat.

Fejlődésében tekintve ezt az egyenlőtlen állapotot mozaikfejlődéssel a következő tényezők hozhatták létre:

1. Áttérés a mozgó életmódról a helytűlő életmódra;
2. Áttérés a magános, egyedi életről a telepalkotásra;
3. Emellett az apró termet (viszonylag nagy testfelület) megőrzése.

Ezek hatását az alábbiakban részletezni fogjuk.

Csak azokat a mohaállat-típusokat ismerjük a múltból, amelyek karbonátos külső testfalat (ektocystát) választanak el. A ma nagy számban élő tisztán kítines vázú alakok őseiről semmit sem tudunk, hacsak fel nem tételezzük, hogy meszes vázúaktól származnak. Fordítva, lehetséges, hogy mészvázú alakok nem haltak ki akkor, amikor maradványaik eltűnnek, csak mészanyagcseréjük megváltozása miatt fosszilizálódásra alkalmatlannokká váltak. Ez a Cheilostomata rend esetében igen valószínű is.

A mai mohaállatok egyetlen faj kivételével telepes állatok. Valódi egyedközi váz (coenoskeleton) csak egyes egészen ősi típusoknál található a fosszilis Bryozóák között is. (A Tabulata-korallokra emlékeztető bélyeg.) Áttekintve az ősmaradványanyagot, a törzsfajlódás következő tendenciái állapíthatók meg:

az egyedek önállósága bizonyos mértékig csökken; szervezeti kapcsolatba lépnek egymással, másodlagos köztes váz (mesotheca) alakul ki; munkamegosztás jön létre a telepben, ez sokalakúságban (polimorfizmus) jelentkezik;

a telepalkotás mindinkább szabályossá, mértanivá válik.

Ez a folyamat lezajlott egyszer a földtörténet ókorában és megismétlődött a jurától máig. Ez bizonyos kulcsot ad a kezünkbe a paleozóos Bryozóák váz- és telepalkotásának, sőt polimorfizmusának megértéséhez is. Számításba kell azt is vennünk, hogy az ókori mohaállatok különleges, a maiaknál nem ismert polimorfia-alakjai esetleg annak tulajdoníthatók, hogy a Bryozoa-szervezet akkor még kevésbé egyszerűsödött le, s így a telepben sokoldalúbb munkamegosztásra volt szükség, mint ma.

### Életten

A mohaállatok törzsfajlódása morfofiziológiailag a következőképpen gondolható el:

Az ősalak kétoldalian részarányos, három fő testrészből álló, a tengerfenéken szabadon mozgó, magános állat lehetett („Probryozoon vagile”). Kétrészes kitinkutikulája, bőrizomtömlője, emellett elkülönült izmai, csoportosult érzéklősejtjei, nyílt vér-eredényrendszere, bőrlégzése, fejlett (metanefridiális) kiválasztószerve és idegrendszere lehetett.

A helytől életmódra való áttérés a szervezet lényeges átalakulását eredményezte.

A kétrészes váz helyett egységes kitinváz alakult ki. Megnőtt a tapogatók szerepe a gázcsereben. Az általános anyagcsereszint, a mozgásszükséglet csökkenése folytán, alábbszállt. A véredényrendszer és a kiválasztószerv elcsökevényesedett (maradványai: a „zsinórok” vagy funiculusok és a tapogatóközi szerv). A helytől életmód, az örvényző táplálékszerzés feleslegessé tette a bonyolult ingerválaszokat: az érzékeknek tömörülése megállt, az idegrendszer leegyszerűsödött. Csak egyes, továbbra is funkcionáló izmok maradtak meg elkülönülten (gyomorizmok, retraktor-izom).

A tapogatókoszorú végzi a táplálékszerzést, a lélegzést, és nagyrészt a kiválasztást is. Funkciója mind összetettebbé válik (bonyoluló fejlődés), a többi szerv viszont redukálódik (egyszerűsödő fejlődés). Mindez csak apró termet (viszonylag nagy testfelület) mellett lehetséges, kevés mozgás esetén.

A telepalkulás során az egyes egyedek egymással szöveti kapcsolatban vannak, testfolyadékcseré, sőt idegi kapcsolat is van köztük. Egyes szervek működését egyes egyedek végzik az egész telep számára. Vannak védekező és örvényző (vubracularium), táplálékmegragadó és tisztogató (avicularium), aljzathoz rögzítő (rhiuzoid), összekötő (stólón) és dajka-egyedek (oécium). Végül több egyed is összeolvadhat a fajfenntartás szolgálatában (gonozoécium).

Vagyis az egyed szervezete egyszerűsödik, a telep szerveződése bonyolódik.

A Ca-Mg-CO<sub>3</sub> anyagcserét vizsgálva, a következő sort állíthatjuk fel:  
kutikuláris hártya-kitinváz— aragonit— kalcit— dolomittal vegyes kalcit (1. ábra).

Ez a ma élőknél a rendszertani helytől és a környezeti viszonyoktól függ. Adott faj, sőt nem tagjai csak bizonyos határok közötti karbonáttartalmú külső testfalat választanak el. A tengerből az édesvíz felé haladva csökkent a váz szilárdsága (növekszik az oldékonysága), és a szerves váz mindinkább a szerves váz váltja fel.

Vázanyag		Tulajdonság	Környezet	Törzspejlődés fő iránya	
szervellen váz	<ul style="list-style-type: none"> <li>kalcit-dolomit</li> <li>kalcit</li> <li>aragonit</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>↑ csökkenő</li> <li>↑ olvadákonyság</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>↑ lengervíz</li> <li>↑ csökkent sósvíz</li> </ul>	paleo	neo
szerves váz	<ul style="list-style-type: none"> <li>kitin</li> <li>kutikula</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>↑ szilárdság</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>↑ édesvíz</li> </ul>		

1. ábra. A vázanyag kapcsolata a környezettel és törzspejlődéssel  
Fig. 1. Corrélation du matériel de la squelette avec le milieu et la phylogénèse

Törzsfajlódéstanilag először a szerves váztól a dolomitos kalcitvázig, majd — több párhuzamos ágon „visszafelé” — a szilárd váz elcsökevényesedése irányában haladt a fejlődés, egyszer a paleozoikumban, egyszer pedig a jurától napjainkig.

Vagyis a Bryozóák tevékeny szerepe a biogeokémiai Ca, Mg és CO<sub>2</sub> köriorgalomban kétszer nőtt meg és hanyatlott le a földtörténet során. A triász a két fellendülés közötti hullámvölgybe esik. Talán így értelmezhető, hogy alig-alig szolgáltat mohaállat-ősmaradványokat, noha karbonátos üledékekben a karbonátos vázat elválasztó szerkezetekben igen gazdag.

A MgCO<sub>3</sub> a 12%-ot is elérheti. Egyes alakoknál következetesen PO<sub>4</sub> kíséri. Ez esetleg a Brachiopodákkal való biogeokémiai rokonságra utalhat. A *Plumatella fungosa* testfolyadékából kimutatott vanádium pedig az *Ascidia*k vérfestékének vanádiumára utalhat.

A váz különböző átalakulásokon megy keresztül a fosszilizálódás során. A szerves, lágyrészek természetesen elpusztulnak, sőt a finomabb mészsanyagú vázképződmények is letörnek, az apró pórusok pedig — különösen meszes üledékképződés esetén — kitöltődnek.

Agyagos—márgás üledékképződés során a mészvázdarabok beágyazódnak és jó megtartásban megmaradhatnak (pl. a kolozsvári felsőeoécén-bryozoás márgában). Mész-képződés során a kialakuló kőzet alkotórészeivé válnak, reszorpciós jelenségek figyelhetők meg rajtuk (a Budai-hegység felsőeoécén bryozoás mészkő-kifejlődésében).

Az eredetileg aragonitos váz is átkristályosodik kalcitvá. Nagy Mg<sup>++</sup>-tartalmú víz esetén vagy magnéziumhalmozó algákat is tartalmazó zátonykifejlődésben (bizonyos mértékig ilyenek a Corallinaceák is) a vázak bizonyos dolomitosodása következhet be.

A budai Bryozoa-anyagon különösen jól megfigyelhető a szelektív kovásodás jelensége, amely nagyobb mértékben érinti a Bryozoa-vázakat, mint a bezáró kőzetanyagot (bár kivételek akadnak).

Néha vasas kitöltés is megfigyelhető a vázak nyílásaiban. Ez a szervesanyag bomlásakor felszabaduló kénhidrogén reakciójából származtatható pirit vagy annak oxidációs termékeként limonit.

Sajátságos jelenség a Bryozóák ún. „degenerációja”. A zoéciumban nagy „barnatest” képződik; az állat lágytestének minden más része felszívódik. Végül a barnatest szétesik, távozik a vázból, s ekkor a lágytest regenerálódik.

A barnatestben salakanyagok halmozódnak fel; tehát a telep anyagcseréjének sajátos kiválasztási jelensége ez.

Többnyire nem valódi regenerációról van szó, hanem bimbózással új egyed képződik, amely „belenő” a régi tokocskába (cystidiumba). Ha azonban a régi egyed szerveinek pusztulása nem volt teljes, regenerációs központ maradt meg.

Világos, hogy ennek a jelenségnek semmi köze a törzsfajlódéstanai értelemben vett „degenerációhoz”. Éppen ellenkezőleg, itt az állatcsoport nagy újraképző képessége nyilvánul meg mind egyedi, mind telep-vonatkozásban. Az anyagcsere bármely eltérése a kiválasztandó, káros anyagok felszaporodása irányában fokozott barnatestképződést eredményez, és az egyed pusztulására vezet. Ezt jól ellensúlyozza a regenerációs képesség.

A mohaállatok törzsfajlódésében van bizonyos „törekvés” a helyváltoztatási képesség visszanyerésére. Egyik megoldás: a telep nyálkás bevonatot választ ki maga alá és ezen „szánkázik” (*Cristatella mucedo*). A másik: a mohaállat újra egyedivé és mozgékonyvá válik (*Monobryozoon ambulans* a kielii tengerpart „pszammon”-jában, teugervizes homokjában). Ez azonban nehézkes helyváltoztatás; az elcsökevényesedett izmok nem alakulnak ki újra, a törzsfajlódés itt sem bizonyul visszafordíthatónak (a Dollotörvény értelmében).

## Egyed- és törzsfajlódéstan

A belsőleg megtermékenyített petesejt vagy azonnal távozik az anyaállat testéből, vagy az ún. dajkaegyed (oóciium) testüregében fejlődik egy darabig, majd szabaddá válik; vagy pedig még tovább marad a telepben, ún. költőtasakokban (gonozoóciium), amelyek olykor több egyed összeolvadásából alakulnak ki. Valószínű, hogy ez a három eset az ivadékvédelem fejlődésének három állomását jelzi.

A lárvatípus családra jellemző. Az ún. cyphonauta lárva tehetetlenül sodródik, környezeti hatásokra igen érzékeny (ez a mohaállat életének legkényesebb szakasza, „legstenőkebb stádiuma”). Mintegy 24 óra elteltével megtelepszik; szilárd aljzatot keres (szubsztrátumszelektivitás), ha más nincs, kagylóhéjra vagy barna- és zöldalgák felületére tapad rá. A megtapadó lárva kettős kitérteknőt fejleszt és a telep őstagja (ancestrulája) fejlődik ki belőle. Ez mély átalakulással (metamorfózissal) történik, a lárvaszervek szétesnek (hisztolízis) és a tagolatlan szövetmasszából újonnan differenciálódnak az állat szervei. Az átalakulás menete az egyes rendekben igen különböző.

Az őstag gyakran valamely más, ősbibb típusú faj egyedéhez (általában annak őstagjához) hasonlít. Ez bimbózással, ivartalanul szaporodik tovább, így alakul ki a telep. Ez a folyamat az asztogenezis, melynek során örökléstanilag tekintve tiszta származéksor (klón) jön létre, ivaros szaporodás közbeiktatódása nélkül.

Az asztogenezis során az egyedek fokozatosan felveszik a faj jelenlegi, végleges szervezetségi alakját. (Kialakul a telep „érett”, matura részé.) Többalakú fajoknál a szabályoktól eltérő egyedek a telepfejlődés során egyre gyakoribbak és egyre különlegesebbek.

A telepfejlődés és törzsfajlódés között mutatkozó hasonlóság számára, az egyed- és törzsfajlódés közötti összefüggést kimondó Müller-Haeckel-féle biogenetikai alapszabály mintájára, az asztogenetikai szabály elnevezést javasolom.

Mai ismereteink szerint a mohaállatok a kambriumban tűnnek fel először (*Archaeotrypa*, Fritz 1947). Ez leginkább a Cyclostomata rendhez kapcsolható. Ezért S w i n n e r t o n a Cyclostomata-típust tekinti ősinék, s ebből származtatja a többi rendet. B o r g és S i l é n viszont mind az öt rendet egy ősi „*Probryozoa*” alakból vezeti le, s ettől származtatja a Phylactolaemata csoportot is. Valószínűleg az utóbbi álláspont a helyes (2. ábra).

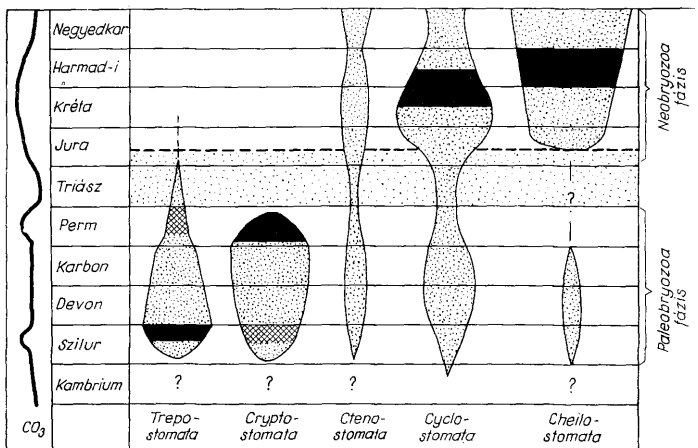
A szilurban már négy rend van biztosan képviselve (Trepostomata, Cryptostomata, Cyclostomata, Ctenostomata), de irtak le feltételesen Cheilostomatának tekintett alakokat is (*Palescharidae*). E rendek fejlődése a párhuzamos fejlődés szép példája.

A szilur időszak a mohaállatok első nagy fellendülési ideje, a Trepostomaták vezető szerepével (*Monticulipora*) és a Cryptostomaták alárendeltebb jelentőségével. A fiatalabb paleozoikumban a szerep megcserélődik, a Cryptostomaták válnak uralkodókká (*Fenestella*, *Archimedes*, *Acanthocladia*). Mindkét rend zátonyalkotó is; a Bryozozátányok a szilurban még korallokkal együtt, a permben inkább már önállóan találhatók.

Ezt az első nagy fejlődési hullámot „paleobryozoa fázisnak” nevezhetjük.

A földtörténeti ókor vége éles határvonalat jelent. Eltűnnek a Cryptostomaták; egyetlen Ctenostomata családot ismerünk a triászban (*Vinellidae*); a Trepostomatákat csak néhány bizonytalan lelet képviseli (*Dyscritella* a nóri emeletben, *Monotrypa* a krétában!). Új típus alig lép fel. A triász időszak már említett Bryozoa-szegénységéig eltel.

A jura időszak a Cyclostomaták nagy fellendülésének kezdete. A Cheilostomaták felvirágzási ideje pedig a felsőkréta—paleogén. Ekkor a Cyclostomaták már hanyatlani kezdenek. Megismétlődik a Trepostomaták és Cryptostomaták esete. A harmadidőszakban a Cheilostomaták fokozatosan előtérbe nyomulnak a Cyclostomatákkal szemben; erre a jelenségre még rétegtani skálát is állítottak fel.



2. ábra. A Bryozoa rendek törzsfjlődési vázlat

Fig. 2. Esquisse phylogénétique des ordres des Bryozoaires

A kréta végén és a harmadidőszakban a Bryozoaák újból zátonyalkotóak is, de jóval szerényebb méretekben; „lemaradtak” a zátonyalkotó korallokkal folytatott versenyben (Hexacorallia!).

Ez a mezozoikumban megkezdődött időszak a „neobryozoa fázis”.

Az ötödik rend, a Cyclostomaták, semlegesesen kísérik a többieket az egész földtörténet folyamán.

Tehát kétfázisú, progresszív törzsfjlődéssel van dolgunk, amelynek második virágzási szakasza még nem zárult le teljesen. Ez a törzsfjlődésmenet hasonlít a We d e k i n d-féle ó- és újhellénita Foraminifera-fázishoz. Ez talán a mindkét állatcsoport számára táplálékul szolgáló (növényi) mikroplankton alakulásával hozható kapcsolatba.

A két-két „versengő” rendnél az alaktani jelek megjelenése, alakulása többé-kevésbé párhuzamos. Így „immaturus” és „maturus” telepész fellép a Trepostomatáknál és a Cryptostomatáknál egyaránt; egyes kréta időszaki Cyclostomatáknál operculum, sőt avicularium-jellegű képződmény mutatkozik, ami egyébként Cheilostomata-jelleg.



A paleobryozoa fejlődési hullám egyes jelenségei, mint részben már láttuk, a neobryozoa szakaszban megismétlődnek. Például a Cryptostomaták „hemiseptumait” operculum-tartóként értelmezik. Diaphragmák és mesopórusok nemcsak Trepostomatáknál, hanem egyes Cyclostomatáknál is előfordulnak. Barnatestképzés a Trepostomatáknál és Cheilostomatáknál egyaránt van.

## Környezetten

A mohaállatok leginkább a sziklás vagy gyorsan szilárduló mészszipos aljzatot kedvelik. Átszellőzött, mozgatott, növényi planktonban gazdag vizet igényelnek. Nyugodt vízben gyakoriak az ágas-bogas, fennőtt telepalakok; mozgatott vízben lapos, kúszó, bekérgező telepek jellemzőek. Egyazon faj telepformájára is hatással van a vízmozgás. Pl. a *Batopora „conica”* a *Batopora radiata* faj nyugodt vízben élt ökotípusának tekinthető.

Az áramlások a mohaállatok lárvállapotban való elterjedésére vannak hatással.

Sok mohaállat él a sekélytengerben 10–500 m között, tehát a szárazföldi párkányon és a kontinentális lejtő felső szakaszán. Ezen alul ritkábbak. Mélytengerből (5000 m) csak egyetlen faj ismeretes. A ma élő fajok általában tág mélységhatárok között életképesek (eurybathok). A budai felsőeocénből is előkerült, de ma is élő *Micropora coriacea* például a partszegélytől 500 m-ig él. Azonban valamely faj n a g y s z á m b a n dominánsan való megjelenésének szűkebb határok közötti mélységoptimuma van. Nagyobb fajszámú együttes esetén a mélységviszonyok „villába foghatók”.

A túlerős fényt kerülik, inkább árnyékkedvelők.

Sótartalomigényük igen különböző. Vannak kifejezetten euryhalin fajok is. A sztenohalinok között pedig különféle koncentrációigényűek találhatóak, még kizárólagosan édesvizek is. Így tehát az egykori közeg sótartalma is csak az egész együttes tekintetbevételével jellemezhető.

Hőmérsékleti igényeik is nagyon változatosak. Sztenoterm és euryterm alakok egyaránt vannak. Ennek megfelelően vannak kozmopolita fajok, de vannak meleg tengerekre szorítózkodók, és vannak csak hűvösebb vizekben élők is. Ezért e téren is az együttes egésze mérvadó. Annál inkább, mert ma trópusinak ismert genuszok (*Metrarabdotos*) előkerültek biztosan mérsékelt égövi üledékekből is.

Helyettesítési (vikariálási) jelenségek jól nyomozhatók. Így a Budai-hegység felsőeocén Bryozoa-faunájában 5 genusz 2–2 faja között mélységbeli helyettesítés volt kimutatható. (Elöl áll a sekélyebb vízben gyakori alak):

*Micropora polysticha* — *M. coriacea*

*Steginoporella haidingeri* — *S. elegans*

*Entalophora pulchella* — *E. proboscidea*

*Spiropora catenata* — *S. serrata*

*Hornera frondiculata* — *H. concatenata*.

Földtani szempontból fontos, hogy az ún. „bryozoás” és az ún. „budai” márga a z o n o s litofációs típusában más-más alakok találhatóak. Ez időbeli vikariálásra utal: a budai márga valamivel fiatalabb képződmény a bryozoás-márgánál, nem homokrón, legfeljebb homotax kifejlődés. [Bővebben l. 11.]

## Társulástan

A mohaállatos életközösségek (biocönózisok) leggyakoribb tagjai a vörös-, zöld- és barnamoszatok, csöklakó gyűrűsférgesek, tízlábú rákok, egyes csigák, tengeri sünök, elvívte pörgekarúak.

A Budai-hegység felsőeocén bryozoás képződményeiben ezek mind meg is találhatóak. A gyakorisági viszonyokat is vizsgálva, meglepő egyezés van a mai Adriai-azonos egyes élettársulásaival. Így a mai *Lithophyllum*—*Cellepora*—*Serpula* társulás jól azonosítható. A *Crisia*—*Idmonaea atlantica*—*Oncousoecia varians* „hármás” pedig ilyen együttesben ma is él. Ez az általam ismert legkitartóbb (legperzisztensebb) társulás.

Arra is bőven van példa, hogy a fosszilis „paleocönózis” több „biocönózis” fajait együtt tartalmazza.

Jól vizsgálható volt a társulások változásának menete is. Ezt itt a part távolodása és a tenger bizonyos mélyülése határozta meg. Ez közvetve hatott az együttesek alakulására, az aljzat, az algatenyészet, a vízmozgatottság és vizeszsátság változásán át. Eredmény: a gyakorisági viszonyok megváltozása, az együttes összetételének átalakulása, a már említett mélységbeli és időbeli helyettesítésekkel.

A Budai-hegység felsőeocén tengeri faunája a tengerelnyomulás során Észak-Olaszországból származik. A felsőeocénben sekély peremtengeri összeköttetés volt Délkelet-Szlovákián át az Erdélyi-medencével is. E kettős hatás eredménye volt, hogy közeli rokon, hasonló igényű fajok éltek (ideiglenesen) egymás mellett.

Az eocén végére a társulások között egyszerű jött létre, sok alak a környezeti tényezők és a versengés kiválóató hatására kimaradt. A kettős eredetből származó túltelítettség egyenesen telítetlenségbe csapott át.

A Dunántúl eocénvégi kiemelkedése megszakította a közvetlen, sekélytengeri kapcsolatot Olaszországgal, s az alsóoligocénben északi, németországi hatás érvényesült. A német faunaterület alakjai bevándoroltak az itteni fellazult társulásokba (elsősorban Molluscákra gondolunk itt). Az új körülmények (lehűlés, agyagosabb üledékképződés) ezek számára voltak kedvezőbbek. Az eocén maradványalakokat fokozatosan elnyomták, kiszorították.

\*

Elsősorban arra szerettem volna felhívni a figyelmet, hogy az aktualizmus elvének öslényntani alkalmazásánál mindig az adott élőlénycsoport, rész-tudomány és földtani kor tekintetbevételével, más-más módon kell eljárni. Ősмарadvány társaságok ilyen kritikai elemzése, meggyőződés szerint, hasznos lesz mind a földtani, mind pedig a biológiai tudományok számára.

## IRODALOM — BIBLIOGRAPHIE

- I. Andrussov, N.: Die fossilen Bryozoenriffe der Halbinsel Kertsch und Taman. — 2. Bassler, R. S.: Bryozoa. („Treatise on Invertebrate Paleontology”, part G.) Kansas, 1953. — 3. Beringer, G. Chr.: Geschichte der Geologie und des geologischen Weltbildes. Stuttgart, 1954. — 4. Bodaj, J.: A magyarországi szarmata emelet és gerinctelen faunája. A MÁFI Évkönyve XLVII. k. 3. f. Budapest, 1959. — 5. Bogsch, I.: Öslényntani munkamódszereink hiányosságai. Földtani Közlöny, LXXXVII. k. 1. sz. Budapest, 1957. — 6. Buge, E.: Bryozoaaires. („Traité de Paléontologie”, I.) Paris, 1952. — 7. Canu, F., Bassler, R. S.: North American Early Tertiary Bryozoa. I—II. Washington, 1920. — 8. Cori, C. J.: Bryozoa. (Kükenthal's „Handbuch der Zoologie”, Berlin, 1941. — 9. Cuénot, L.: L'évolution biologique. Les faits, les incertitudes. Paris, 1951. — 10. Cuvier, G.: Recherches sur les ossements fossiles. (IV. ed.) Paris, 1834. — 11. Dudich E., ifj.: A Budapest-környéki felsőeocén és alsóoligocén ösföldrajzi és öséletteni viszonyai. (Doktori értekezés. Bp. 1959. Rövidítve németül az Ann. Univ. Eötvös sect. Geol. tom. II. Bp. 1959.) — 12. Ekman, S.: Zoogeography of the Sea. London, 1953. — 13. Faludi, B.: Phylogenetika. (Egyetemi jegyzet.) Budapest, 1958. — 14. Gekker, R. F.: Bevezetés a paleoökológiába. (Oroszul.) Moszkva, 1957. — 15. Hedgpeth, J. W. (ed.): Treatise on Marine Ecology and Paleocology. vol I—II. Baltimore, 1957. — 16. Hennig, E.: Wesen und Wege der Paläontologie. Berlin, 1932. — 17. Kolosváry, G.: Adriai mohaállat-társulások. Melléklet a Tenger 1943 1—3. számához. — 18. Kostojanc, H. Sz.: Az összehasonlító élettan alapjai. Budapest 1959. — 19. Marcus, E.: Mosdyr. (Bryozoa eller Polyzoa). „Danmarks Fauna”. København, 1940. — 20. Müller, A. H.: Lehrbuch der Paläozoologie. I—II. Jena, 1958—60. — 21. Nalivkin, D. V.: Fáciestan. (Az üledékképződés földrajzi feltételei.) I—II. (Oroszul.) Moszkva—Leningrád, 1956. — 22. Remane, A., Schlieper, C.: Die Biologie des Brackwassers. Stuttgart, 1958. — 23. Schindewolf, O. H.: Paläontologie, Entwicklungslehre und Genetik. Kritik und Synthese. Berlin, 1936. —

24. Schindewolf, O. H.: Über Mosaikentwicklung. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte, Stuttgart, 1957. — 25. Sloss, L. L.: Paleontologic and lithologic associations. — Journal of Paleontology, 1958, 4. — 26. Smith, G. A.: Állatfejlődés II. Budapest, 1961. — 27. Straussl.: Geologische Fazieskunde. MKFI Évk. XXVIII. k. Bp., 1928. — 28. Sylvester-Bradley, P. C.: The description of fossil populations. Journal of Paleontology, 1958, 1. — 29. Telegdi-Roth K.: 'Ősállattan. Budapest, 1953. — 30. Termier, G. et H.: Généralités sur les Invertébrés fossiles. ('Paléontologie Marocaine' I.) Paris, 1947. — 31. Termier, G. et H.: Histoire géologique de la biosphère. Paris, 1952. — 32. Vadász E.: A földtan fejlődésének vázlata. Budapest, 1953. — 33. Vigneaux, M.: Révision des bryozoaires néogènes du bassin d'Aquitaine et essai de classification. Mém. Soc. Géol. France, N. S., XXVII, 1-3. Paris, 1949. — 34. Walther, J.: Die Methoden der Geologie, als historische und biologischer Wissenschaft. Wien, 1926. — 35. Zálányi B.: Őséletközösségi kutatások az Alföld neogénjében. A MTA biol. oszt. közleményei I. I. Budapest, 1952.

### Application du principe de l'actualisme biologique à l'examen des Bryozoaires fossiles

DR. E. DUDICH JUN.

L'auteur présente un bref aperçu sur le rôle du principe de l'actualisme et sur les possibilités de son application à la paléobiologie, dans les domaines de la morphologie, de la physiologie, de l'ontogénie de la phylogénie, de l'écologie et de la cénologie, par rapport spécial à l'évolution mosaïquée. Il prend parti en principe en faveur de l'unité de la paléo- et néobiologie, c'est à dire, en faveur de la holobiologie.

Il résume les conclusions qui peuvent être tirées concernant les Bryozoaires.

Dans l'organisme de ceux-là, les propriétés primitives, celles secondairement différenciées et celles tertiairement réduites se présentent en ensemble. Cet état semble avoir été créé par les facteurs suivants procédant par une évolution mosaïquée: (1) changement du mode de vie vagile au mode de vie sessile, (2) passage de la vie solitaire à la formation de colonies, (3) conservation de la taille menue (superficie de corps relativement grande).

Tendances générales: l'organisme de l'individu se simplifie; la structuration de la colonie se complique; il s'établit une division de travail et une polymorphisme dans la colonie; la formation de colonies devient de plus en plus régulière au sens géométrique.

La solidité ou solubilité de la squelette (calcite mixte à chitine — aragonite — calcite dolomie) dépend aussi de la salinité du milieu, mais elle se changeait d'une manière caractéristique également au cours de la phylogénèse qui se manifesta par deux maxima de la teneur en carbonates. En cet égard, le Triassique tombe au minimum. Il est possible que c'est à cause de cela que le nombre des Bryozoaires connus de cette période est bien réduit.

Trois degrés de la protection de progéniture paraissent être développés.

Au cours de l'astogénèse l'ancestrule ressemble à celle des types plus anciens; l'organisation finale de l'espèce et sa polymorphisme se développent plus tard, au procès de la formation de colonies. (Règle astogénétique à l'exemple de l'axiome biogénétique.)

Les cinq ordres des Bryozoaires de type Gymnolaemata se développaient parallèlement à l'archéotype hypothétique („Probryozoon vagile"). L'Ordovicien-Permien représente la première grande période de virence. Cette période était caractérisée par la concurrence des ordres Trepostomata et Cryptostomata initialement avec la dominance du premier et ensuite avec celle du deuxième. C'est la phase paléobryzoaire. Le Jurassique — Holocène est la deuxième période de virence, notamment la phase néobryzoaire. Pendant cette période se sont les Cyclostomates et les Cheilostomates qui se rivalisent et la proportion se montre de plus en plus en faveur des derniers. Ce cours phylogénétique ressemble à la phase paléo- et néohellénite distinguée par Wedekind chez les Foraminifères.