

PALEONTOLÓGIA

- jegyzet -

Az állatvilág rendszere

Az egysejtű állatokat a telepes növényekkel együtt a Protistákhoz sorolják. Az egysejtűek (Protozoa) és a többsejtűek (Metazoa) között elég nagy az eltérés. Ez mind a test méretében, mind pedig a felépítésében megmutatkozik. Megszokták különböztetni az álszöveteseket a valódi szövetes állatoktól is. Az álszövetesek (Parazoa) esetében a testsejtek (szomatikus sejtek) elkülönülnek a szaporodási sejtektől (generatív sejtek), de azonos felépítésű és működésű sejtekből álló szövet azonban még nem alakult ki. Az álszövetesek (Parazoa) közé mindössze egyetlen állattörzs tartozik, a szivacsok.

A többsejtűek többsége valódi szövetes (Eumetazoa). Ezek alacsonyabbrendű csoportjainál a test 2 rétegből épül fel : a külső- és a belső csíralevélből (ektodermából és entodermából). Az entoderma veszi körül a gasztrális üreget, a cölenteront vagy ürbelet. Ezért ezeket az állatcsoportokat még Coelenteratának is szokták nevezni. Ide tartoznak a csalánozók (Cnidaria) a bordásmedúzák (Ctenophora). A többi Eumetazoának három csíralevele van: ektoderma, entoderma és a köztes mezoderma.

Az ürbelűek sugarasan részarányos testfelépítésűek, míg a fejlettebb többsejtűek kétoldalian részarányosak (Bilateria). A Bilateriák döntő többségénél az egyedi fejlődés során az ősszáj (protosztóma) megmarad, és a végbélnyílás másodlagosan alakul ki. Ezek az ősszájúak (Protostomia). Az ősszájúaknál a központi idegrendszer a hasi (ventrális) oldalon húzódik, és a váz általában ektodermális eredetű. A mai állatvilágnak mintegy 95%-a az ősszájúakhoz tartozik. A fejletlen ősszájúaknak még nincs mezoderma eredetű, önálló, folyadékot tartalmazó testüregük (cölóma). Ezek az önálló testüreg nélküliek (Acoelomata). Az Acoelomata törzscsoportba sorolhatók a laposférgek (Plathelminthes), a zsinórférgek (Nemertini), a nyelesférgek (Kamptozoa), a hengeresférgek (Nemathelminthes) és az elő-gyűrűsférgek (Priapulida). Szelvényezetlen, de cölomás felépítés jellemzi a fecskendőférgeket (Sipunculida), a puhatestűeket (Mollusca) és a sünférgeket (Echiurida). Ezzel ellentétben szelvényezettség jellemzi a gyűrűs férgeket (Annelida) és az ízeltlábúakat (Arthropoda). Ezt a két törzset az Articulata törzscsoportba foglalhatjuk. Kevés testtájú (Oligomer) ősszájúak a tapogatókoszorúsok (Tentaculata). Ezek egyes feltevések szerint közel állnak a kevés testtájú újszájúakhoz (Oligomer Deuterostomia).

Az újszájúak (Deuterostomia) fejlett Bilateriák, melyeknél az ősszájnyílás az egyedfejlődés során végbélnyílássá alakul, míg az új szájnyílás másodlagosan keletkezik. Ezeknél a központi ideg-

rendszer a háti (dorzális) oldalon húzódik és a váz általában mezodermás eredetű.

A kevés testtájú (Oligomer Deuterostomia) újszájúak törzscsoportjába sorolhatók a nyílférgek (Chaetognatha), a szakállasok (Pogonophora), fél-gerinchúrosok (Hemichordata) és a tüskésbőrűek (Echinodermata). Az újszájúak másik nagy törzscsoportjába tartoznak a gerinchúrosok (Chordata). Ebben a törzscsoportban megkülönböztethetők a zsákállatok (Tunicata), a koponyátlanok (Acrania) és a gerincesek (Vertebrata).

Kihalt törzsek beillesztése a ma általában elfogadott rendszerbe sok nehézséggel jár. Több olyan fosszilis csoportot ismerünk, amelyek egyetlen ismert törzsbe sem sorolhatók, mégsem nevezzük el törzset róluk, mivel ezzel megnehezítenék a rendszer áttekinthetőségét.

Gyakorlati szempontok mérlegelésével az őslénytanban általában elkülönítjük a gerincteleneket (Invertebrata) a gerincesektől (Vertebrata).

Egysejtűek

Az egysejtűek (Protozoa) az állatvilág legegyszerűbb és egyben legősibb tagjai. Az ostorosoknak (Flagellata) fotoszintetizáló szintestecskékik vannak és az autotróf táplálkozáson kívül heterotróf táplálkozást is folytatnak, a kétféle táplálkozásmód pedig napi ritmusban váltakozhat.

Az egysejtűek egy vagy több sejtmagvúak. Amikor a sejtmagok egyformák, az ivaros szaporodás összeolvadás útján megy végbe (kopuláció). A különböző sejtmagvúaknál rendszerint az ivaros szaporodáskor az egyesülés csak átmeneti (konjugáció), ami megkönnyíti a sejtmagcserét.

Az egysejtűek öt altörzse közül a gyökérlábúak (Rhizopoda) a legjelentősebbek. Testük alakváltoztatásra képes, és a helyváltoztatás állábakkal (pseudopódium) történik. A gyökérlábúak a kambriumtól máig élnek. Legfontosabb osztályaik a likacsoshéjúak (Foraminifera) és a sugárállatkák (Radiolaria). Jelentős még a csillósok (Ciliata) altörzse.

Likacsoshéjúak

A likacsoshéjú foraminiferák (Foraminifera osztály, Foraminiferida) őslénytani és földtani szempontból a legfontosabb egysejtűek. Nevüket nyílásokkal (forámen) áttört vázukról kapták.

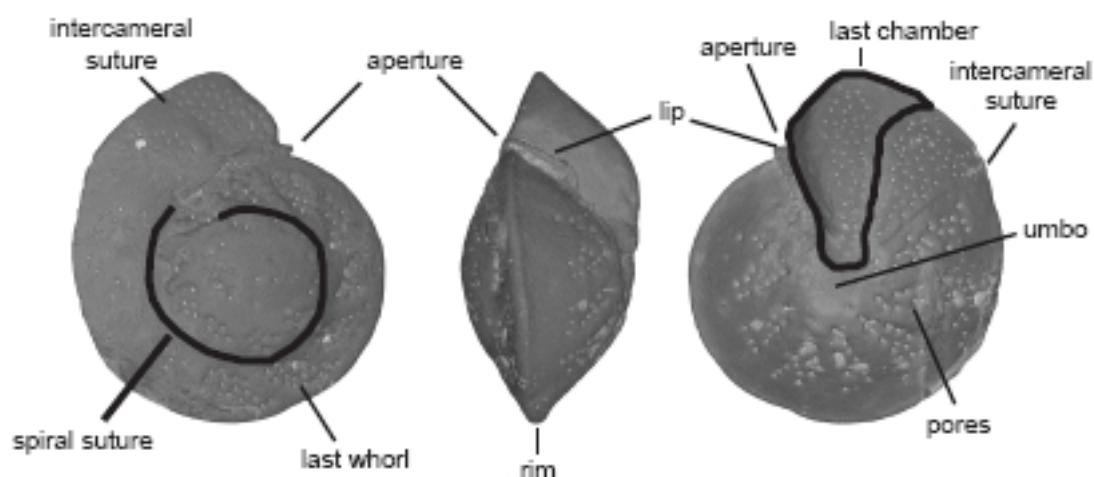
A Foraminifera-fajokra általában jellemző, hogy:

- állábaik elágazóak, fonálszerűek vagy hálózatosak
- vázuk szilárd, kamrázott és perforált

- többnyire kis méretűek
- nemzedékváltkozással szaporodnak

A Foraminifera-fajok, akár csak a többi gyökérlábú, állataik segítségével mozognak és táplálkoznak. Az állatok ugyanis a szájadékon (apertúra) vagy a váz apró nyílásain (perforáció) keresztül kinyomulnak a vázból és körülveszik azt. Ilyen értelemben tehát a foraminiferáknak belső vázuk van, ami nem kívülről borítja az állatot, hanem csak a belső sejtplazmát védi. A mai leggyakoribb foraminiferáknak a váza nemcsak a fizikai és kémiai hatásoktól védi az állatot, hanem "melegház" szerepe is van. Sok foraminifera ugyanis moszatokkal él együtt, és az üvegszerűen átlátszó falon keresztülhatoló fény megkönnyíti a moszat számára az asszimilációt.

Vázuk egy- (monotalámia) vagy több (politalámia) kamrából áll. Az első kamra a prolokulusz. A többkamrások sejtplazmája a növekedés során a prolokuluszból nyomul ki, és felveszi az új kamra alakját, még mielőtt az új kamra falát elválasztaná. A kamrák közti válaszfalakat szeptumnak nevezzük. A kamrák kapcsolatban állnak egymással, ugyanis a foraminifera sejtplazmája az összes kamrát kitölti, vagyis az állat egyidejűleg az egész vázát lakja.



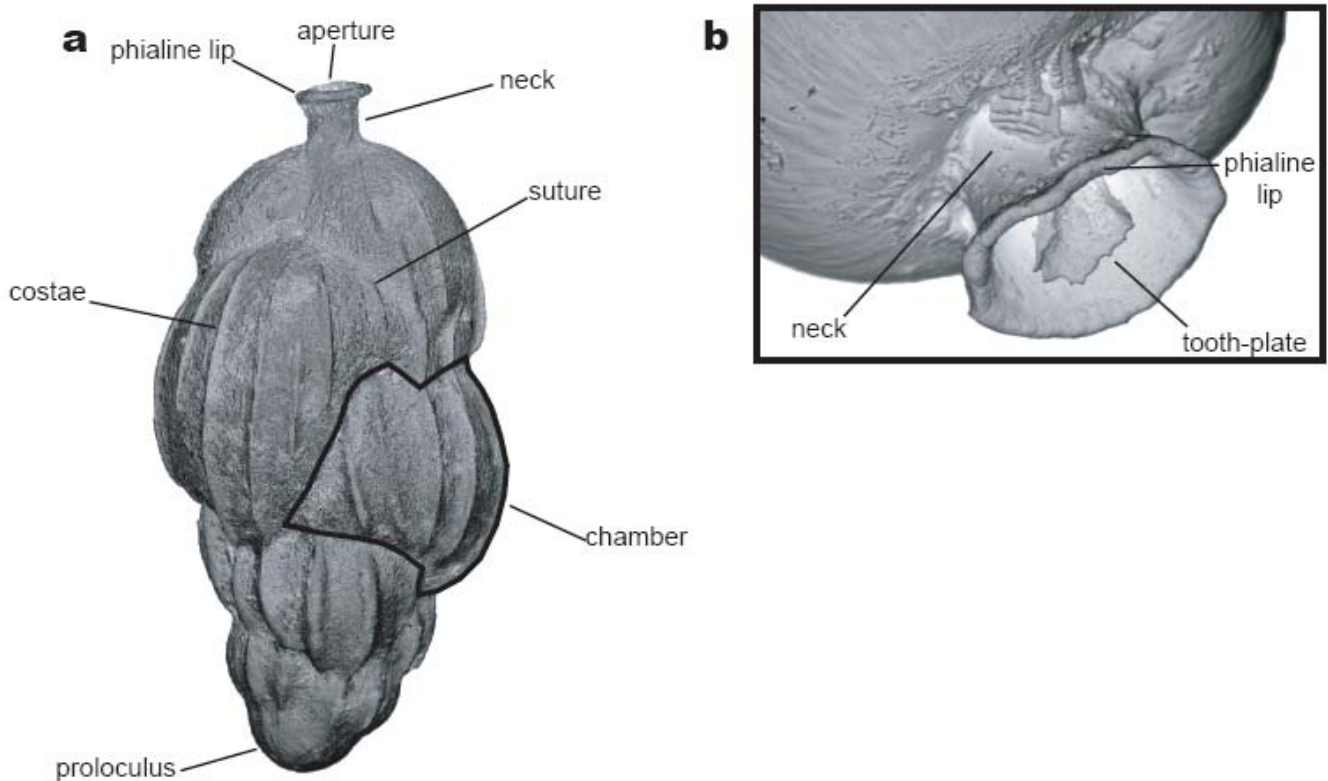
Többkamrás foraminifera (*Cibicides*) morfológiai bélyegei (Schweizer nyomán)

A kamrák alakja és egymáshoz való illeszkedése igen változatos. Lehetnek gömbölyű, tojásdad, orsószerű, henger alakú, szögletes stb. kamrák. Illeszkedési módjuk szerint megkülönböztetjük az egy-, két- vagy háromsoros, egy síkban vagy csigavonalban felcsavart, félkanyarulatnyi kamrákból összetett stb. vázakat.

A kamraelrendeződés és a vázszerkezet megismerését a vékonycsiszolatos vizsgálatok segítik. Mivel a kezdőkamra alakja és mérete rendszertani bélyeg, ügyelni kell arra, hogy a csiszolat síkja lehetőleg metssze a prolokuluszt.

A váz apró likacsai is jellegzetesek lehetnek, ennél azonban sokkal fontosabb rendszertani bélyeg a szájadék, amelynek alakja, helye és módosulása nagyon változatos. A szájadék lehet kör

alakú, félhold alakú, résszerű, csillag alakú, szitaszerű stb. A szájadék gyakran az utoljára épült kamra csúcsi részén helyezkedik el, de lehet a kamrák peremi részén is, vagy pedig belül, a köldök-tájon. Az elsődleges szájadék mellett több kamrán másodlagos apertúra keletkezhet. A szájadékot ajak-, fog-, nyelv- vagy lemezszerű képződmények szűkíthetik le. Lehetséges, hogy a lemez részben vagy teljesen lezárja az elsődleges vagy másodlagos szájadékot, és a szájadék alatt vagy a kamrafal és a lemez között járulékos szájadék alakul ki. Előfordulhat az az eset is, hogy a szájadék befelé, a kamra irányában csőszerű szifóban folytatódik.



Többkamrás foraminifera (*Uvigerina*) morfológiai bélyegei (Schweizer nyomán)

A váz felülete lehet sima vagy díszített. A díszítés különösen az üvegszerű vázú formákat jellemzi. A leggyakoribb díszítőelemek a bordák, a lemezek, a taréjok, a csomók, a tüskék, stb.

A foraminiferák vázanyaga nagyon változatos. A legősibb alakoknál szerves, pszeudokitines hártýából áll, amelyek alakja még nem állandó. Az agglutinált vázú foraminiferák szerves kötőanyag segítségével idegen testeket építenek a vázba: kvarcsemcséket, nehézasványokat, szerves törmelékeket, így például kokkolitokat, más foraminiferák vázrészeit, szivacsstúket stb. A leggyakoribbak a mészvázú foraminiferák. Maga a mészváz általában kalcit anyagú, ritkán aragonit. A mészvázú alakokon kívül kivételesen előfordulnak kovavázú formák is. Gyakran a vázszerkezet nem egységes, hanem a külső és a belső szerkezet eltér egymástól. Nemegyszer a váz több rétegből áll, és az egyes rétegekben csatornarendszer húzódhat.

A foraminiferák általában mikroszkópos kicsinységűek. A legkisebbek átmérője mindössze 0,02 mm. Vannak köztük szabad szemmel könnyen felismerhető nagyforaminiferák is, ezek átmé-

rője elérheti a 110 mm-t. Feltűnő a foraminiferák alakgazdagsága is. Eddig több mint 50000 foraminifera-fajt írtak le.

A foraminiferák körében gyakori a kétalakúság, a dimorfizmus, amikor egy fajhoz különböző alakú nemzedékek tartoznak. E jelenség megértéséhez ismernünk kell a foraminiferák szaporodási ciklusát, a nemzedékváltkozást. A foraminiferák életciklusa két jól elkülönített szakaszból áll. A haploid nemzedékhez (**gamonta**) egyszeres kromoszómaszámú gaméták tartoznak. A fiatal haploidok egy sejtmagú egyedek, amelyek a növekedés során sok sejtmagúvá fejlődnek, és számos, egyforma, ostoros ivarsejtet (izogaméta) hoznak létre. Az ivarsejtek, miután az anyaállatot elhagyták, véglegesen egyesülnek. A kopuláció útján létrejön a megtermékenyített sejt, a zigóta, amely már kétszeres kromoszómaszámú, tehát a diploid nemzedékhez tartozik. A zigótából alakul ki a haploid gamétákat újból létrehozó sporobionta (**schizonta**). A sporobionta növekedése során a sejtmag először mitotikusan, majd érett állapotban meiotikusan osztódik és a sporobionta sporogóniummá válik. A sporogóniumból kirajzással távoznak a gaméták.

Őslénytani szempontból a foraminiferák nemzedékváltása azért jelentős, mert a haploid és diploid nemzedékek váza eltér egymástól. A haploid gaméták kezdőkamrája nagy, maga a váz általában kicsiny. Ezeket makroszférás nemzedéknek hívjuk. Az ivaros, diploid sporobionta kezdőkamrája kicsiny, mikroszférás, a váz viszont nagy lehet (mikroszférás nemzedék). Ugyanabba a fajba tehát különböző méretű és különböző kezdőkamrájú alakok tartoznak.

A foraminiferák csaknem kizárólag tengeriek, és csak kevesen élnek közülük a csökkent-sósvízben vagy az édesvízben. Túlnyomó többségük a bentoszba tartozik, kis részük planktonikus életmódot folytat. A tengerfenéken élők az árapályövtől a legkülönbözőbb tengermélységig megtalálhatók. Többségük sekélytengeri, ahol lassan másznak a tengeri növényeken vagy a homokos üledéken. Egyesek cementáló anyaggal rögzítik magukat az aljzathoz. Táplálékukat moszatok, spórák, lárvák, esetleg apróbb rákok teszik ki.

A mai, bentoszban élő alakok a környezeti változásokra nagyon érzékenyek, ebből adódik foltszerű elterjedésük. Számos fajuk ezrével lepi el a néhány négyzet-deciméternyi üledékfelületet, ettől pár méterre már alig egy-két egyedük él, látszólag ugyanolyan környezetben. Valószínű, hogy elterjedésüket elsősorban a táplálékviszonyok határozzák meg, de jelentős szerepet játszanak egyéb abiotikus és biotikus tényezők, különösen az üledék összetétele, az üledékképződés gyorsasága, az áramlásviszonyok, a fény, a hőmérséklet, a sótartalom, az oxigénmennyiség és a környezetükben élő egyéb szervezetek gyakorisága. Több megfigyelés utal arra, hogy a tiszta homok nyújtja számukra a legkedvezőbb életfeltételeket. A populációk sűrűsége csökken a szilárd vagy iszapos aljzaton.

Általában az agglutinált vázú, egyszerűbb felépítésű formák a partközeli öblökben és lagúnákban, a bonyolultabb vázú alakok pedig a kontinentális lejtő közelében, nagyobb mélységben élnek. A porcelán vázú alakok közt sok a zátonylakó. Az epikontinentális tengerekben, a belső self területén a porcelán vázú alakok mellett gyakoriak az üvegszerű vázú formák. A csökkentsósvízben élők díszítetlenek, a durván díszített mészvázás foraminiferák többnyire nagyobb vízmélységben élnek.

Kevés a planktoni életmódot folytató fajok száma. Ma mindössze 30 lebegő foraminifera-faj él. Ezek többsége a 6-30 m-ig terjedő vízmélységre korlátozódik ahol elegendő a fény a foraminiferával együtt élő moszat számára. A planktoni foraminiferák lebegését olajcseppek, apró tüskék könnyíthetik meg. Vázuk mindig üvegszerű, a tömegcsökkenés végett többnyire nagy likacsokkal. A planktoni foraminiferák nagy része függőleges irányú mozgást végez, éjszaka fölemelkedik, nappal a mélybe süllyed. A partközeli vizekben viszonylag ritkák, mert nehezen viselik el a sekélytengeri környezetet. A planktoni foraminiferák elterjedése függ a hőmérséklettől, ezért a különböző földrajzi szélességnek és a tengeráramoknak, valamint a vízmélységnek megfelelően változhat a falvastagság, a felcsavarodás iránya, a likacsok mérete és sűrűsége, valamint a váz finomszerkezete. Ugyanannak a fajnak nagyobb vízmélységben élő példányai vastagabb és kevésbé likacsos vázat választanak el.

Annak ellenére, hogy a foraminiferák ősi, alacsony szinten megrekedt szervezetsoporthoz tartoznak, formagazdagságuk és változatos életmódjuk alapján kétségtelen, hogy korántsem tartoznak egyszerű, még kevésbé elöregedett törzsfajláadási ághoz. Igaz ugyan, hogy látszólag később jelentek meg, mint az első prekambriumi többsejtűek. Biztos maradványaikat csak a kambriumtól ismerjük. Ebben azonban szerepet játszhatott az a körülmény is, hogy az ősi foraminiferák pszeudokitines hártájja csak kivételes körülmények között maradhatott fenn. A kambriumban a pszeudokitines vázak mellett már megjelentek az első agglutinált vázú alakok is. Az ordovíciumban jelentek meg, és a devonban váltak uralkodóvá a mészvázás, mikroszemcsés falszerkezetű formák. A karbonra nagyforaminiferák felvirágzása jellemző. A paleozoikum végén kőzetalkotó mennyiségben népesítették be az egykori Egyenlítő körüli világtengereket a zabszem vagy borsszem nagyságú nagyforaminiferák. A paleozoikum végén ezek nyomtalanul kipusztultak. Az üvegszerű vázú alakok első képviselői a permben jelentek meg, a nagyforaminiferák kihalása után átvették az uralmat az agglutinált és a tömött vázú csoportok fölött. A foraminiferák törzsfajláadásában további jelentős lépés a juraidőszak során következett be, amikor a planktoni foraminiferák a bentoszi formáktól különültek el. Elgondolkoztató, hogy a foraminiferák több mint 380 millió éven át a tengerfenéken

tartózkodtak, és csak ezután tudtak alkalmazkodni a lebegő életmódhoz! A krétában és az eocén a nagyforaminiferák második virágkora. Ezek a csoportok azonban már nem a mikroszemcsések köréből kerültek ki, hanem likacsos vázú, perforált alakokból. A harmadidőszak során a planktoni csoportok jelentősége fokozódott. Egyértelműen azonban nem állíthatjuk azt, hogy a foraminiferák törzsfajlódása a bentosz-élettől a planktoni élet felé irányult volna. Az üvegszerű váz kétségkívül fejlettséget jelent anyagkihasználás és az együttélés szempontjából egyaránt. A specializált csoportok azonban mind ez ideig nem tudták kiszorítani az ősi alakokat. Ismerünk olyan agglutinált foraminifera nemzetséget, amely az alsó kambriumtól máig él. A foraminiferák törzsfajlódási tempója nagyon változó. Ennek további jellegzetessége az, hogy a különböző fajlódási ágakon az egymáshoz hasonló vagy egyező alak többször ismétlődik. Az alak hasonlóság (homöomorfia), részben a külső környezet alakító hatásának tulajdonítható.

A foraminiferák elsősorban kőzetalkotók. A bentoszban élő csoportok a sekélytengeri mészkőképződésben játszanak fontos szerepet. Különösen érvényes ez a nagyforaminiferákra, amelyeknek vázai gyakran szinte cementálóanyag nélkül halmozódtak fel, többnyire az elhalást követő utólagos szállítódás és összemosódás hatására. Különösen a kontinentális küszöb külső peremén figyelhető meg az eredetileg eltérő közösségekben élő foraminiferák (zátonylakó, mélyebb vízi és planktoni csoportok) összemosódása. A nyílt tenger felé haladva a bentosz-alakok üledékképző szerepe csökken, fokozatosan átadják helyüket a planktoni elemeknek, amelyek váza az elhalás után esőszerűen hull a mélyebb óceáni medencékbe. A felületi vizekben köbméterenként átlagosan 1-200 planktoni foraminifera él. A földtörténeti idők során azonban a lehullott vázak koncentrálnak, keveredve más planktoni szervezetek vázával, több mint 80%-át alkotják a mai óceánok karbonátos üledékeinek. Ezek az üledékek a tengerfenék 35 %-át borítják, bennük a foraminiferák az uralkodók. A planktoni foraminiferák vázvastagsága fajonként és az egyedi fajlódás során is változik., ezért a különböző alakok más-más módon állhatnak ellen a tengervíz oldó hatásának. A biológiai és kémiai tényezők eredményeként a mély tengerben felhalmozott foraminifera vázak ennek megfelelően nem tükrözik a különböző fajok eredeti gyakorisági viszonyait.

Mivel a foraminiferák általában szűk környezeti feltételek között élnek, alaki bélyegeik, gyakoriságuk, változékonyságuk, az agglutinált és mészvázú, illetve a bentosz- és a plankton-fajok aránya alapján következtethetünk az egykori tengeri környezetre, az aljzat és az üledékképződés milyenségére, a sótartalom és az oxigén mennyiségére, a pH-ra, a parttól való távolságra, a hőmérsékletre és a vízmélységre, valamint az egykori áramlási és áthalmazódási körülményekre.

Nem ennyire egyértelmű a foraminiferák korjelző szerepe. Kevés közöttük a kozmopolita,

nagy többségüknek lassú a törzsfajlódási tempója. Két csoport mégis kivételt jelent. Ezek a nagyforaminiferák és a planktonban élő alakok.

A nagyforaminifera kifejezést nem rendszertani értelemben használjuk. Az 1 mm-nél nagyobb méretű, mészvázás, bonyolult belső szerkezetű bentosz-csoportokat soroljuk ide, amelyek a paleozoikum végén és a krétában, valamint az eocénben az Egyenlítő közeli meleg, sekély tengerekben nagy gazdagságban éltek, és amelyek viszonylag gyors törzsfajlódásuk miatt korjelzésre felhasználhatók.

A harmadidőszak végén beköszöntő hirtelen lehűlést a plankton-faraminiferák egyértelműen jelzik. Feltűnő, hogy a faunaváltozás mintegy 3 millió évvel ezelőtt következett be, a szárazföldön viszont a több irányú megfigyelések alapján 2 millió évben jelölték ki a pleisztocén alsó határát. Lehetséges, hogy az 1 millió évnnyi időeltérést az okozta, hogy az óceánokban az üledékképződés folyamatosabb volt, mint a szárazföldeken, így az eseménysort a planktonikus foraminiferák hézag-talanul őrizték meg.

A nagyforaminiferáktól és a planktoni alakoktól eltekintve az egykori beltengerek különböző üledéköveiben más-más bentosz-foraminifera csoportok uralkodtak, amelyek nagyobb tényleges időbeli elterjedésük ellenére az adott medencérszben meghatározott rétegekre korlátozódtak. Egyes medencék üledékes kőzeteinek rétegazonosítására ezek a foraminiferák is felhasználhatók. Az ilyen, regionális érvényű zónabeosztás legtöbbször nem egy-egy szintjelző fajra épül, hanem több nemzetség jellegzetes együttes előfordulására. A tapasztalat dönti el, hogy ezek a zónák milyen távolságra követhetők.

A foraminiferák 5 rendje közül 4 földtani szempontból jelentős.

A **textulariafélék** rendjébe agglutinált vázú, egykamrás (pl. *Rhabdammina*, *Saccamina*), illetve két- (*Ammodiscus*) vagy többkamrás (*Cyclammina*, *Textularia*, *Orbitolina*) alakok tartoznak. Az *Orbitolina* mind biosztratigráfias, mint litogenetikus szempontból jelentős (kréta időszak: barremi-cenoman emelet).

A **fuzulinafélék** rendjébe mikroszemcsés, mészvázú alakok tartoznak, amelyek a paleozoikumra szorítkoznak. A fejlettebb alakok ősi típusa az *Endothyra*. Ez kis méretű, kettős rétegű vázzal, a kamrák egy síkban spirálisan helyezkednek el. Az alsó karbontól a permig élt. A *Fusulina* zabszem nagyságú és alakú nagyforaminifera, amelynek hossz tengelye mentén, egy síkban felcsavart, számos kamrára tagolt váza volt. A váz több, különböző szerkezetű rétegből állt. A *Fusulina* a felsőkarbontól a felsőpermig élt. A fuzulinákhoz több, mint 1000 faj tartozott. Ezek a paleozoikum utolsó 80 millió éves történetének korjelzésére jól felhasználhatók.

A **miliolafélék** rendjébe porcelán vázú, tömött, imperforált foraminiferák tartoznak. A *Miliola* "hurkaszerű", félkörnyi kamrái ötsugaras rendben úgy helyezkednek el, hogy a fiatalabb kamrák részben fedik az idősebbeket. Kívülről öt különböző méretű kamra látszik, de keresztmetszetben a többi, belső kamra is megfigyelhető. A csúcsi részen levő szájadék szitaszerű. A Miliolafélék a karbontól máig élnek, a tengeri környezet mellett a csökkentsósvízben is gyakoriak. A *Quinqueloculina* és a *Triloculina* a jurától máig él.

A **rotalinafélék** rendjébe üvegszerű, perforált vázú foraminiferák tartoznak. Ezek egyik legjelentősebb képviselője a *Nummulites*. A "nummulus" latinul "pénzecske" jelent. A nummuliteszek pénz alakú nagyforaminiferák, lencsényi, kivételesen csaknem tenyérnyi mérettel. A váz a rövidtengely mentén egy síkban felcsavart, kamraválaszfalakkal nagyon sok belső kamrára tagolt. A váz külső felülete sima, pontozott, vonalazott, hálózatos lehet. A nummuliteszek virágkora az eocénben volt. A francia szakirodalom a paleocén felső részét, az eocént és az alsóoligocént "nummulitikurn" néven foglalja össze, az eocént 12 nummulitesz-zónára osztja. A nummuliteszekre vonatkozik a régi "Szent László pénze" elnevezés és a Pénzeskút helységnév is. Hazánkban nagyon gyakoriak Erdély északnyugati részén és Máramarosban.

A **globigerinafélék** az előzőektől eltérően planktoniak. Nevüket gömbszerűen felfűjt kamráikról kapták. A vázuk vékonyfalú, nagy likacsokkal. A kétlemezes felépítésű, perforált váz sugaras kalcitkristályokból áll. A fokozatosan nagyobbodó kamrák csigavonalban helyezkednek el, a nagy szájadék belül, a köldökrészen van. A Globigerinaféléknél gyakori a másodlagos szájadék, valamint a szájníylást elzáró lemez kialakulása. Maga a *Globigerina* (golyóállatka) a paleocéntől máig él, fő alkotóeleme a mélytengeri "globigerinás iszapnak".

Sugárállatkák

A sugárállatkák (**Radiolaria**), szintén a gyökérlábúak közé tartoznak. Jellemzőik :

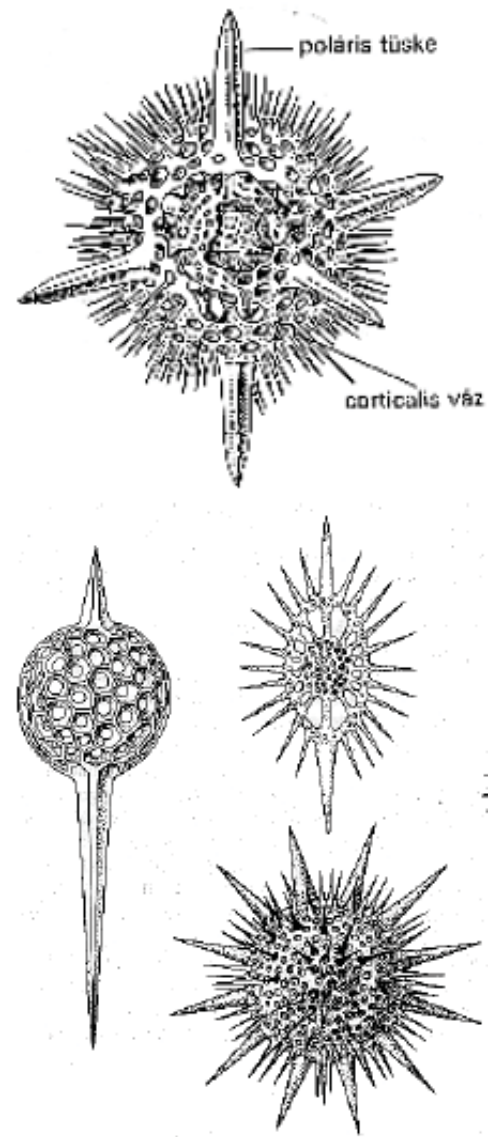
- központi tok
- szimmetrikus vázfelépítés
- kicsiny méret
- kovaváz
- kizárólag tengeri, planktonikus életmód.

A gömbölyű, pszeudokitines vagy nyálkás központi tok (kapszula), amely elhatárolja a belső sejteset a külső sejttálmánytól, nem fosszilizálódik. Az állabak fonalszerűek. A sejtben gyakran zsír- és

olajcseppek vagy kis üregek könnyítik meg a lebegést. A váz (0,1-0,5 mm, ritkán 4 mm) általában kovatűkből épül fel, kivételesen stroncium-szulfátból. A *Polycystina* vázát opál, míg a *Phaeodaria* vázát szerves szilikát alkotja. A váz alakja nagyon változatos, sugaras vagy kétoldalian részarányos.

A radioláriák az óceánok különböző mélységű vizeiben élnek a felszíntől az abisszikumig. Különösen gyakoriak a trópusokon. Lehullott vázuk tömeges felhalmozódásából keletkezik a "radioláriás iszap", amely a mai pelágikus eredetű üledékeknek mintegy 12%-át alkotja. Ennek fosszilis megfelelője a radiolarit, amely a Kárpát-medencében a juraidőszaki rétegsorokból ismeretes.

A radioláriákat lassú törzsfejlődési tempójú szervezeteknek szokták jellemezni, de valószínű, hogy evolúciójuk ugyanolyan gyors, mint a többi lebegő szervezeté. Egyes csoportjaik érzékenyek lehettek a mágneses mező változásaira, ugyanis a pólusváltásokat ezeknél mindig fajpusztulás követte. Az első radioláriákhoz sorolható fossziliákat az alsóordóvíciumból írták le.



Csillósok

A csillósok (**Ciliata**) kétféle sejtmagú (szaporító mikronukleusz, vegetatív makronukleusz) egysejtűek, amelyek sejtfelületét sűrű csillók borítják. Paleontológiai szempontból ennek az altörzsnak egyetlen rendje (a **Tintinnida**) jelentősebb.

A Tintinnina-fajokra jellemző :

- mikroszkópos kicsinység
- korszó alakú váz
- lebegő életmód.

A Tintinnina-fajok vázának (**lorika**) eredeti anyaga kocsonyás vagy pszeudokitines, amelybe kvarcsemcsék, kokkolitok stb. épülnek be. A kavasavtartalom elérheti az 50-60%-ot. A fosszilis Tintinnina-váz elmeszesedett. Hosszmetszetben a váz U vagy V alakú, gyakran gallérszerű peremmel.

A Tintinninák lebegő életmódot folytatnak, és úgy úsznak a vízben, hogy a váz csúcsa előre néz.

A legidősebb Tintinnina-maradványokat **sziluridőszaki** képződményekből írták le, azután szinte minden időszakból előkerültek vázaik. Őslénytani szempontból a jura-kréta határon jelentősékek, mivel akkor a Tethys világtengerben széles körben elterjedtek és evolúciós tempójuk gyors volt. Azokat a rétegeket, amelyekből ammoniteszek nem kerültek elő, a Tintinnina-fajok alapján osztjuk zónákra. A felső jurára a *Calpionella alpina* és a *C. elliptica*, míg az alsó krétára a *Tintinnopsella carpathica* jellemző.

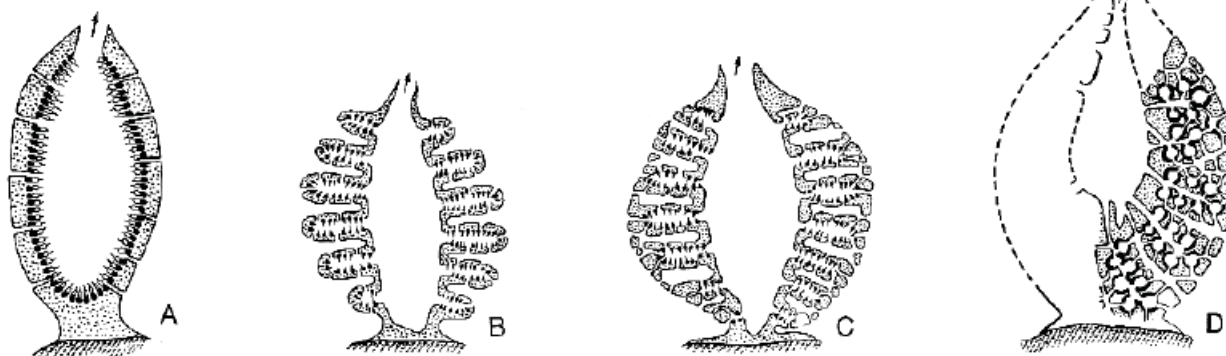
Szivacsok

A szivacsok (**Porifera**) álszövetes (Parazoa) többsejtűek, amelyek testfala külső (dermális) és belső (gasztrális) rétegből áll.

Jellemzőik:

- galléros-ostoros sejtek
- szerves, mész-, vagy kova váz
- helyhez kötött vízi életmód.

Agalléros-ostorossejtek (**choanocyta**) hordó alakúak, egyik végüknél összehúzható, gallérszerű hártáival, ami körülveszi a hosszú ostort. Ezek a testfal külső likacsain (**pórus**) át egyirányú vízáramlást idéznek elő, ami a központi, gasztrális üregegen keresztül a nagy kivezetőnyíláshoz (**oszkulum**) vezet. A pórusokat különböző fejlettségű csatornarendszer köti össze a gasztrális üreggel. Ezek alapján **aszkon**, **szikón** és **leukon** típust lehet megkülönböztetni. Egyetlen szivacstelepen egy nap alatt 2800



A - aszkon, B, C - szikón és D - leukon típusú szivacs vázlatos szerkezeti felépítése

liter víz áramolhat át. A szivacsoknál még nem figyelhe-

tő meg a sejtek különböző irányú módosulása és összehangolt együttműködése, mégis vitathatatlannal, hogy a többsejtűekhez tartoznak, és minden ivaros szaporodás útján keletkezett szivacs önálló egyed.

A szivacsok alakja messzemenően függ az adott környezeti feltételektől. Általában kehely, tányér vagy gumó alakúak, illetve az aljzat felszínét követő bekérgezések. A pórusokkal áttört fal mindig jellemző rájuk. A szivacsok váza szerves **sponginból**, mészből (aragonit, illetve magnézium-kalcit) vagy kovából áll. Újabban olyan szivacsokat is leírtak, amelyek váza a szerves eredetű fonalakon kívül egyaránt tartalmaz aragonit- és kovatűket. A váz alkotóelemei a szivacsstűk (**szpikula**, szklerit), amelyeket nagyságuk alapján két csoportba osztunk. A **mikroszklerák** (átmérő $< 1 \mu\text{m}$, hosszúság $10\text{-}100 \mu\text{m}$) a lágytestben szétszórtan helyezkednek el, az állat elhalása után kis méretük miatt könnyen feloldódnak. A **makroszklerák** (átmérő $3\text{-}30 \mu\text{m}$, hosszúság $100\text{-}500 \mu\text{m}$), amelyek úgy helyezkednek el a sponginban, mintha tűpárnában lennének. Az iszapolási maradékból ezek a tűk elszigetelten kerülnek elő, de sima felületük és szabályos mértani felépítésük alapján könnyen felismerhetők. A szivacsok nagy részén a tűk összenőnek, és rácyszerű keretszerkezetet alkotnak. A szimmetriaviszony szempontjából a tűk lehetnek egytengelyűek (monaxon); háromtengelyűek (triaxon); négytengelyűek (tetraxon); illetve soktengelyűek (poliaxon). A tűk vége gyakran bütyökszerűen megvastagszik, a szomszédos tűkkel összenőve ellenálló vázat hozva létre. A másodlagos mész- vagy kovabekérgezés még inkább szilárdíthatja a vázat.

A szivacsok ivartalanul és ivarosán szaporodnak. Az ivartalan szaporodás gyakori módja a bimbózás, illetve a "gyöngysarj"- (**gemma**) képződés, amikor az állat testében létrejött, fejlődésre képes sejtek kiszabadulnak, és új szivacsot hoznak létre. Az ivaros szaporodáskor szabadon úszó, csillós lárvák keletkeznek, amelyek a letelepülés után alakulnak át szivaccsá.

A szivacsok többnyire tengeriek, kis részük édesvízi. A fosszilizálódásra alkalmas, szilárd vázú szivacsok mind a tengerben élnek, a mészszivacsok általában 100 m -nél sekélyebb vízben, a kovaszivacsok jelenleg nagyobb, akár 5000 m -t is elérő mélységben. Valamennyien helyhez kötött életmódot folytatnak. Szilárd aljzatot és nem túl erős vízmozgást igényelnek. Az agyagos üledékekből rendszerint hiányoznak. Általában foltszerűen elterjedve élnek, a kedvező környezetben sokszor tömegesen. Gyakoriak a tenger alatti üregekben, barlangokban, sziklahasadékokban.

A szivacsok kis csoportja (marószivacsok) az inbentoszban élnek. Ezek lárvái mészkősziklákra vagy mészvázú szervezetek (korallak, kagylók, csigák stb.) felületére települnek, majd a szivacs bemarja magát a szilárd anyagba, bonyolult csatornahálózatot építve ki, úgy, hogy csak a likacsok, valamint kivezetőnyílások útján érintkezik a külvilággal. A marószivacsok a mészkő és a mészváz pusztításában jelentős bioeróziós szerepet játszanak.

A szivacsok baktériumokkal, vízben lebegő növényekkel, egysejtű állatokkal, illetve többsejtűek elkülönült szerves anyagával táplálkoznak.

A szivacsok feltehetően a galléros-ostoros egysejtűektől (Choanoflagellata) származtak. Első képviselőik, a három- illetve egytengelyű kovaszivacsok a **kambrium**ban jelentek meg. Már a kambrium idején megfigyelhető a falvastagodás és a vázszilárdítás felé irányuló fejlődés, ami a tük összenövésével járt. A négytengelyű kovaszivacsok és a mészsivacsok a karbontól ismertek. Valamennyi csoport él ma is.

A szivacsok helyhez kötött életmódot folytatnak, akár csak a korallok vagy a mohaállatok. Ezek a csoportok nagyon sokáig versenyeztek egymással a zátonyépítésre alkalmas területekért. A paleozoikumban még "nyílt" volt a verseny. Időnként (ordovícium, perm) a szivacsok kerültek fölénybe. Az alpi triászban és a germán jurában még gyakoriak a szivacszátonyok. Azután a korallok uralma következett, és a mai zátonyokban a szivacsok csak egészen alárendelt szerepet játszanak.

A szivacsok földtani jelentősége alárendelt. A szivacszátonyok vagy a szivacsok vázából keletkezett padok (**szpongiolit**) meglehetősen ritkák, akár csak a szivacsstükből képződött **szpikulitok**. A fosszilis szivacsmaradványok az egykori aljzat, vízmélység, vízmozgás, sótartalom megközelítésére felhasználhatók, bár számolnunk kell azzal a ténnyel, hogy egyes szivacs csoportok, különösen a kovaszivacsok, a földtörténet során megváltoztatták eredeti élethelyüket. A felsőjurában a kovaszivacsok még a sekélytengerben éltek, ma viszont a mélytengerben találhatók. Korjelző szerepük is alárendelt, egyrészt, mert a teljes váz ritkán marad meg, másrészt, mivel törzsfejlődési tempójuk viszonylag lassú volt.

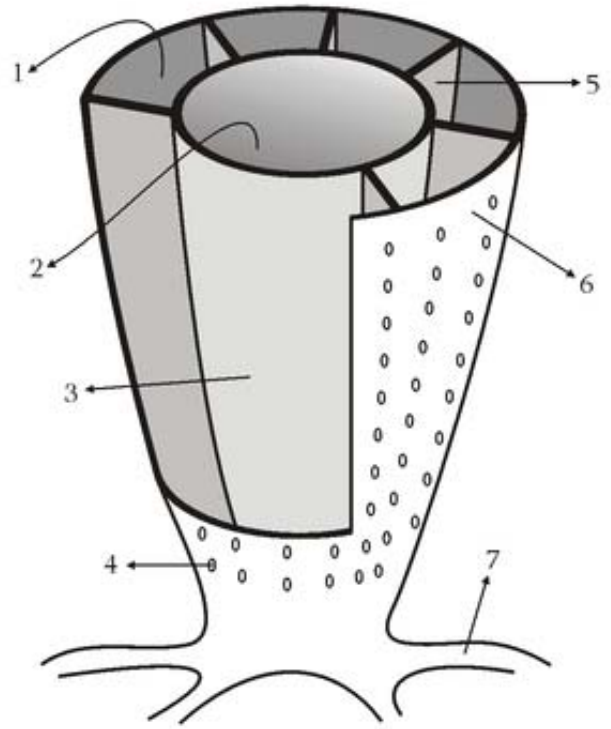
A szivacsokat a váz kémiai összetétele, a galléros-ostoros sejtek helyzete és a tük szimmetriaviszonya alapján rendszerezük. A **mészsivacsok** tüi egytengelyűek vagy három-, illetve négy-sugarúak. A mészsivacsok általában sekélytengeriek és telepések. A **kovaszivacsok** váza egy-, három- vagy négytengelyű tükből épül fel; többnyire magánosok, ma elsősorban mély tengeriek.

Archaeocyathák

Az Archaeocyathák kihalt osztályba tartozó soksejtű szervezetek, amelyeknek általános jellemzője:

- likacsokkal áttört fal
- kúp alakú váz
- köztes likacsos vízszintes és függőleges válaszfalak
- mészváz
- helyhez kötött életmód.

Az Archaeocyathák váza kúp alakú, amely a csúcsi részén elhelyezkedő kampószerű kacsokkal rögzítődött az aljzatra. A váz általában külső és belső falból állt, terjedelmes központi üreggel és harántmetszetben gyűrűszerű, falak közötti térséggel. A likacsok a külső falon általában kisebbek mint a belsón. A sugárirányú harántválaszfalak is likacsosak, akárcsak a vízszintes harántfalak, amelyek a külső és a belső falat kötik össze. Egyeseknél a belső fal hiányzott, vagy a váz tányérszerűen szétterült. A külső fal egyeseknél kinövésekkel, gumókkal, stb. diszített. Az Archaeocyathák mészváza nem tükéből állt, hanem mikrokristályos szerkezetű kalcithalmazból.



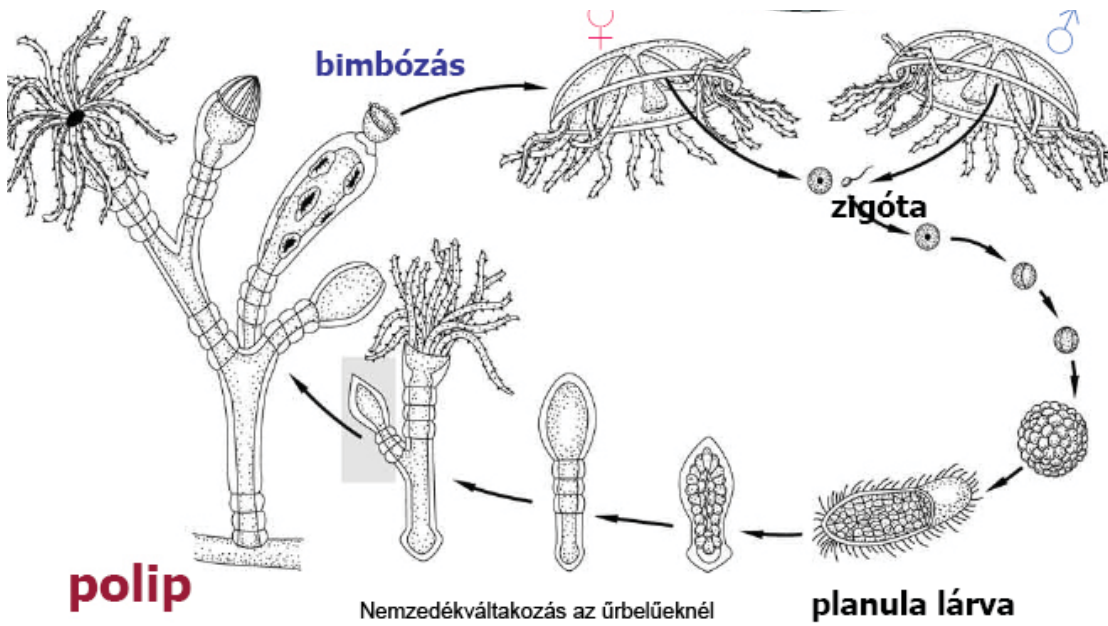
Archaeocyatha felépítése: 1 – falak közötti térség (intervallum), 2 – központi üreg, 3 – belső fal, 4 – likacsok, 5 – szeptum, 6 – külső fal, 7 – rhizoida.

A legtöbb Archaeocyatha magános volt, de akadt köztük telepes is, láncszerűen vagy bokorszerűen összekapcsolódó alakokkal. Legtöbbjüknek mindössze 10-23 mm magas váza volt, de akadtak 1 m nagy óriások is. Életmódjuk nagyrészt tisztázatlan. Valószínűleg ivaros és ivartalanul egyaránt szaporodtak. Az ivaros szaporodás eredményeként keletkezett lárvák mészelválasztással települtek meg az aljzaton. Először a külső falat építették meg, és csak azután a sugárirányú válaszfalakat, majd pedig a belső falat. Kérdés azonban, hogy a felnőtt állat hogyan táplálkozott. Lehet, hogy ostoros sejtekkel hajtotta a vizet a belső üreg felé, vagy egyszerűen kihasználta az enyhe vízáramlást. Bizonytalan az is, hogy az életműködés fő szervei hol helyezkedtek el: a központi üregben vagy inkább a két fal között. Az is lehetséges, hogy az élő szövet teljesen körülnötte a vázat. Erre a megfigyelt regenerálódási jelenségekből következtethetünk.

A beágyazókőzet és a kísérőfauna tanúsága szerint az Archaeocyathák meleg és sekély tengerekben éltek. Általában sztramatolitokkal együtt fordulnak elő fejletlen "zátonyokat" alkotva. Ezeket tekintjük a kambrium zátonyalkotóinak, jóllehet a zátonyok mérete és egyszerű összetétele nem egyenértékű a mai trópusi tengerek korall és vörösmoszat-zátonyaival. Mindenesetre az Archaeocyatháknál először figyelték meg az egy fajhoz tartozó egyedek és a különböző fajok között fellépő, térért folyó harcot.

Mivel az Archaeocyathák minden kontinensen megtalálhatók, és egyes területeken kőzet-

alkotó mennyiségben gyűjthetők (pl. Oroszország), mintegy 100 genusuk rétegtani célokra is felhasználható. Segítségükkel az alsókambrium különböző kontinenseken előforduló "zátonyait"



lehet párhuzamba állítani. Az Archaeocyathák már a legalsókambriumban megtalálhatók, virágkoruk az alsókambriumban volt, de kevés fajuk a középsőkambriumban is élt. Egyetlen fajuk

az Antarktisz területén a felsőkambriumban is megtalálható.

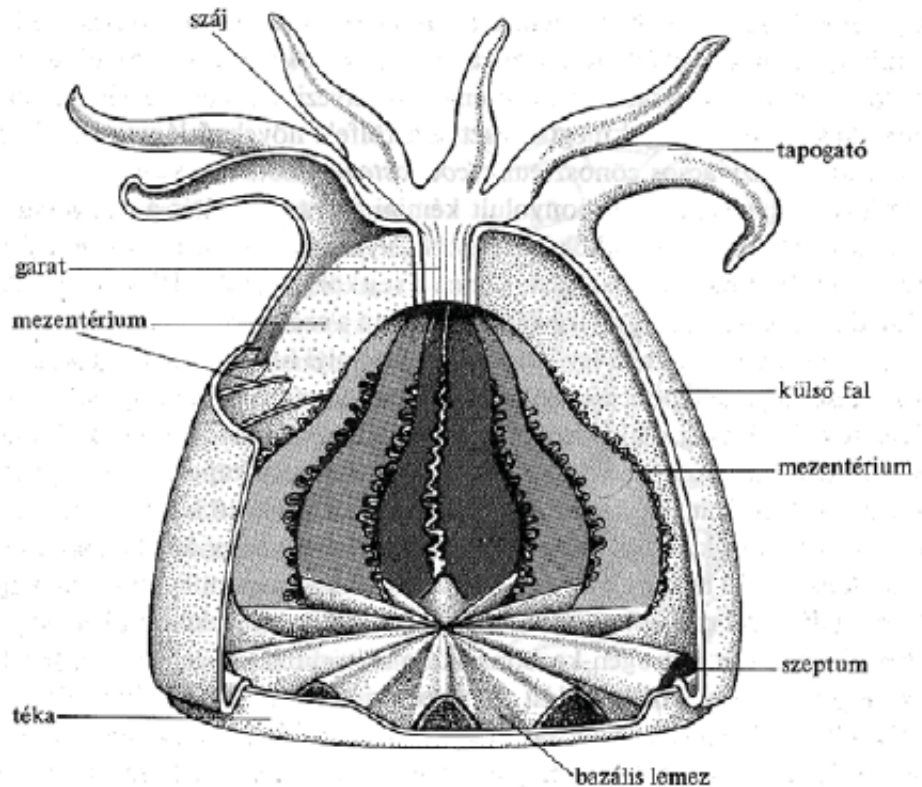
Eredetileg az Archaeocyathákat egysejtűeknek tartották. Később a szivacsokhoz, korallokhoz vagy a mészmoszatokhoz sorolták vázaikat. A szivacsoktól viszont eltérnek a tok hiányával, a váz plaszticitásával és a növedékvonalak jelenlétével. A koralloktól pedig a likacsos falszerkezettel, a köztes térség állandó szélességével, az egyedi fejlődés korai szakaszában a szeptumok hiányával stb. különböznek. Újabb kutatások alapján a kutatók nagy többsége az Archaeocyathákat csupán a szivacsok törzsén belül mint önálló osztályt kezeli.

Csalánozók

A csalánozók (**Cnidaria**) valódi szövetes (Eumetazoa) úrbelűek (**Coelenterata**), kétféle sejt-fallal (ektoderma és entoderma) és köztes, szerkezet nélküli réteggel (mezogloa). Zsákmányszerzésre, illetve védekezésre szolgáló csalánsejtjeik (nematociszta) is vannak, amely mérgező folyadékot és érintésre kipattanó csalánfonalat tartalmaz. A csalánozók törzsére általában jellemző, hogy a rögzített, bimbózással szaporodó **polip** és az ebből kialakult szabadon úszó **medúza** nemzedék váltja egymást (metagenézis). Egyes csoportokban azonban a polip illetve a medúza nemzedék hiányozhat. A medúzák kocsonyás teste csak kivételes fosszilizálódási körülmények között marad meg.

Őslénytani szempontból a csalánozók legjelentősebb osztálya a virágállatok (**Anthozoa**). A virágállatokra jellemző :

- csak polipnemzedékük van
- az ürbelet válaszfalak tagolják
- a szájnyílás garatcsőben folytatódik
- sugarasan-résarányos testfelépítés
- tapogatóik belül üresek
- helyhez kötött életmód
- tengeriek.



A virágállatok

váza henger alakú, alsó talplemezzel és felső, résszerű szájnyílással. A szájnyílásnál az ektoderma hengerszerűen betüremkedik, garatcsőben folytatódik. Az ürbeletnek nincs végbélnyílása. Az ürbelet többé-kevésbé sugárirányú, függőleges, húsos válaszfalak (mezentérium) tagolják, amelyek entodermális eredetűek. Felül, a szájnyílás körül helyezkednek el a tapogatók (tentákulum), amelyek összehúzhatóak és kinyújthatók.

A virágállatok 13 rendje közül csak három választ el jól fosszilizálódó, szilárd vázat. Az őslénytani irodalom ezeket a mészvázás virágállatokat nevezi koralloknak.

A korallok magánosak vagy telepesek. A teljes vázat **korallumnak** nevezzük, a telepen belül az egyes egyed a **korallit**. A magánosak váza kúp, oszlop, tülök, legyező, papucs, csésze, félgömb vagy korong alakú. A telepesek alakja nagyon változó: tömötgumószerű, bekérgező, bokorszerűen elágazó stb. A vázat kívülről fal (**theca**) védi. Ezen belül, a mezentériumok között vannak a **szeptumok**: vékony, függőlegesen vagy többé-kevésbé sugárirányban rendezett mészlemezek vagy rácsok, amelyek megtámasztják a mezentériumokat és kamrákra tagolják az ürbelet. A szeptumok alapján a korallok váza könnyen elkülöníthető a hasonló alakú szivacsok vázától. A szeptumok kifelé túlnyúlnak a tékán, és a növekedés irányára merőleges bordákban (**koszta**) folytatódnak. A szeptumok belső végei a váz központjában gyakran oszlopszerű tengelyszerűet, kolumellát formálnak. A **kolumella** leszűkíti az ürbelet és elősegíti azt, hogy a lágytest jobban kiemelkedjék a vázból. A lágytest ugyanis a tapogatókoszorú szétnyílásakor feltolódik a szeptumozott részből, majd nyu-

galrni állapotban abba visszahúzódva él. A szeptumok felső, többnyire bemélyedő peremi részét kehelynek nevezzük. A növekedés során a korall gyakran lezárja az alsó, elhagyott vázrészt. A lezáró harántlemez a **tabula**. A szeptumok között kicsiny, ívelt vagy gömbölyű lemezek találhatóak, ezek a **disszeptimentumok**. A disszeptimentumok az ősi koralloknál általában a téka belső peremét szegélyezik, a fejletteknél a tabulákat helyettesítik, kevesebb anyaggal megtámasztva a fölfelé növekvő lágytest alsó részét. A telepes korallokat szivacsos cönoszteum kötheti össze.

A korallok mészvázat felépítő anyag részben anorganikus eredetű (a Ca-ionok a tengervízből származnak) részben (a szén-dioxid) a légzésből felszabaduló anyagcseretermék. A váz elválasztását jelentősen fokozhatják a zátonyépítő korallokkal szimbiózisban élő sárgásmoszatok, a **zooxanthellák**. Ezek sohasem hagyják el az állat testét, alkalmatlanok az önálló tengeri életre. A zooxanthellák az asszimiláció során oxigént termelnek, amellyel megkönnyítik az állat légzését. Emellett kivonják az anyagcsereterméként keletkezett hidrogénkarbonátból a szén-dioxidot és azokat a foszfátokat, amelyek megnehezítik a vázképződést. A kalciumionokból és a kalcium-hidrogén-karbonátból a CaCO_3 kiválását aminosavak és polizaharidok segítik elő. Maga a mészkiválasztás gyors ütemű. Egy nap alatt 1 m^2 felületen a korall 10 g meszet választhat el, ami jelentős energiát igényel. Ehhez azonban nagy mennyiségű zooxanthella és más, fonalas alga asszimiláló tevékenysége szükséges. Vannak olyan korallok, amelyek testében háromszor annyi a növényi anyag, mint maga az állat! A korallok váza ektodermális eredetű "külső" váz. A mészkiválasztás az ektoderma belső felületén, a vázképző (kalcioblasztikus) réteg szerves anyagban gazdag hártáján megy végbe. Ebben keletkeznek a mikrométer kicsinségű aragonit tűk, amelyeknek az elrendeződését szerves fonalak szabályozzák. Annak ellenére, hogy a szerves hártya kémiai összetétele csoportonként változhat, maga a váz 99,9%-ban aragonitból áll. Az aragonit tűk általában sugarasan csoportosulnak a kristályosodási központok körül. Ezek az egységek azután különböző szerkezetben nőhetnek össze. A szeptumok szerkezeti elemei (trabekulum) ennek megfelelően eltérőek.

A korallok ivarosán vagy ivartalanul szaporodnak. A csírasejtek az entodermában keletkeznek, és általában az úrbélben megy végbe a megtermékenyülés. A petékből körte alakú csillós lárvák (**planula**) fejlődnek, amelyek a szájnílán át elhagyják az anyaállatot, majd bizonyos ideig tartó lebegés után letelepsznek. Már a letelepüléskor kialakul felül a szájnílán, az első mezentériumpárok és az első kis tapogatók. A letelepüléssel együtt jár a vázelválasztás, ami megadja azt a súlytöbbletet, ami a mindössze 1 mm kicsiny lárva rögzítődéséhez szükséges. Az alsó, tányérszerű mészlemezen először 6 szeptum képződik, ezek a protoszeptumok. A **protoszeptumok** az ürbelet 6 részre tagolják. A többi szeptum (**metaszeptum**) vagy csak négy hatodban, vagy mind a hat hatod-

ban fokozatosan alakul ki a növekedés során. A planulából kialakult korall vagy magános marad, vagy ivartalanul szaporodik tovább. A telep ivartalan szaporodás eredménye, aminek leggyakoribb módja a **bimbózás**. Az ősi csoportoknál a bimbózás során az új egyedek a tapogatókoszorún kívül keletkeznek, és az új korall ugyanolyan alaki és szerkezetű felépítésű, mint a szülőegyed. Ilyenkor a korallitok jól elhatárolhatók egymástól. A fejlett csoportoknál az új egyed a tapogatókoszorún belül fejlődik, és gyakran teljesen összeolvad a telep többi korallitjával.

A korallak elsősorban a tapogatók segítségével táplálkoznak. A csalánsejtekkel megbénított áldozatot, főleg halakat, begyömöszöli az úrbélbe, ahol a mezentériumok enzimyagának felhasználásával megy végbe az emésztés. A meg nem emésztett táplálék a szájnyláson keresztül távozik. Mivel a táplálékszerzés hatósugara egybeesik a kinyújtott tapogatók szélső körével, a korall táplálékszerzéskor szétnyitja a tapogatókat. A telepes korallak kis korallitjai zooplanktonanyagot fogyasztanak, petéket, apró lárvákat, rákokat stb. Mivel a zooplankton alkonyatkor emelkedik fel a tengerszint közelébe, ezért a telepes korallak nagy része nappal összecsukja a tapogatóit, csak éjszaka fog hozzá a táplálékszerzéshez. A zooxanthellák viszont nappal asszimilálnak. A zooxanthellákkal együtt élő korallak egy része a növényi anyagot is felhasználja, így összetett, növényevő és ragadozó táplálkozást folytat.

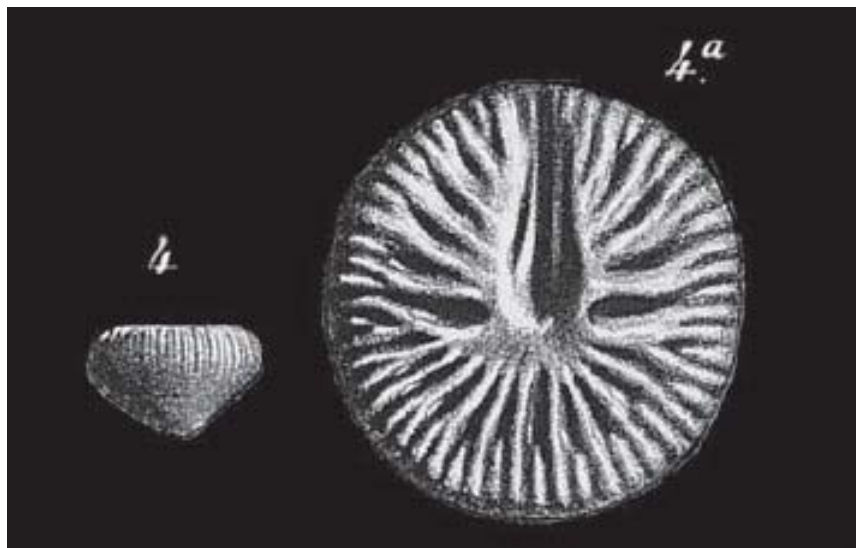
A korallak mind tengeriek és valamennyien a szesszilis epibentoszba tartoznak. A szilárd aljzat előfeltétele a megtelepülésnek. Még azok a magános korallak is, amelyek váza a növekedés során részben besüllyed a lágy iszapba, a megtelepüléskor szilárd üledékszemcsét vagy váztörmelékét választanak ki a rögzítődéshez. Laza, homokos üledékes kőzetben is találunk telepes korallakat, ezek kagylóteknőkre vagy más szilárd test felületére nőttek. A sziklás aljzat megkönnyíti a zátony kialakulását.

A zátonyalkotó, hermatipikus korallak szövetében zooxanthellák vannak. Mivel a zooxanthellák életműködésének előfeltétele a fény, a hermatipikus korallak csak a tenger felső, jól átvilágított részében élnek. A hermatipikus korallak közt egyaránt találunk magánosokat és telepeseket. A többi korall, amelynél a szimbiózis hiányzik, ahermatipikus, egészen 6000 m mélységig lehatolhat a tengerben. Az ahermatipikus korallak közt is vannak telepések, köztük olyanok, amelyek jelenleg nagyobb vízmélységben, alacsony hőmérséklet (6,6 °C) mellett, a norvég fjordok közelében alkotnak padokat.

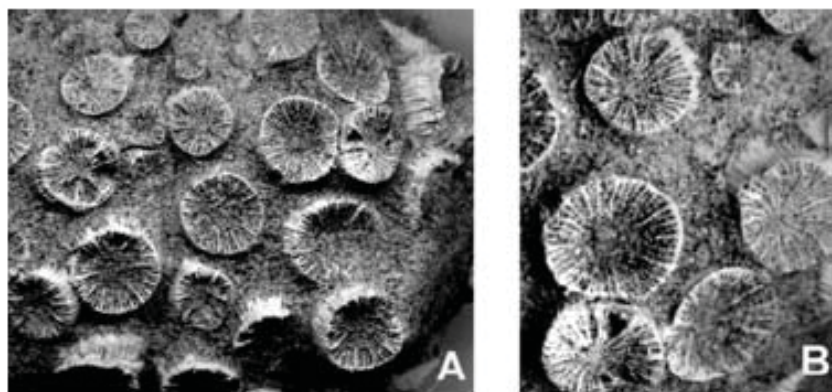
A csalánozók prekambriumi, szabadon úszó, medúzaszerű ősöktől származtak, de törzsfajlódásuk az ivartalan szaporodás és a helyhez kötött életmód felé irányult.

Az első mészvázás korallak az ordovíciumban jelentek meg. A paleozoikumban két korall-

csoport uralkodott. A fenékmezes korallok (*Tabulata*) mind telepesek voltak, az egyes egyedek átmérője azonban mindössze 0,2-20 mm között változott, maga a telep sem lépte át a 2 m átmérőt. A másik csoportba (*Rugosa*) főleg magános korallok tartoztak, valamint olyan telepesek, amelyek új egyedei a tapogatókörön kívül, bimbózással keletkeztek. A paleozoós telepalkotók egyedei között általában hiányzott az együttműködés, és a fenékmezes korallok - nagy alakgazdagságuk ellenére - nagyobb méretű zátonyokat nem alkottak. Mindkét paleozoós korallcsoport a permidőszak végén kihalt.



Rugóza korall (*Hadrophyllum*) Milne-Edwards & Haime nyomán



Paleocén Scleractinia korall (*Astrangia*) teleprészlete

re - nagyobb méretű zátonyokat nem alkottak. Mindkét paleozoós korallcsoport a permidőszak végén kihalt.

Az új típusú korallok (*Scleractinia*) a középsőtriászban jelentek meg. A jurában egy részük lehatolt a hidegebb és mélyebb vizű tenger-részekbe. Ezekből alakultak ki a mai mélytengeri korallok. A korallok többsége pedig szimbiózisba lépett a mészkiválasztás szempontjából oly fontos zooxanthellákkal. A tapogatókörön belüli bimbózás és az együttélés a zooxanthellákkal új és fejlettebb telepképződéshez vezetett. A gyors növekedés céljából az eddigi tömött vázszerkezet rácsszerű lett, és az egyedek közt bizonyos fokú munkamegosztás alakult ki. A mai telepese koralloknál megfigyelték, hogy nappal, amikor a legtöbb korallit tapogatói bezárulnak, egyes egyedek tapogatói kinyílnak, éjszaka viszont a helyzet fordított. Gyakran annyira gazdagon burjánzó a telep, hogy az

egyedek elkülönítésére szinte nincs mód, mivel az ürbelek összeolvadnak. Magának a telepképződésnek számos előnye van. Az ivartalan szaporodással gyorsabban fejlődnek az egyedek, azaz

gyorsabban nő a biomassza. Az összenőtt váz szilárdsága, ellenállása nagyobb, mint a magános koralloké, és a táplálékszerzés is egyszerűbb a zooplankton felhasználásával.

Földtani szempontból a korallok elsősorban mint kőzetalkotók és környezetjelzők jelentősek. Korjelző szerepük alárendelt.

Az elágazó telepforma, a gyors növekedés és a korallok üreges vázszerkezete a mészkiválás sajátos formájához vezet. A mai zátonyok porozitása akár az 50%-ot is eléri. Ezért ezek, mint folyékony ásványi nyersanyagot (pl. kőolajat) tároló kőzetek is jelentősek. Természetesen az idők során a zátony üregei, barlangjai, alagútjai a hullámveréstől felaprózott vázrészecskék anyagával kitöltődnek, részben utólagosan átalakulnak és az eredeti porozitás is csökken.

A hermatipikus korallok kitűnő környezetjelzők. A zooxanthellák fényigénye miatt ezek mind sekélytengeriek. A legkedvezőbb számukra a 20 m-nél kisebb vízmélység, a 25°-29°C hőmérséklet, a 36%-os sótartalom, a kis vízmozgás és a lassú üledékképződés, valamint a szilárd aljzat. A földtörténeti múlt korallzátonyai közül egyértelműen a trópusi övben keletkeztek azok, amelyek mészmoszatokkal együtt fordulnak elő. A mai zátonyok öves elrendeződéséből kiindulva az egykori zátony felépítése is rekonstruálható, a zátonytest illetve algataréj, a külső zátonylejtő és a belső lagúnarész elkülönítésével. Általában az egykori self peremén vagy magán a selfen foltszerűen elszórt zátonyok maradtak meg. A gyűrűszerű atollok, amelyek ma annyira jellemzőek az indopacifikus szigetvilágra, fosszilisán nagyon ritkák.

A korallokat elsősorban a szeptumok fejlődése és szerkezete alapján rendszerezük. A paleozoós korallok egy részén (Rugosa rend) hat protoszeptum van, azonban a metaszeptumok csak négy, protoszeptumoktól határolt térségben fejlődnek. A korallok főleg magánosak, fejlett külső tékával, amely gyakran gyűrűszerű ráncokat visel. Egyesek ezeket nevezik rúgáknak, mások a téka szeptumok közti, hosszanti kiemelkedéseit. A szeptumok tömöttek, a tabulák általában fejlettek. A disszipimentumok gyakran a téka belső peremén fejlett szegélyréteget alkotnak. A rugóza korallok egyik csoportján a kelyhet a téka pereméhez mozgathatóan ízesülő fedőlemez (operkulum) zárja le. Az ízesülés helyén a téka pereme egyenes. Ezek a fedőlemezes korallok hirtelen jelentek meg, a devonban volt a virágkoruk (pl. *Calceola*). A rugózák közt találunk telepeseket is, az egyes korallitok vastag tékái azonban egyértelműen arról tanúskodnak, hogy a telepképződés még fejletlen volt.

A paleozoós korallok másik csoportjába a fenéklemezes korallok (Tabulata rend) tartoznak, keskeny, általában szeptumtalan csövekben élő kis korallokkal, amelyek a növekedéskor tabulával zárták le az elhagyott vázrészt.

A mai korallok a Scleractinia rendbe tartoznak. Ezek valószínűleg a rugózáktól származtak,

bár az alsótriászból az összekötő láncszemek hiányoznak. Jellemzőjük a hatsugaras szimmetria. A 6 protoszeptum közt levő valamennyi térségben fejlődnek metaszeptumok, 6 + 12 + 24 + 48 stb. sorrendben. A tabulákat általában disszepimentumok helyettesítik, és a szeptumok a tékán túl bordákban folytatódnak. A szeptumszerkezet általában rácsszerű. A korallum korallitjait sejtes cönoszteum köti össze. Elsősorban zátonyépítők és telepések. Vannak azonban köztük magányos hermatipikus korallok is, mint amilyen a krétaidőszakra jellemző *Cyclolites*, amelynek lapos alsó része, ovális körvonala, domború kelyhe és megnyúlt kehelymedre van. A szeptumok nagy számából ítélve a *Cyclolites*nek nagyon sok tapogatóköre lehetett, és a lágytest kívülről teljesen beburkolta a vázat.

Bordásmedúzák

A bordásmedúzák (Ctenophora), elsősorban abban különböznek a csalánozóktól, hogy nincs csalánsejtjük, és testük csak látszólag sugarasan szimmetrikus felépítésű. Többségük ugyanolyan életmódot folytat, mint a medúza: lebeg a vízben és enyvsejtekkel fogja meg a zsákmányállatot. Néhány nagyon specializált képviselőjük ugyanúgy mászik a tengerfenéken, mint egy laposféreg. Mivel a bordásmedúzák nem választanak el szilárd vázat, és szövetük víztartalma meghaladhatja a 99%-ot, érthető, hogy mind ez ideig nem kerültek elő a fosszilis anyagból. Törzsfelődésükről semmiféle dokumentum nem maradt fenn, ezért rendszertani helyük és rokonsági kapcsolatuk tisztázatlan.

Laposférgek

A laposférgek (Plathelminthes) három csíralemezes Bilateriák önálló testüreg nélkül. A külső testfal és a bélcsatorna közt levő térséget izom és kötőszövet tölti ki. A kötőszövetben számos apró hasadék van (**skizocöloma**). A bőrízomtömlőt hosszanti, és átlós izmok mozgatják. A központi idegrendszer a test elülső és háti oldalán levő idegdúcából állhat. Innét indulhatnak ki az idegtörzsek a test hátsó részébe. A laposférgek érzékszervei fejletlenek, valódi légzőszervük és véréredényrendszerük nincs. Elővesécskéik viszont nagyon fejlettek. Sok közöttük az élősködő. A gerincesek legkülönbözőbb csoportjának májában, szívében, tüdejében, veséjében stb. élnek laposférgek.

Az első tengeri örvényférgyet 1978-ban a kambriumi Burgess-palából írták le, de karbon- és harmadidőszaki rovarok testéből is sikerült kimutatni élősködő szívóférgyet. Mindez azonban nem tisztázta származásukat. Lehetséges, hogy a csalánozókkal vagy a csillós egysejtűekkel állnak

szorosabb rokonsági kapcsolatban, és a bőrízomtömlő kialakulása jelentené a progressziót az aktívabb állat számára. Nincs kizárva annak a lehetősége, hogy a laposférgek egyszerű felépítése, a cöloma és a végbélnyílás hiánya másodlagos visszafejlődés következménye.

Zsinórférgek

A zsinórférgek (Nemertini) ugyanúgy szelvényezetlenek, mint a laposférgek, de az ivarmirigyek és a kiválasztószervek ismétlődve egymás után helyezkednek el. Véredényrendszerük zárt, idegrendszerük fejlettebb, mint a laposférgeké. Testük elülső részén kitolható és behúzható ormány van, amely a bélcső fölött a testfal betüremkedésével alakul ki. A csillóval borított méregmirigyes vagy szűrőtüskés ormánynak a táplálkozásban van szerepe. A zsinórférgek ragadozók vagy élősdiek, és egyúttal a legnagyobb méretű gerinctelenek. Elérhetik a 30 m hosszúságot, bár van köztük 2 mm-es is. Többségük tengeri és puhatestűekkel, gyűrűs férgekkel, rákokkal vagy halakkal táplálkozik.

Annak ellenére, hogy a zsinórférgeknek nincs szilárd vázuk, a középső-kambriumi Burgess-palából viszonylag nagyobb számban kerültek elő: a fauna 1 %-át alkották. A felsőkarbonból olyan lenyomatukat ismerjük, amelyen az ormány is megmaradt. E leletekből arra következtethetünk, hogy a paleozoikum óta nem mentek át jelentősebb változáson.

A zsinórférgek szervezetségi foka a laposférgek és a gyűrűsférgek között van. A külső szelvényezettség hiánya, a csillós bőrfelület, a laza kötőszövet alacsony szervezetségre utal; a végbélnyílás és a véredényrendszer kialakulása magasabbra.

Nyelesférgek

A nyelesférgek (Kamptozoa) kicsiny, legfeljebb 5 mm hosszú cöloma nélküli állatok, izmokkal mozgatható rövid nyéllel és kehely alakú testtel. A kehely felső pereménél vannak a tapogatók, belső oldalukon hosszú csillókkal. Bélcsövük U alakban meghajolt, és mind a szájnyílás, mind a végbélnyílás a tapogatókoszorún belül helyezkedik el. A nyelőcső közelében van a központi idegdúc, ahonnan két páros idegek vezetnek a tapogatókba és a nyelvbe. Légzőszervük és véredényrendszerük nincs.

A nyelesférgek bimbózással vagy ivarosán szaporodnak. Magányosan vagy telepekben élnek, és tapogatóikkal gyűjtik össze a mikroszkopikus kicsinységű táplálékot. Egy kivételtől eltekintve tengeriek.

1977-ben írtak le először nyelesférgekre emlékeztető fossziliákat a középsőkambriumi Burgess-palából. Magányos, viszonylag nagyméretű formák, feltűnően hosszú (40 mm) nyéllel. Ha ezek lennének a maiak elődei, a nyelesférgek törzsfajlását méretcsökkenés jellemezné, és a jelenleg élők miniatűr formái lennének az 550 millió évvel ezelőtt élteknek.

A nyelesférgek ugyanúgy rögzült életmódot folytatnak, mint a csalánozók közé tartozó Hidrafélék vagy a mohaállatok, és ennek megfelelően hasonlítanak egymásra. A hagyományos rendszerek a mohaállatok rokonságába sorolták a nyelesférgeket (Entoprocta), de a cöloma hiánya önállóságuk mellett szól.

Hengeresférgek

A hengeresférgek (Nemathelminthes) teste a laposférgekével ellentétben henger alakú és a legtöbbjüknek van végbélnyílása. Idegrendszerük egyszerű, légzőszervük és véréredényrendszerük nincs és egyeseknél a kiválasztószerv is hiányozhat.

A hengeresférgek életmódja nagyon változatos. Sok közöttük az élősködő, különösen a szárazföldi csoportokban. Mivel vannak köztük kizárólag tengerben élők, és nincs olyan osztályuk, amelynek ne élne tengeri képviselője, feltehető, hogy a tenger volt az eredeti életterületük, és egy részük később alkalmazkodott az édesvízi vagy a szárazföldi környezethez.

A hengeresférgek nem választanak ki szilárd vázat, kutikulájuk viszont fejlett. A karbonidőszaki rétegekből leírt fonálférgek testét tüskeszerű kutikulaképződmény védte, akár csak a mai, a tengerben szabadon úszó rokonaikét. Ami a szárazföldi elterjedésüket illeti, az eocénkori borostyánkőből és az ugyancsak kitűnő megtartásáról híres geiseltali barnakőszén-medencéből írták le maradványaikat. Figyelemre méltó, hogy az egyik gomolyférget faji szinten azonosították a ma élővel. Ennek a hengeresférgnek az evolúciója lényegében több mint 50 millió éve lezárult.

Elő-gyűrűsférgek

Az elő-gyűrűsférgek (Priapulida) orsó alakú teste körte alakú előtörzsre és gyűrűszerűen barázdált törzsre tagolódik. Az előtörzsön hosszirányban tüskesorok vannak. Az előtörzs ormányszerűen mozgatható, sőt behúzható a testüregbe. A törzs barázdái nem szelvények, és nincs valódi cölomájuk. Garatideggyűrűjük van, de az idegdúcok hiányzanak. Önálló légzőszervük és véréredényrendszerük nincs. Az előtest csúcsán van a szájnyílásuk és a test hátsó végén a végbélnyílás.

Izaplakók, ormányukkal ássák be magukat az üledékbe és moszatokkal, gyűrűsférgekkel stb. táplálkoznak, sőt akad köztük "kannibál" is. Kizárólag tengerben élnek. Jóllehet nincs szilárd vázuk, kutikularétegük vastag. Fossilisan nagy számba kerültek elő a középsőkambriumi Burgess-palából (6%). Ebben az időben alakgazdagabbak voltak, mint jelenleg! Hanyatlásuk kapcsolatba hozható az állkapcsos gyűrűsférges ordovíciumi megjelenésével. Az elő-gyűrűsférgesek nem voltak egyenértékű vetélytársai a gyűrűs férgeseknek. Az egyik karbonidőszaki nemzetségük már alig tér el a ma élő genustól.

A rendszerezők többsége az elő-gyűrűsférgeseket önálló törzsnek tekinti. Mások a hengeres-férgesek legfejlettebb osztályának tartják.

Fecskendőférgesek

A fecskendőférgesek (Sipunculida) a legegyszerűbb ma élő cölomás állatok. A kétrétegű bőr és a bélcsatorna között csillós réteggel burkolt testüregük van, amelyet fehér és vörös véresejtet tartalmazó folyadék tölt ki. Kétlebenyű agyducuk a nyelőcső felső oldalánál van. A garatideggyűrűből páratlan hasi idegtörzs vezet a test hátsó végéhez. Szájnyílásukat csillós tapogatók veszik körül, kinyújtható horgokkal. A bélcső megcsavarodott, a végbélnyílás a test elülső részén található, a háti oldalon. Elkülönült légzőszervük nincs, és véredényrendszerük is fejletlen.

Valamennyi fecskendőférges tengeri. Sziklahasadékokba, üres csigaházakba húzódnak, vagy lágy iszapba ássák magukat és apró szervezetekkel : egysejtűekkel, laposférgesekkel, lárvákkal táplálkoznak.

Két nemzetségüket a kambriumi Burgess-palából írták le. Több bizonyítéka van, hogy a földtörténeti múltban ugyanúgy éltek együtt a magános korallokkal, mint ahogy a jelenben.

Puhatestűek

Földtani szempontból a legfontosabb állattörzset alkotják a puhatestűek (Mollusca). Jóllehet nevük a szelvényezetlen lágytestre vonatkozik, őslénytani jelentőségüket a fossilizálódásra alkalmas mészvázuknak köszönhetik.

A puhatestűek kétoldali részarányos állatok (Bilateria) háromféle csíralevéllal (ektoderma, mezoderma és entoderma), úrbél helyett külön fallal rendelkező bélcsatornával, amelynek szájnyílása az egyedfejlődés során végleges marad (Protostomia).

A puhatestűekre általában jellemző:

- három részre (fej, láb, zsigerzacskó) tagolt test
- kis cölomaüreg
- radula
- köpeny
- köpenytől elválasztott mészváz
- koszorús lárva (trochophora).

A puhatestűek tehát valódi szelvény nélküli, kis cölomájú összajúak. Az ősi típusok egyes szervei hosszirányban megismétlődhetnek, de a cöloma nem. A cöloma nem az egész bélcsövet veszi körül, hanem csak a szívet. A három testtáj a specializálódás irányának megfelelően módosulhat. A fej a kagylóknál és az ásólábúaknál visszafejlődött, a fejlábúaknál összenőtt a lábbal. A fejen levő szájüregben van a jellegzetes rágószerv, a ráspolyszerű radula, amely a kagylóknál hiányzik. A láb eredetileg szétterülő, csúszó talp, laposférgekre emlékeztető mozgásmechanizmussal. A zsigerzacskó a cölomával együtt a háti oldalra tolódott. Így a láb mozgása önállóbb lett. A zsigerzacskót kívülről a köpeny (pallium) védi. Az idegrendszer kezdetleges fokozatból, két pár hosszanti idegtörzsből és ezeket összekötő számos harántidegtörzsből áll. Véredényrendszerük mindig nyílt. A test és a köpeny között van a köpenyüreg az ún. köpenyszervekkel (kopoltyúk, egyes érzékszervek, végbélnyílás, a kiválasztószervek és az ivarszervek nyílásai).

A puhatestűek feltehető őse, az "Archimollusca" hát-hasi irányban lapított testű állat lehetett, felül szétterülő köpennyel, amely pajzsszerűen védte az állatot. Amikor a köpeny meszes védőréteget választott el, a lágytest tengervízzel érintkező felülete lecsökkent és a bőrlégzést felváltotta a kopoltyús oxigéncsere. Valószínű, hogy a kopoltyúk eredetileg a test hátsó részén levő köpenyüregben voltak. Egyes csoportoknál a tágas köpenyüreget keskeny, a pajzsszerű háti páncélt körülvevő köpenycsatorna helyettesítette. Ezeknél a kopoltyúk száma megsokszorozódott, hogy a légzésben ne legyen fennakadás. A köpenyüreg a kopoltyúkkal a zsigerzacskó megcsavarodásával előre kerülhet. Így jött létre a csigák torziója. A kagylóknál viszont a köpenyüreg oldalsó helyzetű és a kopoltyúk felülete kiterjedt. Mindenesetre az ősi-puhatestűnek megvolt a képessége arra, hogy jelentősen módosítsa szerveit a különböző irányú alkalmazkodásnak megfelelően. Nem véletlen, hogy a mai állatvilágban az ízeltlábúak után a puhatestűek fajszáma a legnagyobb (130000). Ezeknek 80%-a a csigák közé tartozik, abba az osztályba, amely egyedül tudott alkalmazkodni a szárazföldi életmódhoz is.

A peték jellegzetes barázdálódási módja és a koszorúslárva (trochophora) alapján régóta sej-

tették, hogy a puhatestűek és a gyűrűs férgek közös őstől származtak. Az utolsó évek tengerkutatása során olyan mélytengeri "maradványcsigák" kerültek elő, amelyek még inkább bizonyítják a puhatestűek, a gyűrűs férgek és az ízeltlábúak távoli rokonságát. Mindenesetre ezek a törzsek már a prekambrium során elkülönültek egymástól és önálló fejlődésnek indultak. A puhatestűek alkalmazkodásának hatósugara bizonyos értelemben szűkebb volt, mint a gyűrűs férgeké vagy az ízeltlábúaké. Döntő többségük megőrizte ősi tengeri élethelyét, és csak a csigák nagyarányú alkalmazkodóképességének tulajdonítható, hogy jelenleg a puhatestűek a mélytengeri árkoktól a magashegységekig a legkülönbözőbb élethelyeken megtalálhatók.

A puhatestűeket - a fosszilis anyag figyelembevételével - 10 osztályba soroljuk:

maradványcsigák (Monoplacophora),

tentakuliták (Tentaculita),

hyoliták (Hyolitha),

cserepeshéjúak (Polyplacophora),

féregcsigák (Aplacophora),

rosztkonhiák (Rostroconchia),

ásólábúak (Scaphopoda),

kagylók (Bivalvia),

csigák (Gastropoda),

fejlábúak (Cephalopoda).

Ezek közül egyedül a féregcsigák (Aplacophora, Solenogastrea) nem választanak el szilárd vázat. A féregcsigák lába visszafejlődött, kutikulájuk azonban fejlett és egész testüket tüskék borítják. Lehetséges, hogy törzsfajlásuk során másodlagosan veszítették el a vázukat.

A tentakulitákat és a hyolitákat újabban egy osztályba foglalják össze (Coniconchia). Ezek éppen úgy kihaltak a paleozoikumban, mint a rosztkonhiák osztálya.

Maradványcsigák

A maradványcsigák (Monoplacophora osztály) váza kétoldali részarányos, ovális, sapka alakú, előre tolódott csúcsi résszel. A ma élők váza vékony, törékeny, őseiknek viszont vastag szilárd vázuk volt. A láb- és kopoltyúizmok, az idegdúcok, az ivarszervek és a kiválasztószervek, továbbá a köpenycsatornában levő fésűkopoltyúk a test hosszirányában többszörösen ismétlődnek. Az izombenyomatok a váz belső falán láthatók, amely alapján azonosíthatók a fosszilis anyagban régóta

ismert maradványcsigák a maiakkal.

Fossilisan mintegy 50 genusuk ismert 100-150 fajjal. A Tryblidium héja kissé konkáv, elől elhelyezkedő apex-el, belső felületén 6-7 izombenyomattal (felső kambrium-szilur). A Scenella (alsó kambrium-devon) és a Cyrtonella (szilur-devon) héja enyhén hajlott, kúp alakú.

A ma élő egyetlen nemzetségüket (élő kövület), *Neopilina galathea*-t 1952-ben egy mélytengeri kutatóexpedíció során fedezték fel. Ez a legprimitívebb ma élő puhatestű. Az ősök a kambriumban jelentek meg, és nagyrészt sekélytengeri zátonylakók voltak. A devonidőszak végén látszólag kihaltak. Ez annak tulajdonítható, hogy a csoport mélytengeri környezetbe húzódott vissza.

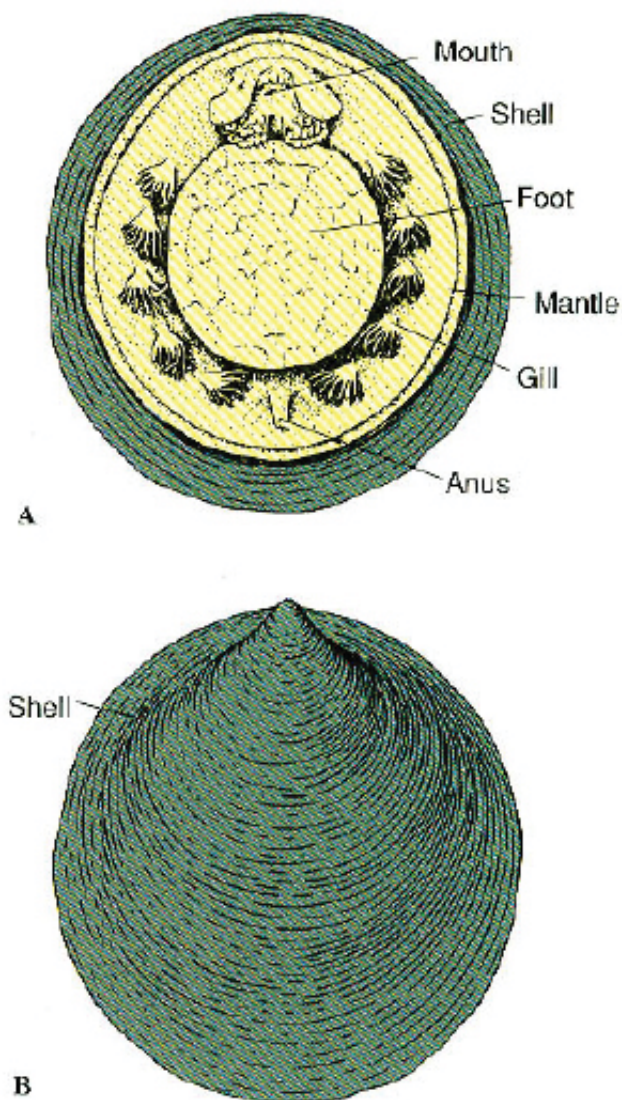
Tentakuliták

A tentakuliták (*Tentaculita* osztály) váza átlagosan 15-30 mm hosszúságú, de kivételesen eléri a 70 mm-t is. A ház egyenes, kúp alakú kezdőkamrával, kamrázott hátulsó résszel és elől lakókamrával. A kamraválaszfalak (szeptum) sűrűk és egymástól szabálytalan távolságra helyezkednek el és nincs rajtuk nyílás. A lakókamra hosszú és a szájadékot fedőlemez (operkulum) zárhatja le, amely mozgathatóan ízesül a szájadék pereméhez. A vázat kívülről gyűrűk és közttes ráncok díszítik.

A tentakuliták mészvázának szerkezete eltér a puhaestűekétől, és egyes brachiopodák vázára emlékeztet. A kísérőfauna tanúsága szerint valamennyi tentakulita tengerben élt, és nagy részük feltehetően helyhez kötött életmódot folytatott. A kambriumban jelentek meg. Virágkoruk a középsődevonban volt, és a devon végén kihaltak.

Hyoliták

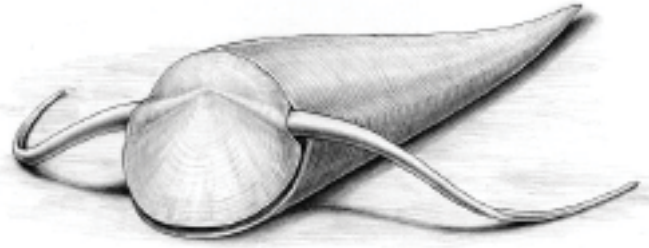
A hyoliták (*Hyolitha* osztály) ugyanúgy mészvázúak voltak, mint a tentakuliták, de a vázuk



Maradványcsiga rajza hasi- (A) és háti nézetben (B)

keresztmetszetben háromszögletű, és enyhén ívelt volt. A szájadékot itt is fedőlemez zárta le. A váz és a szájfedő érintkezési pontjánál két görbült függelék nyúlt ki, akkor is, amikor az állat teljesen visszahúzódott a lakókamrájába. Belül a váz kamrákra tagolódhatott. Kívülről a vázat változatos bordák vagy erős növedékvonalak díszítették.

A hyoliták a kambriumban jelentek meg és a permben haltak ki. Sekélytengeri szervezetek lehettek, amelyek valószínűleg a tengerfenéken lassan mozogtak, vagy esetleg a mai tengeri pillangókhöz hasonlóan lebegtek. Maradványaik előkerültek a kanadai Burgess-palából, a kínai Chengjiangból és Grönlandról is.



Egy hyolitha rekonstrukciója (Mus és Bergström nyomán)

Cserepeshéjúak

A cserepeshéjúak (Polyplacophora osztály) közel állnak a maradványcsigákhoz, de nem egyetlen pajzsszerű héj védi az állatot a háti oldalról, hanem hét vagy nyolc. Az állat felülnézetben elliptikus körvonalú. A fej kicsi szemek és tapogatók nélkül. A láb és a köpeny között levő mély köpenycsatornában hosszirányban ismétlődnek az egyszerű fésűskopoltyúpárok. Radulájuk fejlett és a csigákéra emlékeztet. Idegrendszerük az előbelet körülvevő garatideggyűrűből és két pár hosszanti idegtörzsből áll. Érzékszerveik a háti oldalon elszórt héjszemek, amelyek száma elérheti a 10 000-et. Ennek megfelelően héjuk likacsos.

A mai cserepeshéjúak háti lemezei cserépszerűen részben fedik egymást és mozgathatók. Veszély esetén az áramvonal alakú állat összecsavarodva védekezhet a hullámverés vagy a ragadozók ellen.

A legidősebb, felsőkambriumi cserepeshéjúak lemezei kúp alakúak voltak, és nem fedték egymást. Jelenleg mintegy 500 fajuk él, minden mélységű tengerben megtalálhatók, elsősorban azonban szilárd sziklákon élnek, ahol általában hely-



Cserepeshéjúak (*Ischnochiton*) felülnézetben

hez kötött szervezetekkel, moszatokkal, foraminiferákkal, rákokkal és apró lárvákkal táplálkoznak.

Rosztrokonhiák

A rosztrokonhiák (*Rostroconchia* osztály) kétoldalian részarányosak voltak. A felnőtt állat feltűnő módon hasonlított a kagylókra. De a két teknő mindig nyitott volt, mivel nem volt sarokpántja és zárszerkezete: elől hosszú csőben nyúlt meg, ez a rostrum. A két teknő hátul sem ért össze.

A rosztrokonhiák az alsókambriumtól a permig éltek. Virágkoruk az ordovíciumban volt, amikor csaknem versenytársai voltak az akkor még ritka kagylóknak. Törzsfelődési szempontból jelentősek, mivel lehet, hogy közös ősei voltak az ásólábúaknak és a kagylóknak.

Ásólábúak

Az ásólábúaknak (*Scaphopoda* osztály) cső alakú, mindkét végén nyitott, agyarszerűen görbült vázuk van. Az állat teste kétoldali részarányos, fejletlen fejjel, tapogatókkal és köpennyel borított zsigerzacskóval. Keringési rendszerük fejletlen, a légzés a köpeny felületén át valósul meg. Lábuk kinyújtható, amellyel beássák magukat az üledékbe, úgyhogy a váz csúcsán keresztül érintkeznek a tengervízzel. A csúcsi nyíláson át jut a víz a köpenyüregbe, és ezen keresztül távozik el a meg nem emésztett táplálék.

A váz aragonitból épül fel, kívül gyakran hosszirányú bordák díszítik. A váz falvastagsága kivételesen elérheti a 4 cm-t is, a hosszúság pedig meghaladhatja a 60 cm-t. Általában azonban a váz mindössze 2-4 cm hosszú.

Az ásólábúak kizárólag tengeri szervezetek. Kovamoszatokkal, egysejtűekkel, kagylósrákokkal táplálkoznak. Első képviselőiket az alsódevonból írták le, de a paleozoikumban csak nagyon kis számban éltek. A krétaidőszaktól kezdve számuk fokozatosan növekedett és jelenleg több fajuk él, mint amennyit fosszilisán leírtak. A *Dentalium* a középső triásztól máig, a *Cadulus* az alsókrétától máig, míg a *Siphonodentalium* a paleocéntól ugyancsak máig él.

Kagylók

Leggyakrabban használt nevük (*Bivalvia*) a kettős teknőre utal. A kagylókat általában jellemzi :

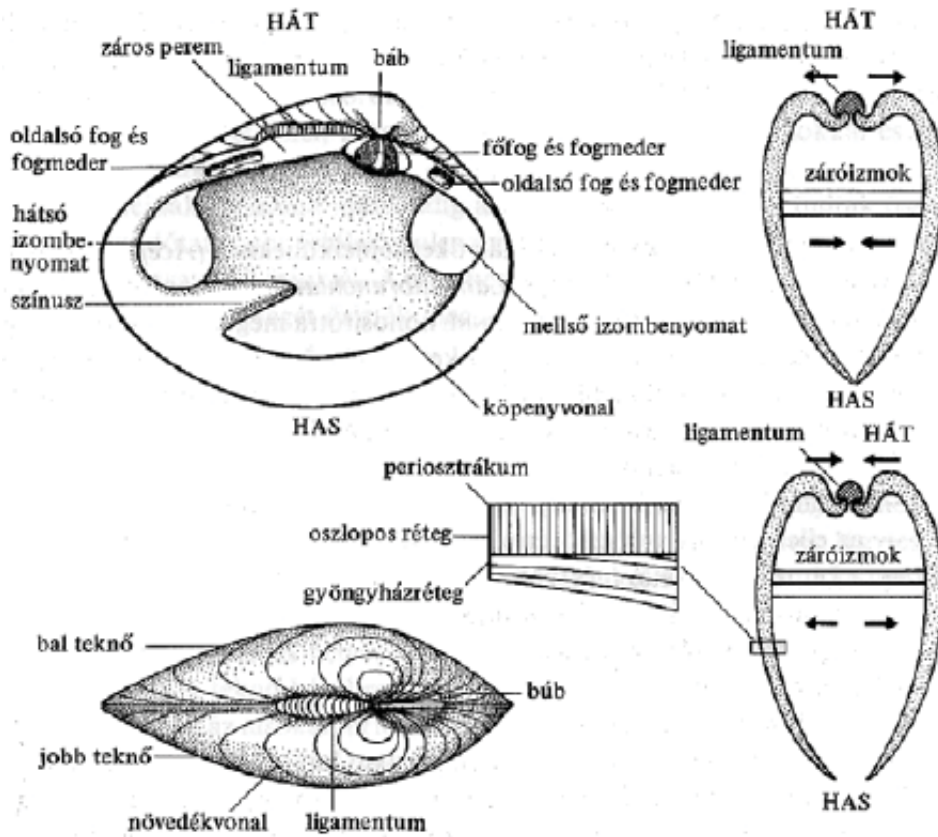
- a kétoldali részarányosság,
- a száj- és végbélnyílás ellentétes irányú,
- a két teknőből álló mészváz,
- a nyitó sarokpánt és záróizom,
- az ásóláb.

A zsigerzacskó a köpennyel és a héjjal összenőve a háti részen húzódik, a hasi oldalon van a köpenyüreg és a láb. A lágytest és a teknők között levő köpenyüregben vannak a kopoltyúk.

A két teknő többnyire egyforma (ekvivalvis) és általában mindkét teknő domború (konvex). A kagylók egy részén a két teknő különböző alakú, illetve különböző méretű, azaz inekvivalvis. Maga az egyes teknő is lehet kétoldali részarányos (ekvilaterális), de ez ritkaság. A legtöbb kagylónak egyforma és részaránytalan (inekvilaterális) teknői vannak. Magán a teknőn megkülönböztetjük a szájnyílás irányában levő mellső (anterior) és a végbélnyílás irányában levő hátsó (poszterior) részt, a búbot és a zárosperemet. A búb a teknő legidősebb része, egyben a teknők növekedésének kiinduló pontja. A búb általában előrehajlik, de csúcsa hátrafelé vagy ritkán kifelé is irányulhat. A búb alatti területen, de ugyancsak a háti részen van a sarokpánt, a ligamentum. Ennek külső része beolvad a teknőket burkoló szerves rétegbe, a periosztrákumba. A belső rész szaruszerű koncholinból áll és nagyon rugalmas. A sarokpánt önműködően feszíti szét a két teknőt, ezért amikor az izmok elernyednek vagy az állat elhalása után elpusztulnak, a tartósabb ligamentum kinyitja a teknőket.

A nyitással ellentétben, a teknők zárása aktív izommunka eredménye. A legtöbb kagylónak két záróizma van, mellső és hátsó. Ilyenkor a teknők belső oldalán összesen 4 izombenyomat látható. Ezek a kagylók a dimyáriák. Amikor a két izom egyforma méretű, a kagyló izomyária. Az eltérő izmú kagylók a heteromyáriák. A mellső izom teljes elcsökevényesedése esetén csak a hátsó izom marad meg, ez a monomyaria típus. Az izombenyomatokat a teknők belső oldalán köpenyvonal köti össze. A köpenyvonal a köpenyizmok megtapadási pontjainak felel meg. A köpenyizmok segítségével húzza össze az állat a köpeny peremi részét. Gyakran a köpeny csőszerűen túlterjed a kagyló hátsó részén és szifót alkot. A szifó két részre különülhet el, a hasi oldal felé van a bevezető szifó, a hát irányában a kivezető. A szifó nélküli kagylók köpenyvonala ép (integripalliata). A szifós kagylók köpenypereme a hátsó részen beöblösödik, szinuszt alkot. Ezek a szinupalliáták. A szinupalliáta kagylók teknői sohasem záródnak össze teljesen, hanem hátulsó részükön nyitottak.

A háti peremen levő zárszerkezet a két teknő pontosabb illeszkedését segíti elő, megakadályozza azt, hogy a záróizmok működésekor a teknők elforduljanak. Az egyik teknőben a zárszerke-



zet fogait, a másik teknőben az ennek megfelelő bemélyedéseket, a fogmedreket találjuk. A búb alatti fogakat főfogaknak (kardinális fog), a búbtól távolabbi fogakat oldalsó (laterális) fogaknak nevezzük. A heterodont fogtípusnál jól elkülönülnek a főfogak a mellső és hátsó oldalsó fogaktól. A taxodont zárszerkezet sok apró, egyenes vagy V alakú fogból áll, amely az egész háti peremen

végighúzódik. Az izodont fogú kagylóknak mindkét teknőjében, szimmetrikusan két-két fog van. Ugyancsak kevés, de zömök, alaktalan, csapszerű foguk van a pachiodont kagylóknak. A pachiodont fogak legtöbbször kardinális fogból fejlődött tovább. Egyes kagylóknak gyenge, alig észrevehető fogaik vannak, ezek a dyzodont kagylók. A skizodont kagylók egyik teknőjében hasadt fog van, amelynek hasítékába nem illeszkedik fog a másik teknőből. A dezmodont fogú kagylóknál a fog teljesen csökevényes vagy hiányzik.

A teknőket kívülről növedékvonalak, gyűrűszerű növedékráncok (rúgák), sugárirányú bordák, esetleg csomók, tüskék stb. díszíthetik.

Maga a mészváz, a gerincesek csontjához hasonlóan, részben kalcium-karbonátból, részben szerves proteinfonalakból épül fel. Általában elkülöníthető egy külső réteg (osztrákum) és egy belső gyöngyházréteg (hiposztrákum). A teknők anyaga általában aragonit, egyeseknél azonban az osztrákum kalcit, csak a hiposztrákum aragonit, mások váza pedig kizárólag kalcitból épül fel.

A kagylók ivarosán szaporodnak. A megtermékenyülés az állatok közelében vagy esetleg már a köpenyüregben bekövetkezhet. Az önmegtermékenyítésre is akad példa.

A lárvák általában hosszabb ideig lebegnek a tengerben, fitoplanktonanyaggal táplálkoznak. A puhatestűekre jellemző trochophora lárvaállapotot hamar felváltja a veligera lárva, amely nevét a mellső részen kialakult csillós vitorláról (velum) kapta. Már a lárvaállapotban kialakul a két teknő (prodisszokonch), amely a végleges teknő búbjának felel meg (disszokonch). Még lárvaállapotban

bekövetkezik a megtelepülés.

A kagylók mind vízben élnek. Nagy részük tengeri, kis részük édesvízi. A maiak között kivételesen akadnak olyanok is, amelyek bizonyos ideig tudnak úszni a teknők gyorsan ismétlődő öszecsapásával. Igazi nektonba vagy planktonba tartozó alak azonban nincsen köztük. Valamennyi mai kagyló a bentoszban él. Élethely szerint a kagylók egy része az epibentoszba, nagy többségük az inbentoszba, kevés pedig, félig az üledékbe mélyülve, a szemi-inbentoszba tartozik.

A teknők alakja, a héjvastagság, a díszítés, valamint a mikrostruktúra fokozhatja a teknők ellenálló képességét. Különösen vaskos, erősen díszített teknők jellemzik a hevesebb vízmozgású területeken élő kagylókat.

A paleontológiai adatok (rosztrakonhia) és az egyedi fejlődés korai szakaszának ismerete valószínűsíti, hogy a kagylók olyan puhatestűektől származtak, amelyek háti részét egyetlen egységként burkolta be a köpeny, azonban már két elmeszesedési központból indult el a mészkiválasztás. Mindenesetre a legősibb kagylók sokban hasonlítottak a mai lárvák prodisszokonchjára. Az alsó-kambriumi kagylók 3-10 mm kicsiny teknőin erős izombenyomatok voltak, fejlett volt a köpenyvonalon, hiányzott viszont a fog és a ligamentumszerkezet. Jellemző, hogy ezeket a teknőket korábban az ízeltlábúak közé sorolták.

A kagylók az ordoviciumban különböző irányban alkalmazkodtak táplálkozásmód és rendszertani felépítés szempontjából egyaránt, törzsfelődésük mégis mindvégig szűk lehetőségi kereteken belül mozgott, amely valószínűleg kapcsolatban áll a kagylók passzív életmódjával. A fejlődés a teknők zárműködésének fejlesztésére, a váz ellenálló-képességének fokozására, illetve a hatásosabb táplálékszerzésre irányult. Az ősi alakok az inbentoszba tartoztak, bisszussal rögzítették magukat a nagyobb üledékszemcsékhez, szuszpenzióval táplálkoztak. Ma is a leggyakoribbak az inbentosz, szuszpenziósűrő kagylók. A paleozoikumban még csak szórványosan éltek kagylók. A mezozoikum során jelent meg a ma is élő kagylócsoportok legnagyobb része. A mezozoikum végén virágkorukat élték a zátonyalkotó, pachiodont zárszerkezetű kagylók (rudisták), amelyek a krétaidőszak végén kihaltak.

Feltűnően lassú a kagylók törzsfelődési tempója. Egy-egy nemzetség átlagos életkora 79 millió év. Érdekes, hogy a kihalt kagylók közt egy nemzetség sem akad, amelyik tovább élt volna 275 millió évnél, a ma élők között viszont vannak olyanok, amelyek már 400 millió év óta élnek. Kivételesen akadnak olyan kagylók, amelyek evolúciós tempója rendkívül gyors. A krétaidőszakból ismerünk olyan evolúciós sorokat, amelyek fajainak átlagos élettartama mindössze 0,3 millió év. Úgy tűnik, hogy a pachiodont kagylók fejlődtek a leggyorsabban, ami összefügghetett a zátonylakó

életmóddal, a térért folyó harc "kiéleződésével" stb.

A kagylók, hasonlóan a korallokhoz, jelentős kőzetalkotók, jó környezetjelzők, de - a pachiodont kagylóktól eltekintve - viszonylag rossz korjelzők.

A zoológusok a ma élő kagylókat a kopolytú felépítése alapján rendszerezik, négy rendet különítenek el. Mivel a kopolytú nem fosszilizálódik, a paleontológusok a zárszerkezet figyelembevételével csoportosítják a kagylókat.

Palaeotaxodonta alosztály

Teknőik zárókészülékén számos azonos méretű fogacska és mélyedés található. Csak tengeriek.

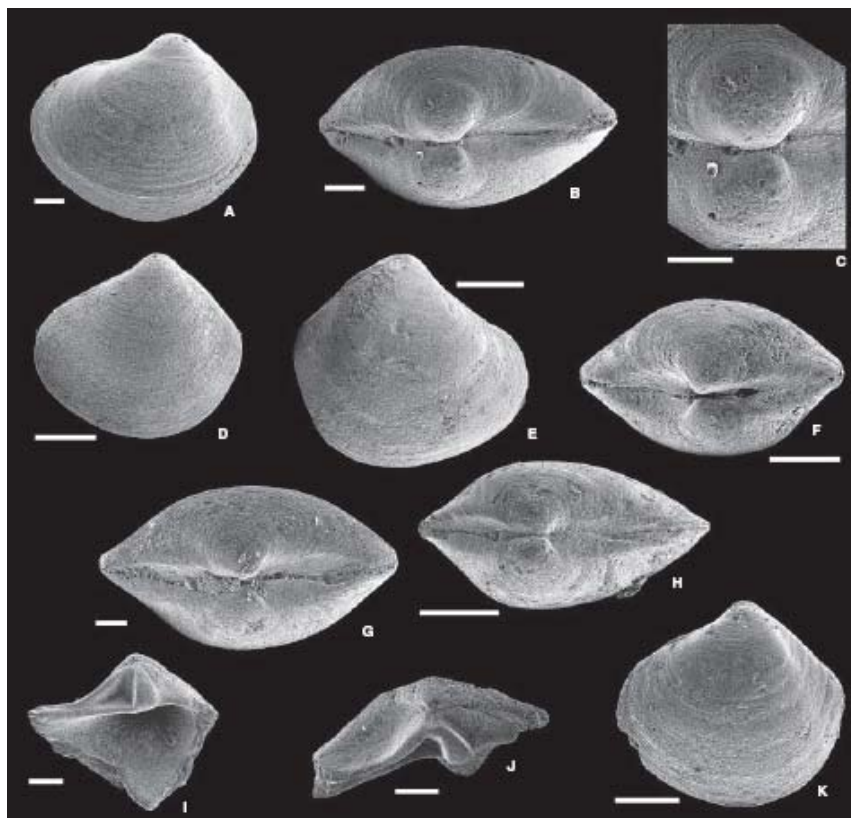
A Nuculacea főcsalád névadója a *Nucula* (diócska), amelynek tekneői 1-3 cm hosszúak. A krétakortól máig él. A Nuculanacea főcsaládba tartozó *Yoldia* szintén a krétától máig él.

Cryptodonta alosztály

Ősi típusú kagylók tartoznak ide, amelyek zárókészülékén hiányzik a fogazat. A Praecardium a szilur-devon, míg a *Cardiola* a felső szilur-karbon időszakban élt.

Pteriomorphia alosztály

Képviselőik elülső záróizma kisebb mint a hátulsó. A zárókészülék fogai kevésbé fejlettek. Az



Triász kori heterodonta kagyló (*Sinbadiella*) elektronmikroszkópos felvételei

Arca (Arcacea) genus középső jurától máig él. A *Mytilus* (Mytilacea) a felső jurától máig él. A Pteriacea főcsaládba tartozó *Inoceramus* a jura-kréta időszakban élt. A Pectinacea főcsalád képviselői közül megemlítendő a *Chlamys*, amely a triástól máig él, míg a *Pecten* felső eocéntól máig ismert.

Palaeoheterodonta alosztály

Képviselőiknek rendszerint mindkét záróizma megvan, fogazatuk pedig heterodont (egy nagy középponti fog, és egy-két kisebb fog

elől és hátul). Az *Unio* genus a triásztól napjainkig él, a *Trigonia* a középső triásztól-a krétakor végéig élt.

Heterodonta alosztály

Képviselőiknek 1-3 kardinális foguk és az ezeket közrefogó több laterális foguk van. Jellegzetes képviselőik a *Cardium* (miocén-), *Lymnocardium* (középső miocén-pliocén), *Phyllocardium* (pliocén), *Maetra* (eocén-), *Solen* (eocén-), *Dreissena* (eocén-), *Congeria* (oligocén-pliocén, „kecskeköröm”), *Venus* (oligocén-), *Requienia* (kréta), *Hippurites* és a *Radiolites* (felső kréta).



Pecten

Csigák

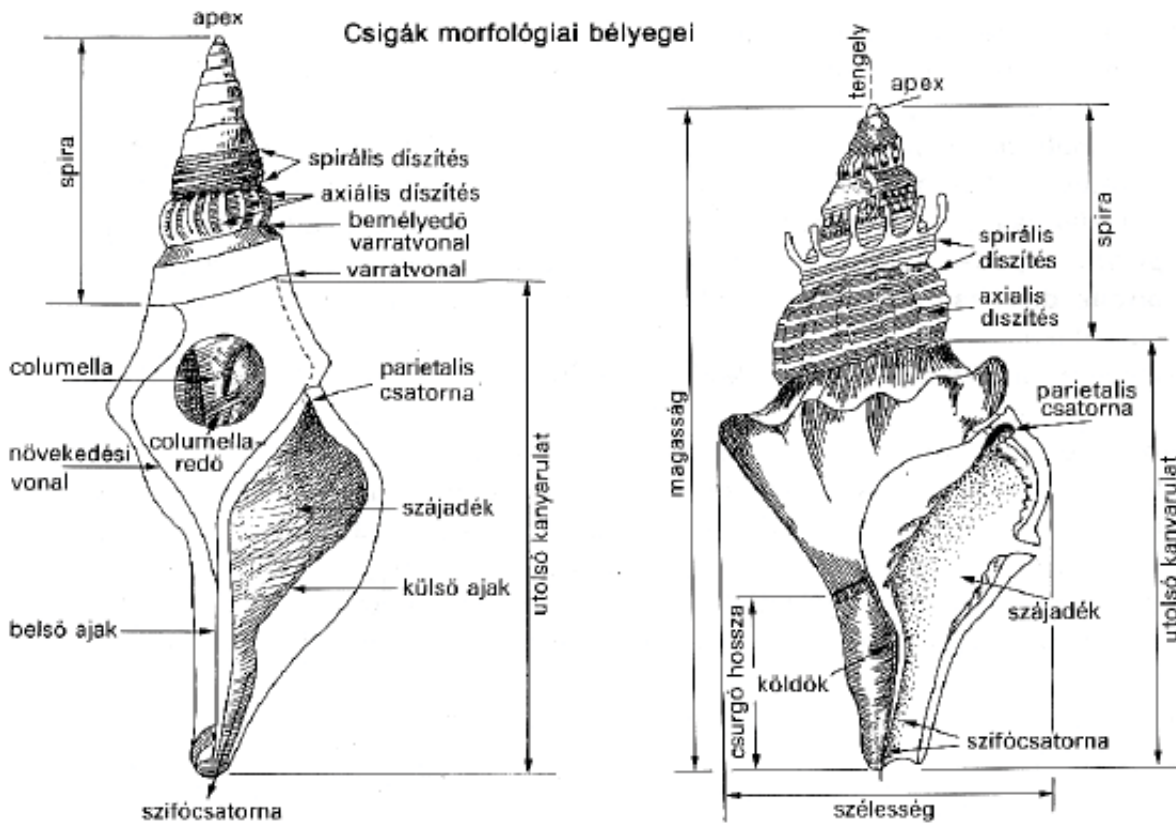
A puhatestűek között ma a legváltozatosabbak a csigák (Gastropoda osztály). Nevüket a hasi oldalon levő, fejlett lábról kapták. Általában jellemzőjük:

- az aszimmetrikus szervezetredeződés,
- az egyetlen, spirálisan felcsavart ház,
- a házban a szabályos kamrázottság hiánya.

A részaránytalan szervezetredeződést a zsigerzacskó U alakú meghajlása (flexió) vezeti be, aminek eredményeként a végbélnyílás a szájnnyílás irányába fordul. Ezután a zsigerzacskó és a köpenyüreg szervei 180°-kal elfordulnak (torzió) a test szimmetriasíkjához viszonyítva. Így az eredetileg jobb oldali szervek a bal oldalra kerülnek, és a páros szervek (szívpitvar, kopolytú, vese) az egyik oldalon visszafejlődnek. A legfejlettebb csigáknál a zsigerzacskó újabb, megközelítően 180°-os visszacsavarodása (detorzió) látszólag visszahozza az eredeti, kétoldali részarányos felépítést, valójában azonban az emésztő- és szaporítószervek aszimmetriája még azoknál a csoportoknál is megmarad, amelyek háza vagy külső alakja kétoldali részarányos.

Néhány ritka kivételtől eltekintve a csigáknak egyetlen elemből álló vázuk, „házuk” van, ami egyes csoportoknál eltűnhet („csupasz csigák”). A lágytest egy része, a zsigerzacskó állandóan a házban marad, a fej és a mászásra szolgáló talp pedig kitüremkedhet és visszahúzódhat a házba. A fejen vannak a tapogatók, a szemek, és a szájnnyílás. A szájnnyüregben, az állkapocs mögött van a reszelő (radula), ami akár többszáz ezer kicsiny, kitin anyagú fogacskából áll. A köpeny viszonylag kicsiny, és a vázat választja el.

Acsigaház felül csúcsban (ápex) végződik, a másik végénél nyitott. Itt van a szájadék (apertura). A kúp általában egy képzetbeli tengely



mentén csigavonalban felcsavarodik, úgy, hogy minden egyes kanyarulat csak részben fedi a korábbi kanyarulatot. A kanyarulatok érintkezési vonala a varratvonal (sutúra). Az ápextől az utolsó kanyarulatig terjedő távolságot spirának nevezzük.

A spira lehet magas vagy alacsony, de vannak olyan csigák is, amelyek háza közel egy síkban csavarodik fel (planispirális), így nincs spirájuk. Aszerint, hogy a tengelyhez viszonyítva milyen



Planorbarius csiga

irányban van a felénk fordított szájadék, jobbra vagy balra csavarodott házú csigákat ismerünk. A legtöbb csigafaj háza jobbra csavarodott. A kanyarulatok belső fala oszlopot (columella) formál a felcsavarodási tengely mentén. Ha a kanyarulatok nem érintik a felcsavarodás tengelyét, az oszlop üres és az utolsó kanyarulat a tengelynek megfelelő részen üres köldököt (umbó), azaz tölcsér alakú mélyedést alkot. A tömött oszlop esetében összeolvad a kanyarulatok belső fala. Egyes ősi csigák a csúcshoz közel eső, elhagyott kanyarulataikat szeptumokkal zárják le, amelyek szabálytalan távolságban képződhetnek.

Nagyon változatos a csigák szájadéka. A szájadék peremén megkülönböztetjük a felcsavarodás tengelyétől távoli külső ajkat, valamint a nagyrészt az oszlophoz tartozó belső ajkat. Az ép szájú csigáknál (holosztóma) a csúcstól távoli peremrészen megszakítatlan egységet alkot a külső és

a belső ajak. A szifonosztóma csigáknál a szájadékperem a csúcstól távoli részen beöblösödő szifót (“csurgó”) formál. Szarú vagy mészanyagú szájfedő (operkulum) zárhatja le a csigák szájadékát.

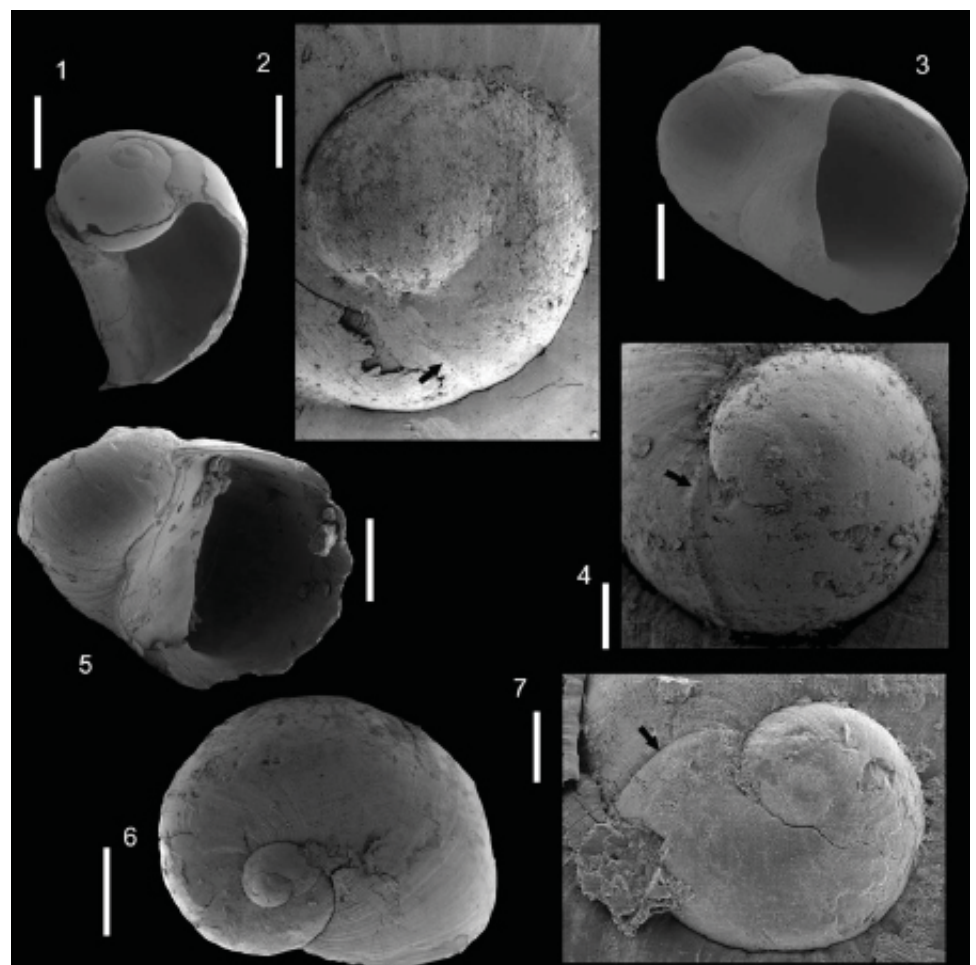
A csigák házán növedékvonalak húzódnak, vagy bordák, csomók, tüskék stb. díszítik a házat. Az egyenes növedékvonalak vagy bordák merőlegesek a varratvonalra, de nem ritka a varratvonallal párhuzamos, spirális díszítés sem, sőt a kétféle díszítés együtt is előfordulhat. Időnként a ház fala megduzzadhat. Így keletkezik a várix, amikor a házépítés szünetel.

A csigaház szerkezeti felépítése hasonlít a kagylókéhoz. A külső réteg szaruanyagú, periosztrakum. Ezen belül a mészváz szerkezete csoportonként nagyon különböző lehet (keresztlemezes, leveles, szemcsés, összetett szerkezet, illetve gyöngyházréteg). A legtöbb csiga háza aragonitanyagú. Ez könnyebben oldódik, mint a kalcit, ezért a házból sokszor csak a kőbél marad meg. Szerencsés esetben az eredeti aragonitanyag kalcittal helyettesítődik, ami megkönnyíti a ház fosszilizálódását.

Az ősi típusú csigák váltivarúak, a fejlettebbek hímnősek. A tengeriek trochofóra, majd veligera lárvából fejlődnek ki, az édesvízieknél és a szárazföldieknél általában hiányzik a lárvaállapot, az új egyedek közvetlenül fejlődnek a megtermékenyített petéből. Vannak a csigák közt “elevenzü-lők” is (*Viviparus*).

A csigák túlnyomó többsége növényevő, de vannak közöttük ragadozók is, amelyek megfúrják más puhatestű házát, és a nyíláson át kiszívják áldozatuk lágyrészét. Kivételesen előfordulnak élősdik vagy ürülékfaló csigák is. A csigák többsége sekélytengerben él. A puhatestűek közül egyedül a csigák tudtak alkalmazkodni a szárazföldi környezethez.

Az első kicsiny, egy síkban felcsavart csigaházak alsókambriumi rétegekből gyűjthetők. Ezek a házak na-



Agapilia (1, 2) és *Theodoxus* (3-7) csigaházak

gyon hasonlítanak a mai “maradványcsigák” házához, ami valószínűvé teszi, hogy a két csoport közös őstől származott.

Prosobranchia alosztály

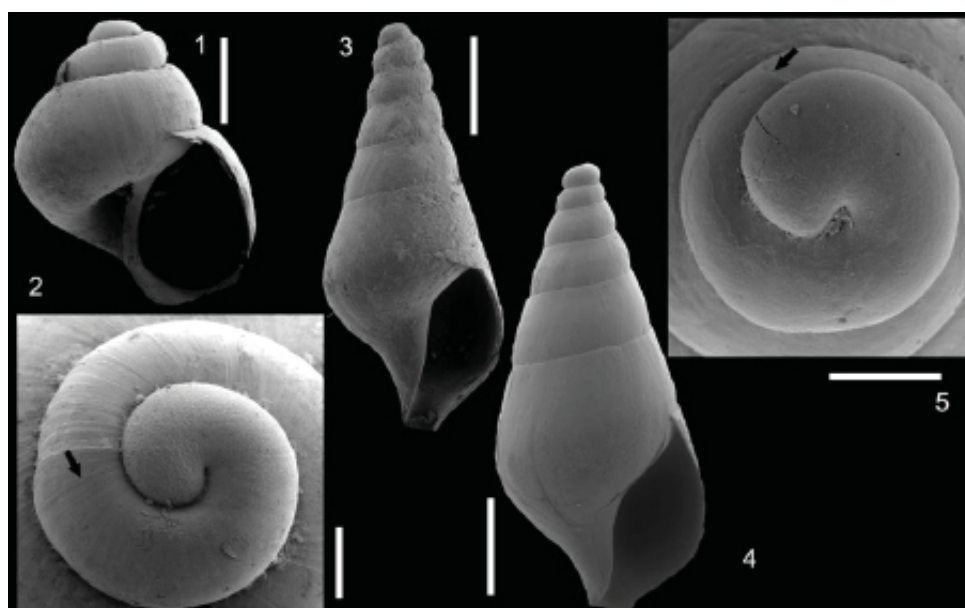
Az előlkopolyús csigák hasi idegtörzsei 8-as alakot írnak le a torzió következtében. A legtöbb tengeri csiga közül tartozik, de akadnak köztük édesvíziek és szárazföldiek. A hazai harmadidőszaki rétegekben gyakoriak a *Cerithium*-félék (kréta-), amelyek közül sokan elviselik a sótartalom változását. Ezek a csoportok nagy tömegben fordulnak elő a csökkentsósvízi képződményekben, pl. a miocén “szarmata” rétegeiben, bár házuk többnyire kisebb, mint a tengerben élő alakoké. Kifejezetten csökkentsósvízi, illetve édesvízi nemzetség a *Melanopsis* (alsó kréta-) és a *Viviparus* (karbon-).

Opisthobranchia alosztály

A hátulkopolyús csigák idegtörzsei nem keresztezik egymást, és a kopolyú a köpenyüregben a szív mögött helyezkedik el. Ide sorolható az *Actaeonella* (kréta), a *Bulla* (alsó jura-) és a *Clio* (felső kréta-).

Pulmonata alosztály

Az ide sorolt képviselők a kopolyú helyett a köpenyüreg falát burkoló véredényekkel lélegeznek. A tüdőscsigák nagy része szárazföldi, de egyes csoportok visszatértek az édesvízi, sőt a tengeri életmódra is. Ismertebb képviselők a *Helix* (felső kréta-), *Limnaea* (malm-), és a *Planorbis* (malm-). A “lözscsigák”, pleisztocénkori szárazföldi üledékes kőzetekben gyakoriak (pl. *Pupilla*).



Bythinia (1, 2) és *Melanopsis* (3-5) csigaházak

Fejlábúak

A fejlábúak (Cephalopoda), a gerinctelenek legfontosabb osztályába tartoznak az evolúciós kutatások szempontjából, egyúttal a

legpontosabb korjelzői a fiatal paleozoós és a mezozoós rétegeknek.

Általános jellemzőik:

- a nagyon magas fokú szervfejllettség,
- a tölcsér és a karok,
- az U alakú bélcsatorna (flexió),
- a kamrázott és szifós, elsődleges külső váz,
- a tengeri, ragadozó életmód,
- a gyors törzsfjlődés.

A fejlábúaknak - a valódi cerebrializáció eredményeként - egységes agyuk van, amit porcszövet véd (a gerinces koponya analógja). Látószervük fejlett, méretre pedig legnagyobbak a gerinctelenek között.

A fej elülső részén karok (tentákulum) alakultak ki, amelyek elsősorban a zsákmány megragadására szolgálnak. A mai fejlábúaknál a karok száma kivételesen elérheti a 90-et (Nautilus), általában azonban 10 vagy 8. A karok koszorúszerűen veszik körül a szájnyílást, amelyben két erős, fordított papagájcsőrre emlékeztető állkapocs van. Egyes kihalt formáknál az állkapocs elmeszesedett (Rhyncholith), és ilyenkor megmaradhat fosszilisan is. Az állkapocs mögött, a garatban van a radula. Maga a bélcsatorna U alakú, a köpenyüregbe nyíló végbélnyílás iránya egyezik a szájnyílásával. A köpenyüregben vannak a kopoltyúk, amelyek száma az ősi típusnál négy (Tetrabranchiata), a fejletteknél kettő (Dibranchiata). A tölcsér a puhatestűek lábából módosult mozgásszerv, aminek az elkeskenyülő része a köpenyüregből kifelé irányul.

Vannak külsőváz, belsőváz és váz nélküli fejlábúak. A külső váz, a csigákéhoz hasonlóan, egyetlen elemből áll, a házból, amely általában nem spirálisan felcsavart, hanem egyenes, vagy leggyakrabban egy síkban felcsavarodott. A felcsavarodásnál az utolsó kanyarulat többnyire csak részben burkolja be a korábbi kanyarulatokat. Az utolsó kanyarulattól szabadon hagyott, korábbi kanyarulatok kívülről is látható része a köldök. A köldök lehet tág, ilyenkor a ház evolút, és lehet szűk, amikor is a ház involút. A kanyarulatok lehetnek oldalirányban lapítottak (komprimált) vagy nyomottak (deprimált). A szűk köldökű, komprimált ház diszkoszra emlékeztet, a tág köldökű pedig tekercshez hasonlít.

Az embrionális első kamra a protokonch. Ezután következnek az egymástól kamraválaszfalakkal (szeptum) elválasztott kamrák (fragmokónusz) és végül az utolsó kamra, a lakókamra. Az állat mindig csak a lakókamrát lakja. A szeptumok vagy előre domborulnak a lakókamra irányába, vagy hátrafelé, az embrionális kamra irányába. A szeptumok peremének érintkezési vonala a

ház belső falával a kamravarratvonal (sutúra). A kamravarratvonal egyedi fejlődése utal az egykori törzsfajlódási folyamatokra. Különösen az ammoniteszeknél van fontos szerepe a kamravarratvonalnak, hiszen itt a ház alakja és díszítése a törzsfajlódás során sokszor ismétlődik. A tényleges rendszertani különbség feltárására a kamravarratvonal vizsgálata a legalkalmasabb. A kamravarratvonal az ősi alakoknál egyszerű, amikor azonban a ház felcsavarodik, a szeptum felülete, különösen a peremi része meghajlik, hullámos vonalat ír le. A kamravarratvonal lakókamra felé eső részét nyeregnek (szella), hátrafelé irányuló részét lóbusznak nevezzük. A hullámos peremnek megfelelően váltják egymást a nyergek és lóbusok. A nyergek általában lekerekítettek, a lóbusok kihegyesedők. Elsősorban a lóbusok, de a nyergek is további apróbb, csipkeszerű elemekre tagolódhatnak. A lóbusok közül kettő a szimmetriasíkban van. Az ősi, de ma is élő külsővázis fejlábúaknál, a *Nautilus*-félénél a lóbusvonal egyszerű, a fejlett, de kihalt ammoniteszeknél a lóbusvonal az egyedi fejlődés és a törzsfajlódás során fokozatosan bonyolódik. Különösen fontos az ammoniteszeknél az első és második gázkamra közti szeptum kamravarratvonala (primer sutúra). Ez az ősi ammoniteszeknél külső, oldalsó és belső lóbuszból áll, valamint két nyeregből, a külső és a belső nyeregből. Ezt az egyszerű lóbusvonalat (protolóbus) trilobátnak nevezzük a három lóbus alapján. A teljes varratvonalon valójában négy lóbus van, hiszen a kétoldali részarányosságuknak megfelelően mindkét oldalon van egy-egy laterális lóbus. Éppen a részarányosság miatt elég, ha csak a kamravarratvonal egyik felét vizsgáljuk.

Az ammoniteszeknél általános jelenség, hogy a kamravarratvonal mindinkább bonyolódik, amint az embrionális kamrától a lakókamra irányába haladunk. Az embrionális kamrát a szifó köti össze a lakókamrával. A szifó véredényszerű szövetből áll, amely hosszú, megnyúlt csőben húzódik. A szifó valamennyi kamrán végighúzódik, érintve minden szeptumot. A szifó és a szeptum találkozásánál alakul ki a szifótölcsér, ami előre- vagy hátrafelé irányulhat. Mindig a kamrák középső részén, tehát a fragmokónusz tengelyében helyezkedik el a szifó a *Nautilus*-félénél, és mindig peremi helyzetű az ammoniteszeknél.

Az ammoniteszek szifója mindig keskeny, henger alakú. Ezzel szemben a *Nautilus*-félék ősein nagyon változatos lehet a szifó felépítése, amely gyakran széles és benne különböző vázelemeket találunk, lemezeket, tölcséreket, gyűrűszerű elemeket.

A ház elülső, kamrázatlan és előrefelé nyitott része a lakókamra. Ennek a hosszúsága fél kanyarulatától másfél kanyarulatig változik. Gyakran a végleges lakókamra eltér a növekedő állat korábbi lakókamráitól. Az eltérés jelzi a növekedés lezárulását.

A lakókamra szájadéka az apertúra, a szájadékperem a perisztóma. A perisztóma lehet egy-

szerű, de gyakran a ház a perisztóma mögött kissé összeszűkül, befűződik, és ezt követően a szájadék kitágul. Különösen a fejlett ammoniteszek körében gyakori, hogy a szájadékperem két oldalsó, fülszerű nyúlványban (rostrumban) folytatódik.

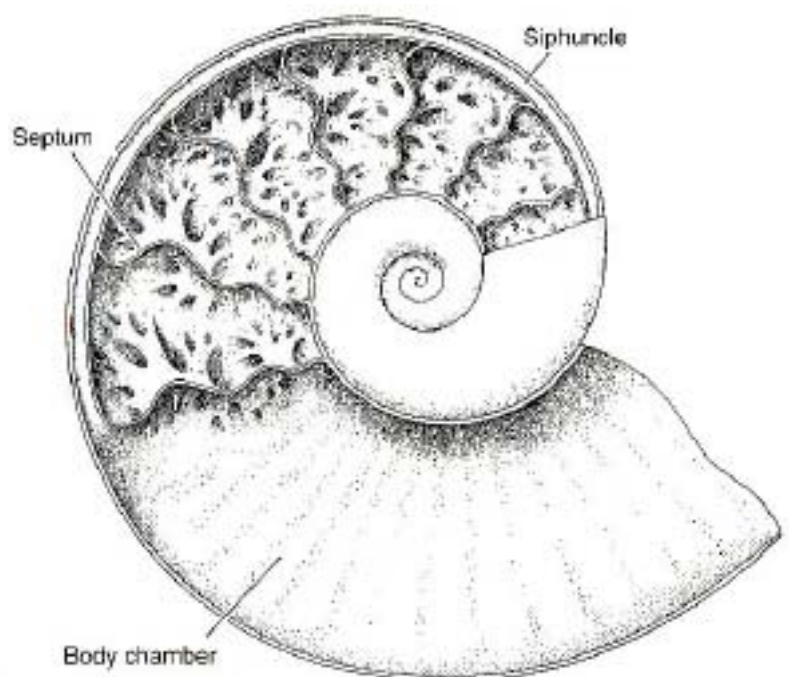
A szájadékot az ammoniteszeknél szaru- vagy mészanyagú szájfedő zárhatja le, részben vagy egészen (ez megfelel a csigák operkulumának). A szájfedő lehet egy részből álló (anaptihusz) vagy két részből álló (aptihusz).

A *Nautilus*-félék díszítése általában egyszerű, annál változatosabb viszont az ammoniteszeké. A sima házú alakokon a finom növedékvonalak mindegyike megfelel egy-egy korábbi szájadékperemnek. A bordák erősebbek, mint a növedékvonal. Ezek az ammoniteszek leggyakoribb díszítőelemei. Az ammoniteszek bordái, kevés kivételtől eltekintve, alapvetően különböznek a kagylók vagy a csigák bordáitól. A kagylók, és különösen a csigák házát a bordák csak kívülről díszítik, belül sima marad a ház. Az ammoniteszeknél viszont - a lebegés megkönnyítése végett - hullámos a házfal, illetve, az ezt elválasztó köpenyfelület.

A *Nautilus*-félék külső része általában lekerekített, az ammoniteszekeken azonban gyakran kiélesül a külső rész. A hosszirányú taréjt (karina) kétoldalt árok (szulka) szegélyezheti.

Eltekintve a külső, szerves eredetű periosztrakumtól, a külsővázak háza aragonit, ami az utólagos diagenezis során átalakulhat kalcitá. Mikroszkopikus aragonit szemcsék alkotják a *Nautilus*-félék külső prizmarétegét (gömbös-prizmaréteg), oszlopos kristályok az ammoniteszekét. A külső prizmarétegen belül következik a gyöngyházréteg, amelyet a kagylókéhoz hasonlóan táblaszerű mikrokristályok építenek fel. Gyöngyházréteg alkotja a szeptumot is. A gyöngyházrétegen belül van a félig-prizmás réteg, ami helyenként hiányozhat. Az eddigiekben csak a külsővázak fejlábúak házfelépítésével foglalkoztunk.

A belsővázak váza lényegében megfelel a külsővázak házának, de egyrészt új vázrésszel egészült ki, másrészt az egyes vázrészek a különböző csoportoknál módosultak. Megvan az embrionális kamra, a protokonch, a kamrázott és szifóval átjárt fragmokó-



Nautilus váza

nusz, de a lakókamra többé-kevésbé elcsökevényesedett, és vagy csak nyelvszerűen előreugró hátlemezként (proosztrákum) maradt meg, vagy teljesen eltűnt. A kihalt csoportok proosztrákuma még aragonitból épült fel, a maiaknál szarunemű. Új képződmény a rosztrum, ami a protokonchtól kiindulva fokozatosan körülveszi a fragmokónuszt. A rosztrum szivar alakú, tömött kalcitváz, amelyet az állat kívülről, újabb és újabb mészburok elválasztásával növel. A rostrum keresztmetszetben sugaras szerkezetű. Kitűnően fosszilizálódik. A törzsfajlás során a rostrum is elcsökevényesedhet és csak a fragmokónusz marad meg, vagy pedig az sem.

Valamennyi mai fejlábú váltivarú. A megtermékenyülés mindig belső, és részt vehet benne az ivarszervvé módosult kar is. Feltűnő, hogy az összajúakra jellemző trochofóra lárvaállapot és az ebből kialakuló veligera lárva hiányzik. A fejlábúak nagy része lárvaállapot nélkül, közvetlenül fejlődik ki a megtermékenyített petéből. Keveset tudunk a fosszilis alakok egyedi fejlődésének korai szakaszáról. Az ammoniteszeknél újabban elkülönítik a kicsiny (mikrokonch), általában rendellenes szájadékú alakokat a nagyobb méretű (makrokonch), egyszerű szájadékú alakoktól, és feltételezik, hogy a kicsik hímek, a nagyok nőstények lehettek.

A mai fejlábúak mind ragadozók, amelyek a gerinctelenek közül gyors mozgásukkal és intelligenciájukkal egyetlen versenytársai a halaknak. Általában halakkal, rákokkal táplálkoznak, a halak, valamint a cetek között találjuk fő ellenségeiket. A nehézkesen úszó Nautilus kénytelen beérni döggel is, vagy lassan mászó állatokkal (pl. férgek, rákok).

Valamennyi fejlábú kizárólag tengeri, nagyrészt epi- és batipelágikus szervezet, vagy pedig a tengerfenék közelében él. Feltehetően az epibentoszba tartoztak a fiatal ammoniteszek is.

Törzsfajlás. A felsőkambriumban jelentek meg az első valódi fejlábúak, amelyek szeptumain keresztülhatolt a szifó. A szifó a kamrák gáztérfogatának szabályozására szolgál. Az egyenes vagy enyhén görbült ház felcsavarodása volt a fejlődés következő lépcsőfoka. Az ősi alakok a terhelést (amely őket vízszintes helyzetbe hozta) a csúcshoz közel eső kamrák feltöltésével, belülről oldották meg. Maga a felcsavarodás - ellentétben a csigákéval - egy síkban történt, kezdetben csak részleges volt. A ház kezdeti része egyenes maradt, csak a lakókamrához közel eső rész csavarodott fel. Később a felcsavarodás teljessé vált, és a kanyarulatok mind érintették egymást. A felcsavarodás nagyon sok előnnyel járt. A felhajtóerő központja nem a lágytest mögé, hanem a test súlypontja fölé került, hasonlóan a léghajók súlyeloszlásához. Ezzel az állat egyensúlyi helyzete a vízben biztosabb lett, az oldalirányú mozgás és a ház irányításának lehetőségei pedig bővültek. A felcsavart házú alak jobban manőverezhetett, mint az egyenes házú. Kedvezőbb volt a felcsavarodás a térkihasználás szempontjából is. Egy kétméternyi, felcsavart házú külsővázasa háza kiegyenesítve 12 m hosszú

lenne. Ilyen méretet az egyenes házú ősök sohasem értek el.

A külsővázis lábasfejűek fejlődése azonban nem állt meg a felcsavart ház elérésével, hanem két irányban folytatódott. A *Nautilus*-félék háza általában sima maradt, és a kamraválaszfal peremi része csak enyhén hullámosodott fel. Az ammoniteszek törzsfajlását viszont a külső házfal díszítettsége és a belső kamraválaszfal peremi részének bonyolult összeráncolódása jellemzi.

A díszítés a vékony házfal megerősítését segítette elő. A csomók és tüskék védő, valamint egyensúlyozó szerepet játszottak.

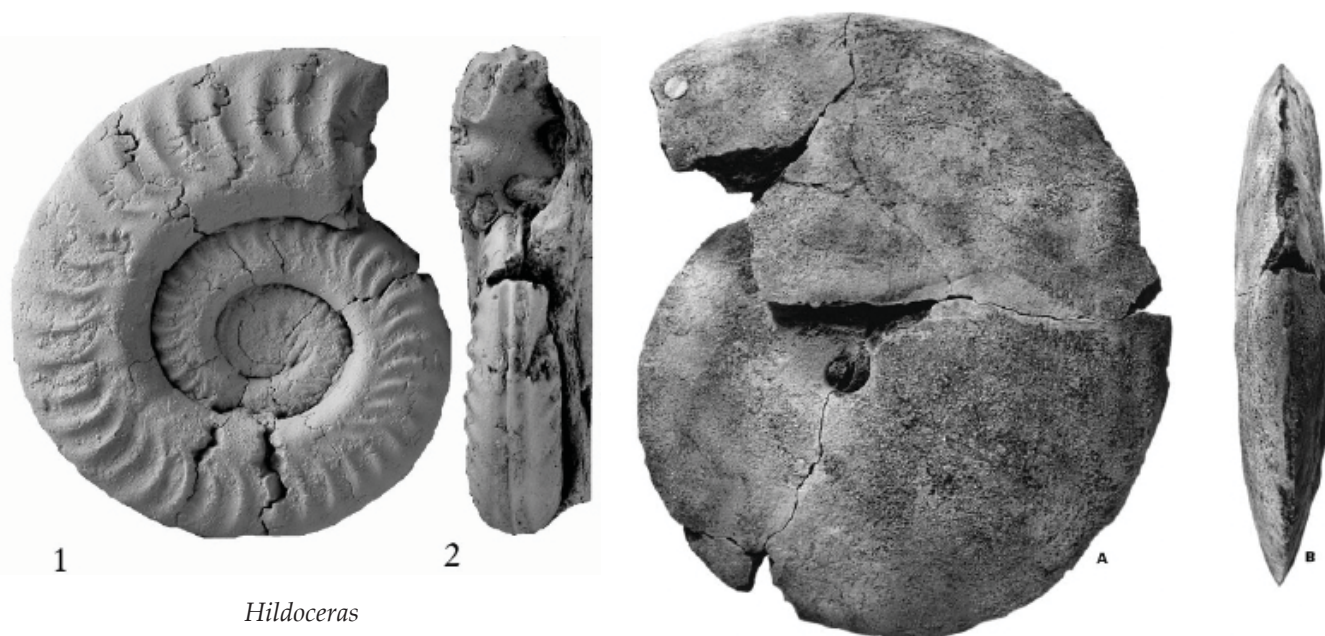
Ugyancsak alkalmazkodásnak kell tekintenünk a kamraválaszfalak peremének fokozatos összeráncolódását is. Ez a kamraválaszfal felületének növekedését jelentette, egyrészt a belső szilárdítás fokozásával, másrészt a hidrosztatikus berendezés fejlesztésével.

Különleges feladatot jelent a kicsavart házú ammoniteszek értelmezése (laza spirális, kampószerű, botszerű, sőt teljesen egyenes alakok), amely a földtörténet során többször ismétlődött, és különösen gyakori lett a földtörténeti középkor végén élő alakoknál. Ez a jelenség valószínűleg életmódváltozással járt.

A fokozódó fejlődés és az egyes ágakon megfigyelhető ismétlődés mellett a külsővázisok törzsfajlásának harmadik jellegzetes vonása az evolúció szakaszossága. A *Nautilus*-félék a felsőkambriumban jelentek meg, és robbanásszerű fejlődésnek indultak az ordovíciumban. A szilurban már megfogyatkozott a számuk, és a legtöbb csoport kihalt már a paleozoikum vége előtt. A szűkebb értelemben vett *Nautilus*-félék átvészelték a perm/triász határt, a triászban gyakoriak lettek, azután a triász/jura határon ismét csaknem teljesen kipusztultak. A jurától a *Nautilus*-félék nemzetségeinek száma fokozatosan csökkent, utolsó hírmondójuk azonban megmaradt.

Az ammoniteszek törzsfajlására éppen ellentétes irányú volt. Az ammoniteszek az alsódevonban jelentek meg, anélkül, hogy a paleozoikumban jelentősebb szerephez jutottak volna. Az ammonitesz nemzetségeknek mindössze 10%-a élt a paleozoikumban, 90% mezozoós. Számukra is kritikus időpontot jelentett a perm/triász és különösen a triász/jura határ. A triász végén az ammonitesz ugyanolyan "élő kövület" lehetett, mint ma a *Nautilus*. A jurában azonban hirtelen gyakoriak és alakgazdagok lettek, felvirágzásuk tovább tartott a krétában is. Az ammoniteszek eltűnése a krétaidőszak végén a mezozoikum tengeri életének legfeltűnőbb, részleteiben még ma sem teljesen tisztázott zárópontja.

A belsővázisok akárcsak a *Nautilus*-félék és az ammoniteszek, egyenes házú, külsővázis fej-lábúaktól származtak. Kortársai voltak a fejlettebb *Nautilus*-féléknek és az ősi ammoniteszeknek, törzsfajlásuk azonban egészen más irányba vezetett. A belsővázisok úgy segítették elő az egyenes ház vízszintes helyzetét, hogy a ház csúcsi részét kívülről terhelték meg ellensúllyal. Erre szolgált



a rostrum. Ennek természetesen az volt az előfeltétele, hogy a lágytest kinyomuljon a lakókamrából és kívülről nője körül a házat. Így alakult ki a külső ház ellentéte, a belső ház.

Oxycerites

A külsővázúak, elsősorban az ammoniteszek sokkal inkább korjelzők, mint kőzetalkotók vagy környezetjelzők. A fosszilis fejlábúak egyértelműen jelzik az egykori tengeri környezetet, ezen belül azonban viszonylag kevés felvilágosítást nyújtanak az egykori élethelyükről.

A külsővázúak gyors törzsfajlódási tempójuk, gyakoriságuk és nagy térbeli elterjedésük alapján a mezozoikum legjobb szintjelzői. A triást 34, a jurát 61, a krétaidőszakot 36 "standard" kronozónára osztjuk. Egy-egy zóna 1-2 millió évnél kevesebb felel meg. A legtöbb zóna egy-egy ammonitesz nemzetség élettartamával azonos. Ezen belül az egyes fajok élettartama, "fajöltöje" alapján több szubzónát különíthetünk el. Ezek időtartama mintegy 300 000 év.

Nautiloidea alosztály

Szifójuk a fragmokónusz tengelyében, középen húzódik, a szeptumok a protokonch irányába domborulnak, a szifótölcsér hátrafelé irányul, a kamravarratvonal egyszerű. A szifó felépítése nagyon változatos lehet, gyakran összetett belső szifószerkezettel. A *Nautilus*-félék a felsőkambriumtól máig élnek. Kihalt, egyenes vázú nemzetség az *Orthoceras* (középső ordovicium), amelynek keskeny szifója volt, és ennek rokonságából származtak az ammoniteszek és a belsővázúak. A *Gomphoceras* és a *Phragmoceras* a szilurra, míg a *Nautilus* genus az utolsó képviselője a Nautilusféléknek.

Ammonoidea alosztály

Keskeny szifójuk mindig a peremi részen van, előrefelé domborulnak a szeptumok, előre

irányul a szifótölcsérük, bonyolult a lóbavonaluk és fejlett a díszítésük. A devontól a krétaidőszak végéig éltek. Kivételesen megmaradtak olyan ammoniteszek, amelyeknek volt tintzacskójuk; a rágójuk és a radulájuk pedig sokkal közelebb állt a mai belsővázásokéhoz, mint a *Nautilus*éhoz. Feltehetően a karok száma is kevesebb volt, mint a *Nautilus*é. A triászidőszaki ammoniteszek közül a legközismertebb a *Ceratites*, amelynek tág köldökű háza volt, lekerekített külső résszel, egyszerű, durva bordákkal, amelyek a külső rész pereménél csomókat viselnek. A *Ceratites* sekélytengeri ammonitesz volt, és különösen nagy számban élt a Németország területét borító ún. germán-triász tengerben. A jura- és krétaidőszak két feltűnően hosszú életű nemzetsége a Tethys területére jellemző *Phylloceras* (szűk köldökű, díszítetlen házú) és *Lytoceras* (tág köldökű, sok umbilikális lóbával és levélszerű nyeregvégződésekkkel). A krétaidőszaki ammoniteszek közül csigaházszerűen spirálisan felcsavart háza volt a *Turrilites*nek. A *Harpoceras* a felső liászra, míg a *Stephanoceras* a doggerre jellemző.

Coleoidea alosztály

Szemben a fejlábúak kihalt 10000 fajával, a belsővázásoknak ma mindössze 650 fajuk él. A belsővázások közül őslénytani szempontból a *Belemnites*-félék a legfontosabbak, amelyeknek fejlett rosztruma jól fosszilizálódik. A belsővázások a karbontól máig élnek, a *Belemnites*-félék azonban a jurára és a krétaidőszakra jellemzőek (pl. *Duvalia*, *Belemnitella*). A ma élő Coleoideák közül a *Spirula*-nak (miocén-) egy síkban felcsavart fragmokónusza van rostrum és lakókamra nélkül. Ellapult, lemezszerű fragmokónusza van a tintahalnak (*Sepia*) is, apró, csökevényes rosztrummal. A *Spirula* és a *Sepia* (eocén-) a kamrák víz- és gáztérfogatát szabályozni tudja, az ősi hidrosztatikus berendezés még működik. A kalmár (*Loligo*) háti szilárdító lemeze a lakókamra háti részéből (proosztrákum) alakult ki. A Coleoideák közül külső váza csak a hajóspolipnak (*Argonauta*) van. Ez a váz harmadlagos képződmény, és nem a köpeny választja el, hanem a karok, és nem hidrosztatikus berendezés, hanem keltetőtasak. Ezt a vázat az *Argonauta* nősténye választja el. Maga a váz kalcit anyagú és kamrázatlan és egészen más úton jött létre, mint a külsővázások elsődleges védő váza. A Coleoideák jó példát nyújtanak az evolúció visszafordíthatatlanságára.

Sümférgék

Az ormányosférgék vagy sümférgék (Echiurida) hengersizű vagy zsák alakú férgek. Testük fejlebensyre és törzsre tagolódik. A fejlebeny a test elülső részén van, tágítható, de nem húzható

vissza a törzsbe. A fejleány elülső része kitágul, és gyakran villásan szétágazik, a szájnnyílás közelében zárt csővé nő össze. A fejleány hátulsó részén van a garatideggyűrű, innét húzódik végig a törzsön az egyetlen hasi idegtörzs. A szájnnyílásnál erős, horogszerű, mozgatható serték vannak, amelyek külön sertetasakokban vannak. A bélcső nagyon hosszú és összetekerve szinte kitölti a teljes testüreget. Hosszúsága elérheti a test tízszeresét is. A végbélnyílás a test hátsó részén van. Az ormányosférgek véredénye zárt, egyszerű. Törzsük gyűrűszerűen sávozott, szelvényezetlen. A test felületén elszórtan vagy gyűrűszerűen szemölcsök vannak, amelyek egyszerű érzékszervek. Az Echiurida-fajok nem választanak el szilárd vázat.

Az ormányosférgek váltivarúak, a megtermékenyülés a vízben történik. Trochofora lárvájuk van, amely planktonszervezetekkel táplálkozik. A lárvaállapot befejeztével az állat az aljzatra süllyed, ahol fejleányával seprű össze az üledékben levő szerves törmelékanyagot, az apró növényeket és állatokat.

Az ormányosférgek kizárólag tengerben élnek, és világszerte elterjedtek. Gyakran húzódnak meg sziklahasadékokban vagy maguk vájta mélyedésekben. Főleg az árapályövben laknak, de lehatolhatnak egészen a 9000 m-t meghaladó mélységekbe is.

Az Echiurida-fajok fossziliái rendkívül ritkák. Újabban felsőkarbon szideritkonkréciókból írták le megkövesedett maradványaikat. A különleges fennmaradási körülményeknek köszönhető, hogy a fejleány és a bélcső is fosszilizálódott. A karbonidőszaki ormányosférgek feltűnő módon hasonlítanak a ma élőkhöz.

Gyűrűs férgek

A gyűrűs férgek (**Annelida**) önálló testüreges összajúak. Általános jellemzőik :

- a számos szelvényre osztott test
- a csillós hám- vagy kutikularéteg
- a bőrizomtömlő
- az elöl levő szájnnyílás, hátulsó végbélnyílás
- a koszorúslárva.

A szelvényesség (metamerizáció) következtében minden szelvényben páros cölomazacskó van, és általában a legfontosabb szervek ismétlődnek egymás után. A szelvényesség külső vagy belső lehet, de a kettő gyakran egybeesik. A szelvények határát kívül befűződések, belül haránt válaszfalak alkotják. A szelvények száma változó, egyes fajoknak több száz szelvényük lehet. Általában a

szelvények a meghatározott életműködésnek megfelelően módosulnak. A henger alakú vagy hátsági irányban lapított állatoknak a testét gyakran serték fedik. A testfalban körkörös és hosszanti izomrétegek vannak, ezek alkotják a bőrizomtömlőt. A bőrizomtömlőn belül helyezkednek el az állat szervei és a testfolyadék. Az izmok közül a körkörösök vannak kívül, a hosszantiak pedig belül. A hosszantiak általában fejlettebbek, mint a körkörösök. A hosszanti izmok összehúzódásakor a test megrövidül és megvastagodik, a körkörös izmok összehúzódása a test megnyúlásához és megvékonyodásához vezet. Az első szelvény erősen módosult. Itt van az agyidegdúc fontos érzékszervekkel, de cölomazacsók nélkül. A második szelvényen van a szájníylás, és az utolsón a végbélníylás. Ha a gyűrűsféreg lárvákkal szaporodik, jellegzetes lárvája koszorús (trochofóra) jellegű, akárcsak a puhatestűeké.

A gyűrűs férgek életmódja nagyon változatos. Túlnyomó többségük tengerben él, de vannak köztük édesvízi és szárazföldi csoportok is. Ásó, mászó, lebegő vagy helyhez kötött életmódot folytató alakok. Az ásó életmódú gyűrűs férgek bőrizomtömlője különösen fejlett. A mozgásban a sertéknek is jelentős szerepe van.

A gyűrűs férgek egy része ragadozó, de vannak köztük növényevők, mindenevők, szűrők vagy iszapfalók. A ragadozók ürbelűekkel, puhatestűekkel, rákokkal vagy más gyűrűs férgekkel táplálkoznak, és egészben nyelik le áldozatukat. A növényevők állkapcsaikkal tépik szét a moszatokat. Sok iszapfaló zsebszerűen kifordítható szájrészét használja fel a táplálékszerzésre. Szájlebenyét kiterítve összesepri az üledék felszínén levő anyagot, majd a rátapadt iszappal együtt visszahúzza és lenyeli a gyűjtött szemcséket. A meg nem emésztett táplálékot az állat eltávolítja a testéből.

Földtani szempontból a gyűrűs férgek kívül a soksertéjűek (Polychaeta osztály) a legjelentősebbek. Jelenleg is ezek a leggyakoribbak, több mint 5000 fajjal. A soksertéjűeknek általában erős sertéik vannak, és a testfüggelékek az életmódnak megfelelően módosulnak. Sertéiken kívül csonklábaik lehetnek. Méretük 2 mm és 3 m között változhat. Túlnyomórészt tengerben élnek, a planktonban ugyanúgy mint a tengerfenéken vagy a tenger üledékébe beásva. A lebegők általában ragadozók vagy mindenevők. A tengerfenéken élők vagilisak vagy szesszilisek. A szabadon mozgók általában itt is ragadozók vagy mindenevők, a rögzített, csövekben élő alakok általában a tengervízben lebegő szerves anyaggal táplálkoznak. Az iszapban élők vagy állandó, vagy időszakos járatokat építenek. Ezek között is akad ragadozó, de a többségük az üledékben felhalmozódó szerves anyagot használja fel táplálékul, általában válogatás nélkül. Az infaunába tartozó soksertéjűek alapvetően megváltoztathatják az üledék szerkezetét és kémiai összetételét.

A szabadon mozgó soksertéjűeknek általában a rágószervük marad meg. Kivételesen a lágy-

test lenyomata is megőrződik. Maga a fog (**Scolecodonta**) hasonlít a később tárgyalásra kerülő Conodonták fogszerű képződményeire, de kitin anyagú, és belül üreges. Méretük 50 µm és néhány mm között változik. A Scolecodonta-fajok először az ordoviciumi rétegekben fordulnak elő. A soksertéjűek teljes példányainak lenyomata sokkal idősebb kőzetekből került elő. Az Ediacara-faunában ugyanúgy megtalálhatók a soksertéjűek, mint ahogyan előfordulnak a kázépsőkambriumi Burgess-palában is (a teljes fauna 5%-a). A Burgess-palában fosszilizálódott soksertéjűek sertéi nagyon fejlettek, tüskeszerűek vagy pikkelyszerűek és nyilvánvalóan az állat védelmét segítették elő a ragadozókkal szemben. A felsőkarbon szideritkonkréciókból leírt soksertéjűek már nagyon közel állnak a jelenleg tengerben élő genusokhoz. A prekambriumban és a paleozoikumban a soksertéjűek jelentős törzsfejlődésen mentek keresztül.

A soksertéjűek egy része helyhez kötött életmódot folytat és szilárd vázban él. Ezek a csólakók általában állkapocs nélküliek és többnyire szűrő életmódot folytatnak vagy iszapfalók. Vagy a vázikkal nőnek a szilárd aljzathoz, vagy magukkal vonszolják lakócsöveiket, amelyeket időnként el is hagyhatnak. A csó keresztmetszete kör, háromszög, vagy sokszög alakú, sima belső, általában hosszanti taréjokkal díszített külső felülettel. A ház egyenes vagy egy síkban felcsavart, sokszor szabálytalanul elterülő vagy gombolyagszerűen összecsavarodó. A váz kalcitból vagy aragonitból, esetleg a kettő együtteséből épül fel. Különösen a *Serpula*-fajok gyakoriak a fosszilis anyagban. Ezeknek váza tömegesen összenőve kisebb zátonyokat alkothat. Azokat a kőzeteket, amelyek döntő többségben *Serpula*-vázból állnak, szerpulitnak nevezzük.

Ízeltlábúak

Az ízeltlábúak (**Arthropoda**) törzse a legalakgazdagabb. A mai állatvilág 75%-a ízeltlábú, több mint egymillió fajjal. Az ízeltlábúakat általában jellemzi:

- a szelvényezett test
- a fej, tor és potroh
- az ízelt láb
- a kitinváz

Az ízeltlábúak teste a gyűrűs férgékéhez hasonlóan szelvényezett. Minden gyűrűszerű szelvény (szegmentum) négy lemezrészből áll (hátlemez, mell-lemez és két oldallemmez). A szelvények különbözők (heteronómia), általában három testtájat alkotnak : fejet (cefalon), tort (torax) és potrohot (abdomen). Az utolsó szelvényük a telzon.

A mell-lemez és az oldallemez csatlakozásánál ízesül a szelvényhez a cső alakú, szelvényekből összetett, saját izommal mozgatható páros láb (arthropodium). Az ízelt láb alapján különbözik a törzs a többi szelvényezett állattól, erről kapta nevét is. A láb eredetileg járásra szolgált, de a törzsfajlás során sokféleképpen módosulhatott, táplálkozásra, fogásra, tapintásra, úszásra, légzésre, hálószővésre, tojásrakásra, sőt szaporodásra is.

A mozgathatóan egymáshoz kapcsolódó szelvényeket és a végtagízeket több rétegből összetett, kitin anyagú, rugalmas kutikula borítja, ami ektodermális eredetű. A külső kutikulán kívül kiti-nanyag burkolja a belső szervek nagy részét. A váz részint védekezésre szolgál, de megakadályozza a kiszáradást és megkönnyíti az izmok megtapadását is. A kutikula csak kivételes esetben fosszilizálódik, ezért az állatvilág legnépesebb csoportjának, a rovaroknak múltjáról viszonylag kevesebb tájékoztatást nyújthat az őslénytan. Egyes csoportoknál a külső kitinanyagba mészsók rakódnak le, ami lehetővé teszi a fennmaradást. Ezek őslénytani szempontból is jelentősek.

Az ízeltlábúaknak fejlett az idegrendszerük, szemük egyszerű vagy összetett, kopoltyúval (branchia) vagy légcsövekkel (trachea), illetve bőrlégzéssel lélegeznek. Fejükön a végtag módosulhat csáppá (antenna) vagy ollóban, illetve karomban végződő csáprágóvá (kelicera).

Az ízeltlábúak általában váltivarúak. Sokféle lárvájuk lehet, kivéve a koszorúslárvát (trochophora).

Egyes csoportoknál a petéből kibúvó állat szelvény száma egyezik a felnőtt állatéval, másoké kevesebb, a hiányzó szelvényeket az ízeltlábúakra jellemző vedléssel pótolják az egyedfejlődés során. A vedlő ízeltlábúaknak tehát átmeneti, de nem módosítható vázuk van, ami alapján különbözik a korallak vagy a puhatestűek állandó és folyton tovább épülő vázától.

Az ízeltlábúak táplálkozásmódja nagyon változatos, vannak köztük növényevők, ragadozók, mikroszkopikus kicsinységű lebegő szervezetekkel táplálkozók, élősdiek stb. Csak kivételesen akad köztük helyhez kötött életmódot folytató. A tengeri ízeltlábúak között ugyanúgy találunk epibentoszban és inbentoszban élő alakokat, mint úszó vagy lebegő szervezeteket. Túlnyomó többségük azonban a szárazföldön él, és itt a legfejlettebb csoportjuk a levegőt is meghódította.

Az ízeltlábúakat négy altörzsbe oszthatjuk :

háromkaréjos ősrákok, rákszabásúak, rákok, "légcsövesek".

Mind a négy altörzs már a kambrium "hajnalán" megjelent. Korábban feltételezték, hogy a háromkaréjos ősrákokból alakultak ki a rákok és a rákszabásúak. A jelenleg általánosabban elfogadott vélemény szerint a négy altörzs egymástól függetlenül alakult ki, már a prekambriumban. Lehetséges, hogy az ízeltlábú törzs mesterséges egység, és valójában az altörzsek önálló törzseknek felelnek meg. Ezek különböző ősoktól származtak, de mind eljutott az ízeltlábúság fokára. Kérdés,

hogy a gyűrűs férgek voltak-e az ízeltlábúak ősei. Egyedül a "légcsövesek" egyedi fejlődése hasonlít a gyűrűsférgekére. A származási kapcsolatok tehát egyelőre tisztázatlanok.

A négy altörzs közül jelenleg a "légcsövesek" a legalakgazdagabbak, több mint 900000 leírt fajjal. A csáprágósokhoz több mint 60000 faj tartozik, a rákok fajszáma pedig meghaladja a 40 000-et. A háromkaréjos ősrákok kihalt altörzséből mintegy 15 000 fajt írtak le. A "légcsövesek" és a csáprágósok csaknem kizárólag szárazföldiek. A rákok nagy része tengeri, a háromkaréjos ősrákok pedig valamennyien kizárólag a tengerben éltek.

Háromkaréjos ősrákok

A háromkaréjos ősrákok (**Trilobita**) az ópaleozoikum legjellegzetesebb tengeri szervezetei voltak. Milliósámra nyüzsöghettek az egykori tengerekben. Mintegy 350 millió éves történetük során alapjában keveset változtak, annak ellenére, hogy egyes bélyegeik nagyon változékonyak voltak. Általában jellemző rájuk:

- a hosszirányban is három részre tagolt test
- a páncélozott háti rész
- egy pár antenna
- egyforma, hasadt lábak
- a tengeri életmód

A trilobiták testének körvonala tojásdad vagy elliptikus volt, domború vagy lapos háti részel. Testhosszuk általában 3-10 cm között változott, kivételesen azonban akadt köztük 1/2 cm-es és 70 cm-es példány is. Ez utóbbiak csápjaikkal még nagyobbak lehettek. Szilárd, fosszilizálódásra alkalmas páncéljuk úgy jött létre, hogy a szelvények háti lemezei elmeszesedtek. A test elülső részén a háti lemezrészek mozdíthatatlan összeolvadásából jött létre a fejpajzs (cefalon), és ugyanígy mozdíthatatlan, egységes lemez a test hátsó részén levő farokpajzs (pigidium). A kettő között azonban a tor (thorax) hátoldalon levő, ugyancsak páncélozott szelvényei mozgathatóan ízesültek egymáshoz. A test hármas tagoltsága általános jellemzője az ízeltlábúaknak. A trilobitáknál emellett mindegyik testrészen hosszirányban is elkülöníthetjük a középső tengelyrészt (axiális rész) és a két oldalsó részt. A trilobiták erről a hármas tagolásról kapták nevüket.

A fej körvonala ovális, körszerű, félhold alakú, trapézszerű vagy háromszögletű volt. Általában rövidebb, mint a középső tor, és nagyobb, mint a hátsó pigidium. A fej középső, tengelyi része a glabella, oldalsó részei a génák. A glabella kidomborulhat a fejpajzs felületéből, vagy összeolvad

a génákkal. A glabella pereme sima, vagy a hátulsó, illetve az oldalsó részen - az egykori szelvényezettségnek megfelelően - rovátkolt. A génákon nincs nyoma a szelvényezettségnek.

A génákon, tehát az állat háti részén voltak a szemek. Többnyire vese vagy félhold alakú, esetleg nyélszerű kiemelkedésen ültek. Egyeseknek kis szemük volt, másoknak nagy. Kivételesen a két szemlemez elől összeérhetett és egységes látószervet alkotott. A trilobitáknak vagy nagyon sok (maximálisan 15000) lencséből összetett szemük volt, amelyet összefüggő hártya burkolt, vagy több, nagyobb, de elkülönült szemlencséjük, mindegyiken önálló hártyával. Ellentétben a mai ízeltlábúak szemével, amelyeken a lencse kitinanyagú, a trilobiták lencséje a felületre a tengellyel irányított kalcitkristályból állt. Az újabb kísérletek szerint a trilobiták szemlencséje sokkal tökéletesebb képet adott a külvilágról, mint a mai rákoké. Egyes csoportoknak nem volt látószervük, ezek "vakok" voltak. A trilobiták vaksága másodlagos. A látószerv elvesztése a különböző törzsfajlódási ágakon többször ismétlődött, gyakran úgy, hogy a kiugró szemlemez még megmaradt.

A génákon a varratvonalak (szútúrák) keskeny árkok, amelyek általában megkönnyítették a vedlést. Az arcvarratvonal (faciális sutúra) a szemrész érintésével, a fejpajzs oldalsó peremén végződött (propária) vagy hátrafelé irányulva elérte a fejpajzs hátulsó peremét (opisztopária). E két fő típuson belül a varratvonalak nagyon változatosak voltak.

A hátpáncél peremi része begömbülve átnyúlhat a hasi részre. A fej hasi oldalán három szelvény mell-lemez elmeszesedhet. Ebből kettő a szájníylás előtt van, egy a szájníylás mögött. Ugyancsak a szájníylás mögött találjuk a 4 pár hasadt lábat, amely még nem alakult át rágószervvé. A lábnak két ízből álló törése van, amihez a belső járóláb és a külső úszóláb ízesül. A járóláb, akárcsak a mai rákoknál, 7 ízből áll. Maga a fej 7 szelvény összeolvadásából keletkezett.

A tor és potroh középső (axiális) részét orsónak (ráhisz) nevezzük, amelyet kétoldalt kiterülő pleurák szegélyeznek. Egy-egy torszelvény tulajdonképpen két szelvény összeolvadásából keletkezett. A középső, gyűrűszerű részen a szelvények teljesen összeolvadtak. A pleurákon azonban gyakran a szelvény hossz tengelyével párhuzamos irányú barázda választja el a két részt. Az ősi trilobitákon a tor elülső része (protorax) hasonlít a többi trilobita toraxára, a hátulsó rész (opisztotorax) pleurái azonban keskenyek és rövidek. Valamennyi torszelvényen a hasi oldalon ugyanolyan pár hasadt láb van, mint a fejen.

A mozgatható torszelvényekkel ellentétben a farokpajzs szelvényei egységes lemezzé olvadtak össze. A farokpajzs 1-30 szelvény összeolvadásából keletkezett. A fejpajzshoz viszonyítva a farokpajzs lehet kicsiny (mikropigidium), azonos méretű (izopigidium) vagy nagyobb (makropigidium). A pigidium általában félkör alakú, gyakran egy vagy több tüskében végződik a pereme. A

pigidium hátsó vége felé haladva csökken a hasadt lábak mérete.

A háti páncél felülete sima, de lehetnek rajta szemcsék, csomók, sőt hosszú tüskék is, amelyek belül üresek.

A trilobiták külső váza vékony kitinburokból áll, aminek egyes része (háti oldal és a hasi oldal kis része) átitatódott mészsókkal (kalcit, foszfát). Általában tehát csak a háti rész fosszilizálódott. Maga a szilárd váz vékony, mindössze 0,1-0,5 mm. A legvastagabb a fejrészen, legvékonyabb a toron. A váz három rétegből épül fel. A külső, vékony, valószínűleg pigmenttartalmú réteg a felületre merőleges prizmákból áll. Ezen belül van a viszonylag vastag, lemezes szerkezetű középső réteg, majd az ismét vékony, pigment nélküli belső réteg. A három réteg együttesen megfelel a mai ízeltlábúak külső vázában a belső rétegnek (endokutikula). A vázat nagyobb csatornák járhatják át, amelyeknek nyílásai kilépési helyei lehettek az érzékszertéknek, amelyek elszórtan borították az állat háti részét.

Egyes trilobiták megőrizték eredeti színezettségüket. Csokoládébarna foltok vannak rajtuk, vagy világosabb és sötétebb, legyezőszerűen szétterülő sávok. A színezettség ugyanúgy szolgálhatott álcázásra, mint szaporodásnál a párválasztás megkönnyítésére.

Jóllehet a trilobiták szaporítószervéről semmi biztosat nem tudunk, és tojásleleteik is bizonytalanok, a szilárd váz megjelenésétől kezdve jól ismert az egyedfejlődésük, egészen az állat felnőtté válásáig. Az első váz (protaszpisz) ízesülés nélküli, egységes pajzs, hosszúsága 0,25-1 mm között változik, felülete enyhén domború. A protaszpid lárvaállapotot felváltja a meraszpid lárvaállapot, amelyen a fejpajzs már elkülönül az átmeneti pigidiumtól, és fokozatosan megjelennek a torszelvények is, anélkül, hogy számuk elérné a felnőtt állat (holaszpid állapot) szelvényszámát. Valószínű, hogy a protaszpid állapot egy hétig tartott, a meraszpid egy évnek felelhetett meg, a holaszpid legalább 4 évnek.

A növekedés során az állat vedléssel szabadult meg kinőtt páncéljától. Az új páncél kialakulásáig eltelt idő a tulajdonképpeni növekedés időszaka, amikor az állat leginkább sebezhető. A vedlés után kialakult páncél mindössze 25-30 μm vastagságú. A vedlések eredményeként a trilobitáknak sokkal több páncéljuk van, mint ahány egyed élt, s ez a paleontológus számára kedvező. A határozásnál azonban messzemenően számolni kell az egyedfejlődés során bekövetkező jelentős alaki változásokkal.

Akárcsak magukról a trilobitákról, ugyanígy életmódjukról is egyszerre sokat és keveset tudunk. Annak ellenére, hogy hátpáncéljaik az ópaleozoikum leggyakoribb fossziliái, mindössze 5 faj hasi oldalának függelékeit ismerjük, amelyek pirittel átitatott vázai nagyon finom szemcsés agyag-

palából kerültek elő. Nehéz feladat e néhány példány alapján általános következtetést levonni az összes trilobita belső felépítésére, ami előfeltétele lenne az alakból az életműködésre irányuló, megbízható elemzésnek. A lábak feladatköre sem teljesen egyértelmű. A belső járóláb mászásra, futásra és ásásra szolgálhatott, a külső lábnak azonban az úszáson kívül szerepe lehetett a légzésben és a tápanyag szűrésében is.



Dicranurus hasi nézetben

A hátpáncél mindenesetre a lágy hasi rész védelmére szolgált. Védekezés szempontjából nagy előnnyel járt, ha az állat - hasonlóan, mint a mai százlábú - becsavarodhatott. A legősibb alakok közt egyesek képtelenek voltak erre, az alkalmazkodás során azonban a becsavarodás egyre változatosabb lett. A becsavarodásnak három fő típusa volt. A tökéletlen becsavarodás esetén a fej és a farokpajzs nem ér össze; az állat többé kevésbé félgömb alakú. A gömbszerű becsavarodásnál a farokpajzs hátsó pereme érinti a fejpajzs peremét vagy annak háti felületét. A spirális becsavarodásnál a farokpajzs a fejpajzs alá nyomul, vagy csak a peremével, vagy az egész felületével. E fő típusok mellett sok típusa: lehet a becsavarodásnak. Úgy látszik, a becsavarodás ugyanolyan létkérdés lehetett a trilobitáknál, mint a fejlábúaknál, de a hidrosztatikus feladat megoldása helyett pusztán a védelem tökéletesítésére szorítkozott. Azoknak a trilobitáknak, amelyek nem tudtak becsavarodni, egyetlen védelmük lehetett, ha szorosan odalapultak a tengerfenékhez.

A trilobitákkal együtt előforduló szervezetek (korallak, tengeri liliomok, stb.) alapján egyértelmű, hogy valamennyien a tengerben éltek. Legnagyobb többségük az epibentoszba tartozott, és járólábaival mászott a tengerfenéken. Apró zsákmányra vadásztak vagy szuszpenzióval táplálkoztak. Egyesek az inbentoszban éltek, csak a fejpajzsuk látszott ki az iszapból. Valószínűleg voltak köztük olyanok is, amelyek a tenger alatti sziklahasadékokban húzták meg magukat. Ezeknél a szemet apró tüskék és fejlett érzékszerték helyettesítették. Az iszapba rejtőző trilobiták közt is lehettek vakok, bár egyesek szerint a látószerv elvesztése átvilágítatlan, nagyobb vízmélységre (600-700 m) utal. A trilobiták egyik ősi, különös csoportjánál a fejpajzs ugyanolyan nagy, mint a farokpajzs, és mindössze kettő a torsiáriumok száma. Ezek ugyanúgy össze tudták csukni hátpáncéljukat, mint a kagylók a teknőiket. Lehetséges, hogy ezek pelágikus, úszó életmódot folytattak, és egyes kagylók-

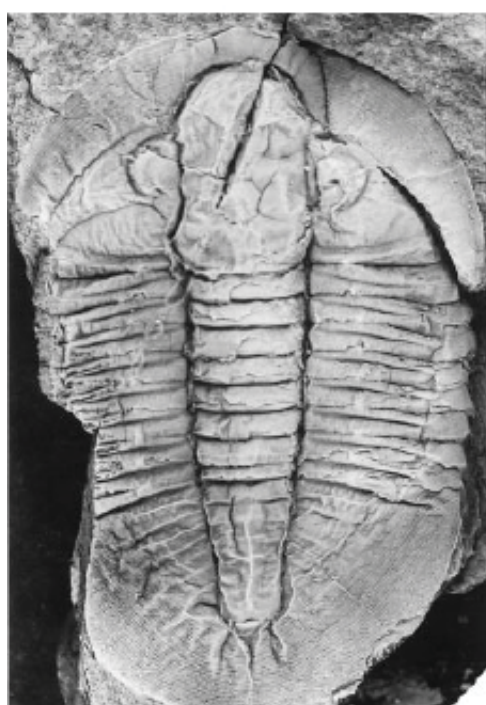


Leiagnostus (kambrium)

hoz (*Pecten*) hasonlóan a két pajzs csapkodásával mozogtak.

Mivel a trilobiták nagy tömegben, a tengerfenék közelében éltek, természetes, hogy sokféle nyomot hagytak maguk után. Mintegy 20 életnyom-nemzetség van, amelyet trilobitáknak tulajdonítanak. Ezek között egyaránt találunk ásás-, mászás-, nyugalmi és táplálkozási nyomokat. E nyomokat az ugyanabból a rétegből előkerült trilobitákkal nem sikerült egyértelműen azonosítani.

A trilobiták különböző faunaprovinciákban éltek. Már a kambriumban eltértek egymástól a sekélytengeri, szárazföldi eredetű üledékekkel jellemzett "self-miogeoszinklinális" jellegű pacifikus provincia trilobita-faunái a



Niobella (kambrium)

nyílttengeri, "eugeoszinklinális" jellegű atlanti provincia faunájától. Az újabb kutatások alapján lehetőség nyílt további alprovinciák elkülönítésére is. Megemlítenéd, hogy a sekélytengeri közösségek trilobitafaunái gyorsan fejlődtek, az endemikus alakok aránya nagyobb volt. Ezzel szemben a pelágikus, mélyvízi alakok közt több volt a kozmopolita, lassúbb volt a törzsfelődési tempó.

A prekambriumból több kontinensről (Ausztrália, Oroszország) ismerünk néhány milliméter kicsinységű, szelvényezett szervezeteket, amelyek inkább hasonlítanak a mai ízeltlábúak lárváira, mint a trilobitákéra. Ezek a leletek tehát nem oldják meg a trilobiták származásának kérdését. Mivel az alsókambriumban már hat elkülönült csoportjuk ismert, feltehető, hogy a trilobiták különböző irányú fejlődése már a prekambriumban megkezdődött. Mindenesetre az alsókambriumban az ősi bélyegeket (tagolt glabella, szemlemez, sokszelvényű tor, kis pigidium) őrző alakok már együtt éltek a nagyon specializált formákkal (elvesztett szem, nagyon kevés torszelvény, nagy pigidium). A két szélsőségen kívül az igazi továbbfejlődést azok a csoportok jelentették, amelyeknél a tor rövidebb, a potroh nagyobb volt és a szemlemez fokozatosan redukálódott.



Phacops speculator (devon)

Ezek a felsőkambriumban és az ordovíciumban érték el virágkorukat, amit a felsődevonban nagy-

arányú kihalás követett. A devonidőszakban még 9 trilobita rend élt, ezekből azonban csak egy lépte át a devon/karbon határt. Ez a rend kitartott a perm végéig, amikor a trilobiták kihaltak. 120 millió évig tartó hanyatlásuk valószínűleg kapcsolatba hozható más hasonló életmódot folytató, de versenyképesebb csoport (puhatestűek, rákok) fellendülésével.

A trilobiták elsősorban jó korjelzők, vékony vázuk miatt azonban kőzetalkotó szerepük alárendelt. Sok esetben a váz utólagosan átkovássodik vagy piritesedik, és gyakori, hogy az állatnak csak a lenyomata vagy a kőbele marad meg. Mivel vedléskor a váz szétesik, az egyes testrészek gyakoribbak, mint a teljes leletek.

A trilobiták mind tengeriek. Egyes csoportjaik elterjedéséből bizonyos következtetéseket levonhatunk az egykori vízmélységről, parttávolságról és a hőmérsékleti viszonyokról.

A trilobiták a legjobb szintjelzői a kambriumnak. Az egyes nemzetségek időbeli elterjedése alapján a kambriumot 15 kronozónára osztották. A zónák alapja egy vagy két nemzetség tömeges előfordulása, a nemzetségek azonban egyrészt túlléphetik kronosztratigráfiai határaikat, másrészt egyes kronozónán belül szubzónát lehetett elkülöníteni. Mindenesetre egy-egy trilobitazóna hosszabb időnek felel meg, mint a mezozoikum ammonitesz-zónái. A trilobitakronozónák átlagos időtartama 4 millió év. Igaz viszont, hogy a jelentől a múlt felé távolodva nemcsak az időegységek tartama nő meg, hanem megváltozik a pontosság iránti követelményünk is.

Akárcsak az ammoniteszek esetében, az egyes trilobitaágakon is nagyon változó volt a törzsfajlódási tempó.

A trilobita nemzetségek száma több, mint 3000, a fajok száma 15000. Általában a rendszerezésben döntő jelentőséget tulajdonítanak az arcvarratvonalnak és a középső testrész felépítésének, de fokozottabb mértékben veszik figyelembe a becsavarodás módját, a fej alsó szerkezeti felépítését, a szelvények számát és az egyedfejlődés korai szakaszát.



Olenellus (kambrium)



Redlichia (kambrium)



Dalmanites (középső szilur)

Agnostida

Az Agnostida trilobiták különleges felépítésűek. Ezeket többen planktonikusoknak tartják. Aprók, szemeik gyakran hiányoznak, a cephalon és a pygidium azonos méretű (nehéz a két részt megkülönböztetni). Az Agnostidáknak csak két három szegmentum van a cephalon és a pygidium között.

Az alsó-kambriumban jelennek meg és közönségeseknek számítanak a kambriumi kőzetekben. Az ordoviciumban megritkulnak és ennek az időszaknak a végén ki is halnak. A kambrium biosztratigráfiai korrelációjára alkalmasak. Két csoportjuk ismeretes.

Az Agnostinák kisméretűek (kb. 8 mm) és csak 2 tor-szelvényük volt a cephalon és a pygidium között, a fejpajzson nincs varrat (pl. *Leiagnostus*).

Az Eodiscinák 2-3 tor szelvénnel rendelkeztek, egyeseknek apró szemeik voltak és a fejpajzson varratok (proparia) voltak. A *Pagetiellus* genus a Léna folyó vidékének (Szibéria) alsó-kambriumi rétegeiből ismeretes.

Polymerida

A trilobiták 95% tartozik ide. Mindig több mint 2-3 tor-szelvényük van és a pygidium rendszerint kisebb mint a cephalon. Szemeik jól fejlettek (a *Ductina* másodlagosan vak). Az alsó kambriumban jelentek meg és a permben pusztultak ki. Feltételezik, hogy parafiletikus csoport. Közös őseik lehettek az Agnostidákkal.

Rákszabásúak

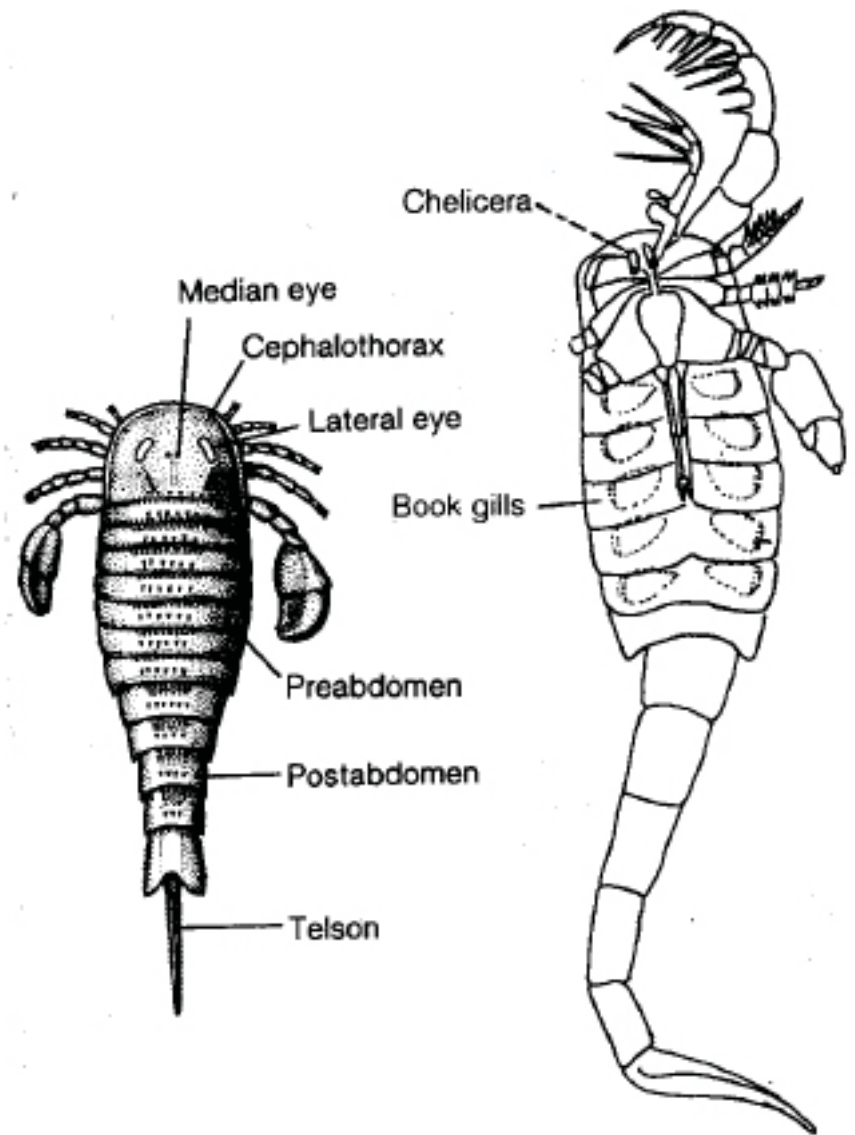
A rákszabásúak (**Merostomata**) ősi, primitív csáprágósok (Chelicerata). Jellemzőik:

- csápjuk nincs
- a két részre tagolt test (fejtor és potroh)
- hat pár láb a fejtoron
- a csáprágó
- a módosult potrohlábak
- a kitines vagy foszfátos külső váz
- a vízi életmód.

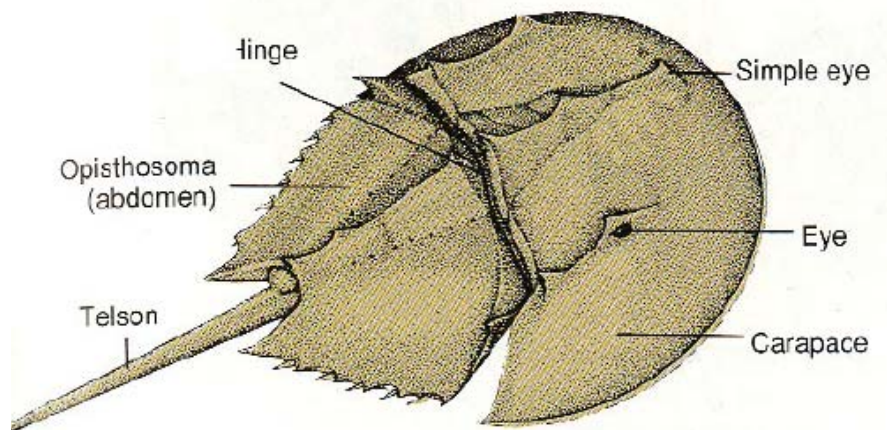
Valamennyi, a csáprágósok altörzsébe tartozó csoportnál a csáp hiányzik, a fej és a tor összeolvadásából szelvényezetlen előtest (proszóma) keletkezik, a potroh pedig utótest (opisztoszóma) lesz. Az előtesten módosul az első végtagpár és rövid, ollószerű fogóvá válik, vagy karomban végződik. Ez a kellicera. A fejlett csáprágósoknak (pókok, skorpiók) csak az előtestén vannak tapogató-, illetve járólábak. A rákszabásúaknál, akár csak a trilobitáknál, a potrohnak megfelelő utótesten is vannak úszásra vagy légzésre módosult függelékek. Az utótest általában szelvényezett, de a legfejlettebb, ma is élő tőrfarkúaknál a potroh is összeolvad, és hosszú, szuronyszerű farktövisben (telzon) végződik.

A rákszabásúak az alsó kambriumban jelentek meg. Az ordoviciumtól a permig éltek az óriás ősrákok (Eurypterida). Ezeknél az előtest körvonala trapézszerű volt, egy pár háti szemmel, és a hasi oldalon 6 pár lábbal, amelyből az első pár csáprágó, az utolsó pár evezőlapát-szerű úszóláb. Az orsó alakú,

elkeskenyülő utótest 12 mozgatható szelvényből állt, és tőr vagy görbült fullánk alakú telzonban végződött. Feltehetően egyes ősrákok ugyanúgy mérgezték meg áldozatukat a fullánkjukkal, mint



Rákszabású testfelépítése



Atlanti tőrfarkú testfelépítése

ma a skorpiók. Az ősrákok voltak a legnagyobb ismert ízeltlábúak, egyesek elérték a 180 cm hosszúságot. Amíg őseik tengerben éltek, az óriás ősrákoknak a csökkentsósvíz és az édesvíz volt az igazi otthonuk. Az óriás ősrákok a perm végén haltak ki, szoros rokonságban voltak a mai skorpiókkal.

A rákszabásúak közül ma is élnek a törzfarkúak, amelyeken az előtest körvonala félhold alakú, az utótest szelvényeinek száma 6-9-re csökkent, és részben vagy teljesen összeolvadt. A potrohlábakon vannak a kopoltyúk, az utolsó szelvény törzszerű. A törzfarkúak közé tartoznak a *Limulus*-félék. Maga a *Limulus* (atlanti törzfarkú) a trópusi sekélytengerek partközeli, homokos talaján él, és a laza üledékbe ássa be magát. Feltűnő, hogy az egyedfejlődés bizonyos szakaszában a lárván hosszirányban két rovátka van, ami a trilobitákra emlékeztet ("trilobita stádium"). A *Limulus*-féléknek 300 millió éves földtörténeti múltjuk van. A csáprágósok között a *Limulus* élő kövület, amely szívósságával, tömeges előfordulásával semmi jelét nem adja annak, hogy kihalás előtt állna. A solnhoffeni litográfpalából *Mesolimulus*-t írtak le.

Rákok

A rákok (Crustacea) a csápos ízeltlábúak altörzsébe tartoznak. A rákok altörzsére jellemző :

- 2 pár csáp (antennula és antenna)
- rágó (mandibula) és két pár állkapocs a fejrészen
- állkapcsi lábak és fogólábak a torrészzen
- a fejtort borító hátpajzs (karapax)
- a külső kitinváz és mészpáncél
- a vízi életmód.

A rákok első pár csápjá (antennula) végzi a tapintást. Az antennula azonos (homológ) a gyűrűs férgnek, trilobiták és a légcsövesek tapogatójával. A fej második szelvényrészén van a második csáp (antenna), a harmadikon a táplálék morzsolására módosult rágó (mandibula), amit az első (maxillula) és második (maxilla) állkapocs követ. A rágó és az állkapocspárok szelvényei megfelelnek a trilobiták és a csáprágósok fejrészének. Ehhez kapcsolódnak a tor elülső szelvényei, amelyek egységes fejtort (cefalotorax) alkotnak. A tor elülső, állkapcsi lábait veszik a táplálkozásban, ugyanúgy, mint a fejtortól már független torrész fogólábait. A többi torláb végzi a helyváltoztatást, a légzést és az ivadék gondozást. Az alsórendű rákok potrohán nincsenek lábak, a felsőrendűekén 6 pár potrohlábat találunk.

A rákok nagy részének csak külső kitinváza van, egyeseknél azonban ebbe kalciumfoszfát

rakódhat le, vagy teljesen elmeszesedhet, ami megkönnyíti a fosszilizálódást. Kevés kivételtől eltekintve a rákok ivarosán szaporodnak, bár vannak köztük hímnősek is (kacslábú rákok) és előfordulhat megtermékenyítés nélküli szűznemzés (partenogenezis) is. Jellemző lárvájuk a naupliusz. Tojásdad alakú, szelvényezetlen testű lárva, három pár függelékkel (antennula, antenna, mandibula) és egyetlen, középső szemmel. Az egyedi fejlődés során a kinőtt páncéltól vedléssel szabadulnak meg a rákok. Többségük mindenevő vagy ragadozó, bár vannak köztük szuszpenziósűrők és iszappal táplálkozó is. A növényevők tengerifüvet legelnek, vagy apró növényi szervezetekkel, főleg kova-moszatokkal táplálkoznak. Különösen lárváik és az úszó, lebegő életmódot folytató rákok rendkívül fontosak a tenger élelemláncának fenntartásában.

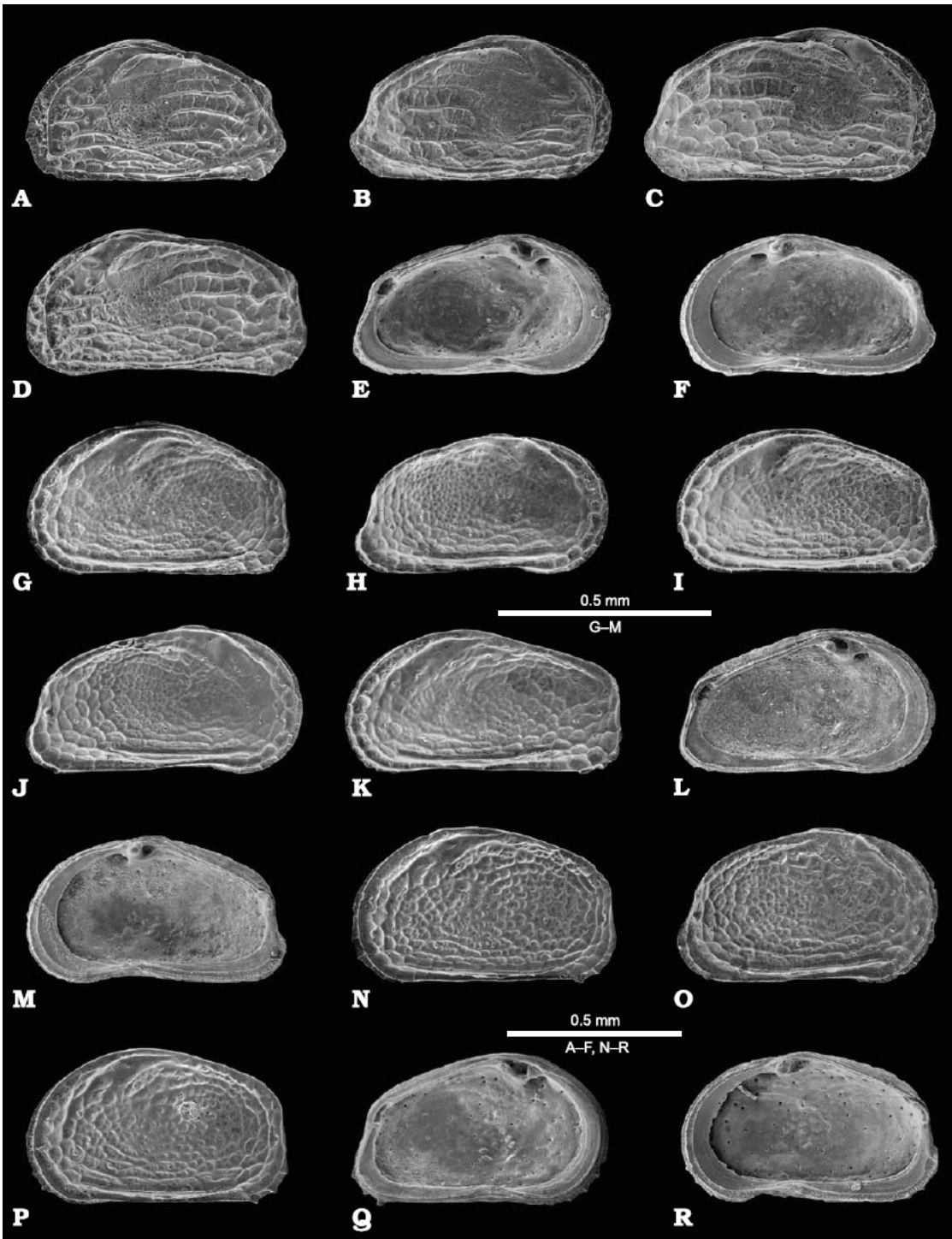
A rákok döntő többsége tengeri, kis részük édesvízi, kivételesen szárazföldi. Kopolyúval (branchia) lélegeznek, ezért nevük Branchiata. A szárazföldiek lélegzését a kopolyú módosulása teszi lehetővé. A rákok az alsókambriumtól máig élnek. Az elmeszesedésnek megfelelően változik a rákok földtani jelentősége. 8 osztályuk közül tulajdonképpen csak egynek van környezetjelző és korjelző jelentősége, a kagylósrákoknak. Nem ritkák azonban a hazai harmadidőszaki rétegekben a kacslábú és tízlábú rákok maradványai sem, ezért röviden ezekkel is foglalkozunk.

Kagylósrákok (Ostracoda)

Nevüket két oldalsó teknőjükről kapták, amelyek nagyon hasonlítanak a kagylók teknőjéhez, de általában mikroszkopikus kicsinységűek (0,2-25 mm). A két teknő módosult karapax, háti részen rugalmas sarokpánt (ligamentum) feszíti szét. Akárcsak a kagylóknál, záróizmok biztosítják a zárást, amelyek nyoma heg alakjában látható a teknő belső oldalán. A két teknő körvonala többnyire ovális, háti záras peremmel, amelyen fogak és fogmedrek lehetnek. Gyakran a két teknő különböző méretű, és a nagyobb átfedi a kisebbet. A teknők felülete sima, szemcsés, csomós, tüskés, bordás, hálózatos, árkolt stb. lehet.

A teknők felépítése kétrétegű. A külső lemez három, kitinhártyával összeragasztott kalcitrétegből áll. A pelágikus alakoknál a meszes külső réteg hiányozhat. A belső lemeznek csak a pereme meszesedik el (duplikátum). A maiak teknőjén színes kitinburok van, ami a fosszilizálódáskor megsemmisül.

A kagylósrákok csaknem kivétel nélkül vízben élő, világszerte elterjedt alsórendű rákok. Túlnyomó többségük a sekélytengerben fenéken mászó életmódot folytat, de vannak köztük úszó alakok is. Egyes csoportjaik sikerrel alkalmazkodtak a csökkentsósvízi és édesvízi környezethez. A szárazföldön nemcsak a tavakban és a mocsarakban élnek, hanem megtalálhatók a föld alatti víz-



Csökkenetsósvízi környezetet kedvelő *Tyrrhenocythere* (Pipík nyomán)

rendszerekben is. Apró növényi és állati szervezettel táplálkoznak, ritkábban szerves anyagot tartalmazó üledéket fogyasztanak. Az első kagylós-rákok a kambriumban jelentek meg. A kambriumi alakoknál még tökéletes volt a karapax elmeszesedése. Az ordóvíciumentől a devonig nagyon vastag teknőjű alakok éltek, egyenes háti peremmel és egy izomheggel. A paleozoikumi

Ostracoda-fajokat

általában az egyenes záros perem és a felett díszítés jellemzi. Ekkor éltek a legnagyobb - kagyló nagyságú - fajok, hosszúságuk elérte az 5 cm-t. A paleozoikumbeli csoportok közt egyeseknél szembeutó az ivari kétalakúság. Az első édesvízi csoportok a karbonban jelentek meg. A paleozoikum végén kialakultak a mai csoportok ősei. Az osztrakódák törzsfajlására általában jellemző az egyenes háti perem feldomborulása, a zárszerkezet fokozatos bonyolódása, a teknők erősebb elmeszesedése, az egymást követő lárvaállapotok számának csökkenése, a második maxilla, a szív és a kopoltyúk eltűnése, a véredényrendszer visszafajlására, egyes függelékek specializálódása, a teknőkön az érzőserték kialakulása stb. A kopoltyútlanoknál a teknő belső hátyája végzi a légzést.

Földtani szempontból alárendelt az osztrakódák kőzetalkotó szerepe. Jóllehet mészvázúak, csak alárendelt mennyiségben vesznek részt a mai tengeri karbonátos kőzetek keletkezésében. Annál inkább értékesek mint környezetjelzők. Mivel kicsinyek és gyakoriak, mikropaleontológiai jelentőségük vetekszik a foraminiferákéval. A foraminiferák azonban, ritka kivételtől eltekintve, mind tengeriek, az osztrakódák között viszont nagy számban találunk csökkentsósvízi és édesvízi alakokat. A szakember azonnal el tudja különíteni a különböző sótartalomra jellemző osztrakóda-faunákat! Ezért jelentősek a hazai mélyfúrásos anyag feldolgozásakor, valamint a kőolaj- és kőszénkutatás szempontjából egyaránt. Sok esetben már a teknők alakjából és díszítéséből következtethetünk az egykori környezeti viszonyokra. Az édesvíziek teknői általában díszítetlenek, és ugyanígy sima héjúak a lágy iszapban vagy a vízínövényeken élő fajok teknői is. A durvaszemcsés üledékeken erősen díszített osztrakódák élnek, ezek teknői rövidebbek, mint az iszaplakókéi. Az üledéken mászó alakok teknőjének hasi pereme gyakran lapos. A paleozoós alakok között a hosszútüskések pszeudoplanktoni életmódot folytathattak.

Az osztrakódák különösen az ópaleozoikumban és a jurában korjelzők. Annak ellenére, hogy a ma élő nemzetségek jó része már a felsőkrétában megjelent, egyes üledékgyűjtő medencékben lokális vagy regionális rétegazonosításra felhasználhatók, ebben az értelemben "korjelzők" lehetnek. Az osztrakódák a Kárpát-medence paleozoós és a mezozoós kőzeteiben is megtalálhatók, igazi jelentőségüket azonban a kainozoikumban érték el, amikor elterjedésük alapján nagyon pontosan lehet rekonstruálni az adott földtani környezet változásait.

A *Cypridacea*- és *Darwinulacea*-fajok édesvíziek. A *Cytheracea* fajok közül egyesek self-tengeriek: sztenohalinok (pl. *Cytheropteron* – self tenger), mások euryhalinok (*Cyprideis*), a *Cypridina* pelágikus, *Parodoxostoma* – vízi növényekre tapadva él, *Bythoceratina* – batiális öv.

A kacslábú rákok (Cirripedia osztály)

Az osztrakódákhoz hasonlóan az alsórendű rákokhoz tartoznak. Ezeknek csak a szabadon úszó naupliusz lárvája utal egyértelműen a rákok rokonságára. A felnőtt állat mozdíthatatlanul ránő az aljzatra, teste leegyszerűsödik. Eltűnik a szelvényezettség, az összetett szem, az antenna, a szív és a váltivarúság. Megjelenik viszont a köpeny, amely szilárd mészvázat választ el. A kacslábú rákok egy részén a mészlemezek az állat elhalása után szétesnek. A tengeri makkoknál a háromszögletű lemezek összenőve csonka kúp alakú, erős vázat építenek, ez a lágytestet védi. A nyitott felső részt az állat belülről operkulummal zárja le, ami a fosszilizálódáskor kieshet vagy elpusztulhat. Az állat 6 pár torlábával táplálkozik ("kacslábak"), kiszűrve a vízből a lebegő növényi és állati szervezeteket.

A nyél nélküli kacslábú rákok mind tengeriek, vázukba visszahúzódva képesek elviselni a szélsőséges, árapályövi feltételeket is. Általában kavicsos, sziklás aljzaton települnek meg, de vannak köztük olyanok is, amelyek úszó, sodródó vázra (pl. Nautilus-ház) vagy uszadékfára rögzítődnek. A kacslábú rákok a karbontól máig élnek, gyakoriak a hazai harmadidőszaki, sekélytengeri, partközeli, durvatörmelékű üledékes kőzetekben. Közismert nemzetségük a *Balanus*.

A felsőrendű rákok (Malacostraca osztály)

Ezek legfejlettebb rendjébe tartoznak a tízlábú rákok (**Decapoda**). A toron levő 5 pár járólábról kapták a nevüket, amelyeket mászásra, úszásra vagy ásásra használnak. Az első pár járóláb sokszor fejlettebb, mint a többi, és erős ollóban végződik. Maga a tor 8 szelvényből áll és az első 3 szelvény függelékpárai állkapcsi lábbá módosultak. Egységes karapax burkolja fejtorukat. A 6 pár potrohláb a szaporodásnak, illetve az ivadékgondozásnak megfelelően módosul.

A tízlábú rákok döntő többsége tengeri, de vannak köztük édesvíziek, mint a hazánkban is előforduló folyami rák. A tízlábú rákok az egész tengeri életteret benépesítik. Vannak köztük lebegő, úszó, mászó és iszapban ásó alakok. A vastag karapaxú fajok a sekélytengert lakják. Ezek karapaxa vagy ollója nem túl ritka a hazai harmadidőszaki zátonyfáciesű rétegekben sem. Maguk a tízlábú rákok viszonylag későn jelentek meg. Első képviselőiket a triáosztól ismerjük. Az egyik csoportjuknak, a remeterákoknak lágy a potroha, ezért üres csigaházakba húzódva keresnek védelmet. Mászás közben a csigaház egyik oldalát koptatják. Bár maguk a remeterákok nem fosszilizálódnak, a csigaházakat figyelmesen szemlélve felismerhetjük a koptatásról azokat a házakat, amelyek egykor a remeterákok hajlékai voltak.

Rovarok

A rovarok (**Insecta**) a százlábúakkal (Chilopoda osztály) együtt a "Tracheata" (Uniramia) altörzsbe tartoznak. Légcsővel lélegeznek. Fejük 6, toruk 3, potrohuk 12 szelvényből áll. A fejen csak egy pár antennájuk van és 3 pár szájszerv. A tor 6 lába alapján hívják őket Hexapodáknak is. A szárnyas rovarok torán két pár szárny van, amely független a lábaktól.

A rovarok fajgazdagsága páratlan az állatvilágban. A leírt rovarok (több mint 900000 faj) figyelembevételével fajsámukat egyesek 5 millióra becsülik. Alkalmazkodási képességük sokrétűségével egyedül az emlősök versenyezhetnek, sokszor sikertelenül. Hasonlóan az emlősökhöz, a rovarok csaknem kizárólag szárazföldiek, és csak néhány fajuk tért vissza a tengerbe.

A rovarok fő csoportjai már a paleozoikumban elkülönültek egymástól! A karbonidőszaki mocsárerdőben 76 cm szárny szélességű rovarok röpködtek (óriás ős-szitakötők), és a perm rovarfaunák rend szinten változatosabbak voltak, mint a maiak! Ebben az időszakban együtt éltek a perm végén kihalt ősi csoportok a ma is virágzó rendek első képviselőivel. A triász-időszaki rovarfaunák inkább hasonlítanak a maiakhoz, mint a permidőszakiakhoz, jöllehet a perm és triász határos egy mással, viszont 230 millió telt el a triásztól. Az oligocénben már olyan fajok éltek, amelyek minden szempontból azonosak a maiakkal.

Tapogatókoszorúsok

A tapogatókoszorúsok (Tentaculata) a puhatestűekkel és az ízeltlábúakkal együtt az összajúakhoz tartoznak. Általában jellemző rájuk a:

- tapogatókoszorú
- a vízi, rögzített életmód.

A tapogatókoszorú koszorútartóból (lofofór) és csillós tapogatókból (tentákulum) áll. A tapogatókoszorú a mikroszkopikus kicsinyességű szervezeteket a szájníylás felé sodorja. Alakja kör vagy patkószerű, illetve különböző módon felcsavart.

Mindmáig vitatott a tapogatókoszorúsok rendszertani helye. Bizonyos, hogy ősi, egyúttal specializált törzs, kérdés azonban, hogy az összajúak között inkább az úrbelűekhez áll-e közelebb vagy esetleg az újszájúakhoz?

A tapogatókoszorúsok három, egymástól nagyon eltérő osztálya közül őslénytani szempontból kettő jelentős : a mohaállatok és a pörgekarúak.

Mohaállatok

A mohaállatok (**Bryozoa**) mohaszerű telepeikről kapták nevüket. Fontosabb jellemzőik :

- a különböző egyedekből álló telep
- a kicsiny, szelvényezetlen test
- a külső mészváz
- az ivaros és ivartalan szaporodás
- a tengeri, kivételesen csökkentsósvízi életmód.

A mohaállatok telepe (zoárium) általában mm-nél kisebb egyedekből (zooid) áll. Az egyed elülső, mozgó része a polipídium, a hátulsó a cisztídium. Az elülső részen van a kör vagy a patkó

alakú tapogatókoszorú, az U alakú bélcső és a végbélnyílás. Veszély esetén ez elülső rész izmok segítségével visszahúzódik a hátulsó, tokszerű cisztídiumba. A mohaállatoknak nincs véredényrendszerük, érzékszerveik, kiválasztószervük, sem légzőszervük. A légzést a tapogatók végzik. A cisztídium szaru-, kitin- vagy mészanyagú külső vázat választ el. Ez a zoécium. A polipídium a zoécium nyílásán (apertúra) keresztül nyomulhat ki a cisztídiumból. Az apertúra körül tüskék, kiemelkedő perem (perisztóma), félhold alakú védőtető (lunárium) vagy mozgatható szájadékfedő (operkulum) lehet, ami mind a lágytest védelmét szolgálja.

Ellentétben a koralltelepek egyedeivel, a bryozoák telepeit különböző egyedek építik fel. Vannak táplálkozást végző, szabályos egyedek, autozoidok, ezek váza az autozoécium. Vannak azután kisebb méretű, nagyon módosult alakú és erősen specializálódott működést végző heterozoidok. A kenozoidok teljesen zárt, csőszerű vagy dobozszerű kamrák, apertúra nélkül. A kenozoidokból szabályos időnként újabb és újabb autozoid sarjad, valamint a gyökérszerű rizoidok.

Az akantozoidok nagyon kicsiny, csőszerű egyedek, amelyek a telep felületén hegyes tűben végződnek. A heterozoidok közé tartoznak a madárcsőrszerű fogóval ellátott, rövid, mozgatható nyakú avikuláriumok. Ezek végzik a telep tisztogatását, és elkergetik azokat az idegen lárvákat, amelyek a zoárium felületén szeretnének letelepedni. Az avikuláriumok váza az avikuloécium. A vibrákulum ostorszerű heterozoid, amely ütemes mozgással söpri le a törmeléket a telepről. A vibrákulum kis zoéciuma a vibrakuloécium. Ugyancsak kicsinyek a nannozoidok, amelyeknek csak egyetlen tapogatójuk van, és vázuk (nannozoécium) természetesen kisebb, mint a táplálékszerző egyedeké. A gonozoidok ivadékkeltető kamrákká átalakult egyedek. A fosszilis zoáriumokon vannak olyan módosult zoéciumok is, amelyeknek a telepen belüli működését nem ismerjük.

Az egyedekhez hasonlóan nagyon változatos a Bryozoa-telepek alakja, mérete és felépítése. A bekérgezők fonálszerű hálózatokat vagy összefüggő kérget alkotnak. Vannak gömb, gumó, félgömb alakú, ágszerű, bokorszerű, legyezőszerű vagy rácsszerű telepek. A telepek alakját messzemenően befolyásolják a környezeti feltételek, különösen a vízmozgás.

Az ősi típusú mohaállatok váza több mint 50%-ban tartalmaz szerves anyagot. Ezek csak kivételes esetben maradnak fenn. A mészvázúak egy részénél még magas a szervesanyag-tartalom (25-50%), és magának a zoéciumnak a különböző része különböző mértékben meszesedik el. A törzsfejlődési fok mellett az egyedi fejlődés és a környezeti viszonyok módosíthatják a váz elmeszesedését. Gyakran ellenállóbb a zoécium alsó része, mint az apertúra vagy az ahhoz kapcsolódó vázelemek. A Bryozoa-fossziliák megtartása tehát nagyon különböző lehet, ami megnehezítheti határozásukat. A váz aragonit, kalcit, vagy a kettő együttesen. A kalcitváz felépítése lemezes, tömött,

oszlopos, fonalas vagy szabálytalanul összehalmozott kristályokból áll. Az aragonit váz fonalas szerkezetű.

A legtöbb mohaállat hímnős. A petét és a spermát ugyanaz a zooid termeli, az állat cisztidiumában megy végbe a megtermékenyülés. A trochophorára emlékeztető lárva azután elhagyja a telepet, csillóival több héten át úszik-sodródik a vízben. Alkalmassá válva megkezdődik az átalakulás, és az első zooidból bimbózással kialakul az új telep.

A mohaállatok a vízben lebegő táplálékot tapogatóik csillóival gyűjtik össze. Főleg kovamoszatokat fogyasztanak, vagy férgek, csigák, rákok apró lárváit.

A legtöbb Bryozoa sekélytengeri. A maiak legnagyobb populációsűrűsége 20-80 m mélység között van, bár akadnak köztük mélytengeriek (6000 m) is. Kedvelik a tiszta, 6-7 pH-jú tengervizet és a vízáramot. Egyesek alkalmazkodtak az erősebb hullámveréshez vagy a teljesen nyugodt vízhez. Vannak olyan fajok, amelyeknek telepalakja aszerint változik, hogy nyugodt vagy erősebben mozgatott vízben élnek. Minden szilárd, víz alatti felszín alkalmas lehet megtelepülésükre, mégis nagyobb számban találjuk őket a sziklás aljzaton, algákon vagy a gerinctelenek vázain. Kivételesen vannak a mészvázúak közt is olyanok, amelyek elviselik a csökkentsósvizet.

Néhány bizonytalan lelettől eltekintve a mohaállatok az ordovíciumtól élnek, a devonban már nagyon gyakoriak voltak. A paleozoikum végén a bryozoák nagy része kihalt, az új típusú alakok a jurától indultak fejlődésnek.

A bryozoák inkább mint kőzetalkotók és környezetjelzők játszanak fontosabb földtani szerepet, mintsem korjelzőkként. Helyenként tömegesen halmozódhatnak fel a vázaik. Dél-Ausztrália közelében a sekélytengeri homok 85%-ban tartalmaz bryozoa-törmelékét, a Perzsa-öbölben pedig egyetlen bekérgező faj 20 cm vastag lencséket alkot az üledékben.

A fosszilis Bryozoa-fajok többsége karbonátos kőzetekből került elő: mészkőből, márgából, ritkábban durva törmelékes kőzetekből vagy palákból. (pl. "bryozoás márga").

A fosszilis mohaállatokból következtethetünk az egykori sekélytengeri környezetre. A tömött és bekérgező csoportok erősebb vízmozgásra utalnak. A finom, csöves, lemezes felépítésű telepek esetleg tengeri növényeket kérgeztek be, és egészen sekély tengerben éltek. A nem bekérgező alakok esetében gyakori, hogy a telep a végleges beágyazódás előtt felmorzsolódik. A Bryozoa-töredékeket a zoéciumok elrendeződése, az apertúrák alakja és a sejtfalak szemcsés szerkezete alapján különíthetjük el a többi mészvázú telepes szervezetek (pl. korallak) vázaitól. Tanulmányozásuk tehát mikroszkópos és vékonycsiszolatos vizsgálatot igényel. Annak ellenére, hogy a Bryozoa-telepek szabad szemmel is jól láthatók, sőt egyesek közülük mint vezérvázak felismerhetők, mégis inkább a

mikropaleontológia vizsgálati körébe tartoznak.

A mohaállatok közé mintegy 3500 ma élő és 15 000 fosszilis faj tartozik. A ma élőket a szilárd váz, a lárvaállapot, a szaporodásmód stb. alapján rendszerezük. A fiatal mezozoikumi és kainozoikumi fosszilis anyagot a szilárd váz egyezése alapján könnyen beilleszthetjük a mai rendszerbe.

A paleozoikumban virágzó, kihalt csoportok esetében az egyedek általában hosszú, keskeny csövekben éltek. A zoéciumnak lemezes felépítésű, lyukmentes, kettős fala volt. A korai növekedési szakaszban a fal vékony volt, később megvastagodott, a csövek közé kenozooidok iktatódtak. Ezeknek a bryozoáknak sem az életműködését, sem a természetes rendszerüket nem ismerjük. Az mindenesetre valószínű, hogy az ősi alakok telepen belüli munkamegosztása fejletlenebb volt, mint a maiaké. *Fenestella* (perm) – zoeciumok két sorban állnak.

Pörgekarúak

A pörgekarúak (Brachiopoda) osztályába a mohaállatoktól sok szempontból eltérő alakok tartoznak. A mohaállatok telepei a fejletlen csalánozókéra emlékeztetnek, a pörgekarúak sokkal inkább a kagylókra hasonlítanak. A bryozoák és a brachiopodák között csak az egyedfejlődés korai szakaszában mutatkoznak a rokon vonások.

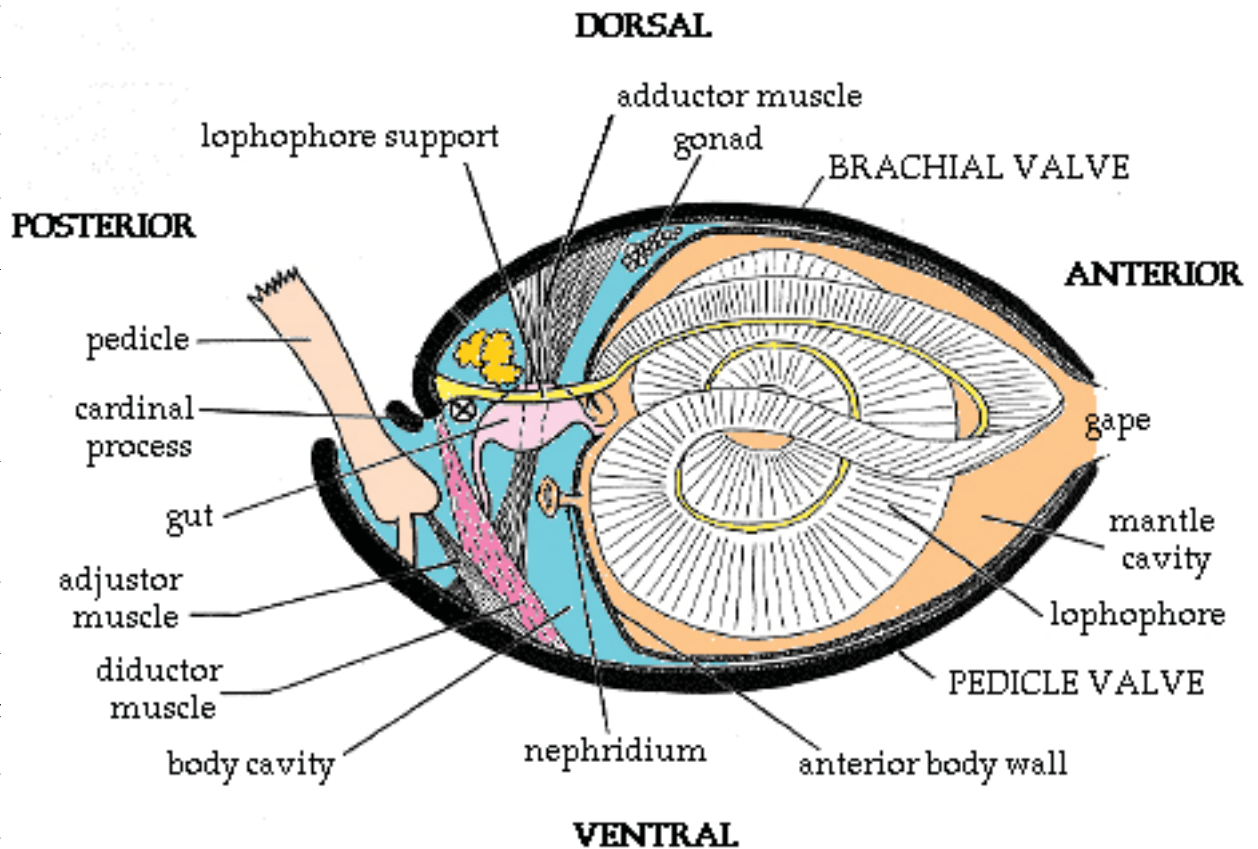
Általában jellemző a brachiopodákra, hogy:

- magánosak
- hasi és háti teknőjük van
- külső vázuk szaru- vagy mészanyagú
- nyéllel rögzítettek

Valamennyi Brachiopoda a kagylókhoz hasonlóan kétteknős, a teknők azonban nem két oldalról, laterálisan védik az állatot, hanem hasi és háti irányból. A szimmetriasík nem a két teknő között húzódik, hanem felezi a teknőket, az egyes teknők jobb és bal oldali része tehát egyforma. Általában mindkét teknő domború, bár a domborúság mértéke különböző lehet. Vannak olyan brachiopodák, amelyeknek az egyik - túlnyomórészt a háti - teknője lapos vagy homorú. Kivételesen előfordulnak olyan brachiopodák, amelyeknek az egyik teknője kúp alakú. A teknők körvonala általában ovális vagy kör alakú, esetleg lekerekített sarkú háromszögre, négyszögre vagy trapézra emlékeztet.

A két teknő a zárosperem mentén nyitható és csukható. A zárosperemnél van a teknők hátsó, az ezzel ellentétes irányban a teknők mellső része. A teknők szétnyílásakor a két teknő a mellső részen távolodik el leginkább egymástól. A brachiopodáknak nincsen ligamentumuk, a teknőket izmok nyit-

ják és zár-
ják. Az ősi
alakok-
nál oldal-
irányban
mozdítják
el a sikla-
tó izmok a
kétteknőt,
a fejletteb-
beknél a
nyitást
nyitóiz-
mok (di-
duktor)



Pörgekarú testfelépítése

végzik. A nyitóizmok egyik végükkel a háti teknő hátsó, záróizom részéhez, másik végükkel a hasi teknő felületéhez tapadnak, és összehúzódva a háti teknő peremét közelebb húzzák a hasi teknőhöz. Ilyenkor elernyednek a záróizmok. A teknők zárásakor a nyitóizmok meglazulnak, és a két - háti és hasi - teknőt összekötő záróizom (adduktor) összehúzódik. A brachiopodák záróizma hasonlít a kagylókéra. Az izmok nyomai a teknők belső oldalán láthatók. A fejlettebb kagylóknál a zárszerkezet fogai akadályozzák meg azt, hogy nyitáskor a két teknő oldalirányban félrecsússzon. A brachiopodák zárszerkezete nem annyira sokféle, mint a kagylóké. A hasi teknőn két fog van, aminek két fogmeder felel meg a háti teknőn. Mivel a fogak nagyon szorosan illeszkednek a fogmederbe, és a záróizmok is fejlettebbek a nyitóizmoknál, a két teknő nem nyílik szét az elhalás után. A brachiopodákat, ellentétben a kagylók nagy többségével, mindig kétteknősen találjuk meg a fosszilis anyagban.

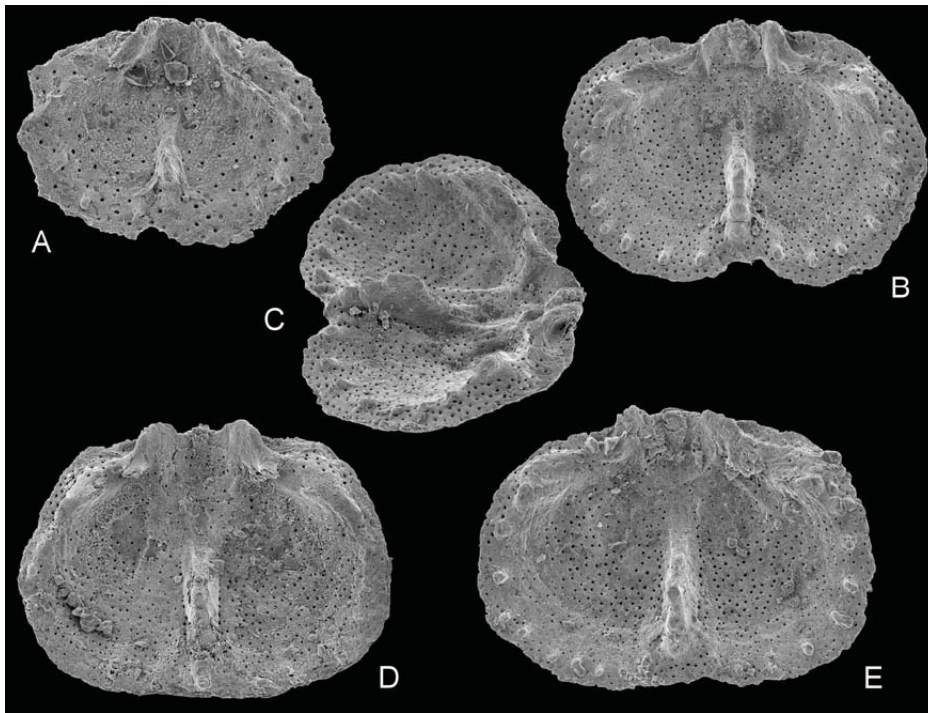
A teknők legidősebb része a hátsó részen levő búb, ahonnan a mellső rész irányában növekszik az állat.

A nyél (pedikulum) két teknő között vagy a hasi teknő hátsó, búb részén nyúlik ki a teknőből. A nyél izmos, kutikulával borított köpenynyúlvány, amivel rögzíti magát az állat az aljzathoz. Külön izmok mozgatják a nyelet. Maga a nyél nem fosszilizálódik, a nyélkilépés helye (pedikuláris forámen) igen. A nyélkilépés helye lehet kör alakú vagy háromszögletű. Ez az egyetlen sebezhe-

tő pontja az összezárt teknőjű állatnak, ezért egyes Brachiopoda-csoportok a nyélkilépés helyét különböző lemezekkel szűkítik le, vagy teljesen lezárják a nyílást. Ebben az esetben az állat vagy más úton rögzítődik az aljzathoz (pl. cementációval) vagy pedig szabadon fekszik a tengerfenéken.

A kihalt brachiopodák között akadt olyan is, amelynek a nyélkilépési helye nem egyetlen

nyílás volt, hanem szitaszerűen likacsos lemez. Ezek az állatok a kagylók bisszusára emlékeztető fonadékokkal rögzítették magukat az aljzathoz, és valószínű, hogy a szétágazó nyél bizonyos mértékben megnövelte az állat szerény mozgáslehetőségeit. A lágytest csak kis helyet foglal el a teknőkön belül. A hátsó részen van a zsigerzacskó a teljes vagy a vakon végződő bélcsatornával, a szívvel, a köpenybe hatoló véredényekkel és az ivarszervekkel. A mellső rész



Fiatál brachiopoda háti teknő (*Argyrotheca*) belső felszínének pontozottsága



Rafinesquina (Ordovicium)

tágas köpenyüreg, amelybe a teknők szétnyílásakor behatol a tengervíz. A köpenyüregben van a lofofór, amelynek alakja és felcsavarodási módja nagyon változatos, de mindig kétoldalian részarányos. A brachiopodák ezekről a tapogatókoszorúkról kapták a "pörgekarú" nevet. A lofofór mindig belül van a teknőn, csillóival sodorja a táplálékot az állat szájnyílása felé. A köpenyüregben belül a vízáramlás állandó. A lofofórt elmeszesedő kartámasztó váz erősítheti meg. Mivel a kartámasztó váz (brachidium) a háti teknőhöz kapcsolódik, a dorzális teknőt brachiálisnak is nevezik. A kartámasztó váz egyes csoportoknál a lofofórnak csak a hátsó végét támasztja meg (krura), vagy spirálisan felcsavarodva végig követi a lofofórt, esetleg szalagszerűen hurkot formál, amihez a lofofór kapcsolódik. A kartámasztó váz fontos rendszertani bélyeg, ami szerencsés esetben a teknő eltávolí-

tásával, többnyire azonban csak a Brachiopoda sorozatcsiszolatos vizsgálatával tanulmányozható.

A két teknő érintkezési vonala (kommisszúra) a mellső peremen lehet egyenes vagy a hasi teknő irányába beöblösödő (szulkált), illetve a háti teknő irányába öblösödő (plikált). Maga a teknő ritkán sima, többnyire növedékvonalakkal, növedékráncokkal (rúga), bordákkal vagy csomókkal díszített. A bordák a mellső peremen tüskékben végződhetnek. Ilyenkor a két teknő szétnyílásakor zegzugos rés keletkezik, ami megakadályozza azt, hogy nagyobb idegen test jusson a köpenyüregbe. A mellső vagy a hátsó perem közelében levő hosszú tüskék nemcsak védték az állatot, hanem a rögzítésben és az érzékelésben is szerepük volt. Egyes kihalt brachiopodák mozgatni tudták tüskéiket. A maiak érzékszervei a köpenyszegélyen levő serték. Ezek nyomai a teknők belső peremén apró rovátkák alakjában megmaradhatnak.

A brachiopodák teknőin nagyon sok olyan bélyeg van, ami szoros kapcsolatban áll a lágytesttel és az életmóddal. A fosszilis brachiopodák több tájékoztatást adnak az egykori állatról, mint pl. a kagylók, és összehasonlíthatatlanul többet, mint a csigaházak.

A brachiopodák vázát a köpeny választja el. Az ősiék váza sok szerves anyagot tartalmazó kitinfoszfát, a fejlettebbeké mészanyagú, csaknem mindig kalcit. Mivel a kalcit ellenállóbb az aragonitnál, számos kőzetben, amelyben az aragonit vázú ammoniteszeknek csak a kőbelük maradt meg, a brachiopodák teknői fosszilizálódtak (pl. ammonitiko rosso).

A váz külső, szerves rétege (periosztrakum) nem fosszilizálódik. Ezen belül van a vékony elsődleges réteg, amely általában finom kalcitszemcsékből áll. Ez alatt van a másodlagos réteg, amely a felületre hegyes szögben elhelyezkedő keskeny kalcitfonalakból épül fel. Egyes brachiopodáknál a felületre merőleges oszlopos réteg helyezkedik el a másodlagos rétegen belül. Nagyon sajátos vonása a brachiopodák teknőjének a pontozottság. Több csoportnál a köpeny helyenként betüremkedik a teknőbe és keskeny, henger alakú üreget hagy maga után. Ezek az üregek elsősorban a köpenyben áramló kémiai anyagok raktározására valók, így bizonyos fokú védettséget nyújtanak az állatnak. A periosztrakum elpusztulása után az üregeket többnyire idegen anyag tölti ki, ami a teknő felületén apró pontok alakjában látható. Ez a szerkezet teljesen ismeretlen a kagylók világában. Az ilyen pontozott (endopunktált) brachiopodák héjtöredékeit könnyen elkülöníthetjük a kagylóktól, elváltozott karbonátos kőzetekben is.

A brachiopodák általában úgy élnek a teknőben, mintha bölcsőben feküdnének. A háti teknő van alul, a hasi teknő felülről burkolja be az állatot. Legtöbbjük váltivarú. A lárvaállapot feltűnően rövid ideig tart, egyeseknél néhány óráig, másoknál párnapig. Vannak olyanok is, amelyek a megtermékenyített petéket a köpenyüregben tartják, vagy lárvaállapot nélkül, közvetlenül fejlődnek fiatal állatokká.

A helyhez kötött életmód következtében a brachiopodák a vízben oldott szerves anyagokkal táplálkoznak. Táplálkozásmódjuk látszólag fejletlenebb, mint a kagylóké, mert nem tudják osztályozni és kiválasztani a köpenyüregbe került vízből a különböző lebegő részecskéket.

Egyes mai brachiopodák környezeti tűrőképessége nagyon nagy. Ugyanaz a faj 5-1900 m mélység között fordul elő, és 12°-3 °C hőmérsékleti feltételek között él. A maiak nagyobb fajszámban élnek a mérsékelt övben, mint a trópusi vagy a sark körüli területeken. Feltűnő az is, hogy az Antarktisz közelében helyenként egy-egy fajuk olyan egyedszámban fordul elő, hogy uralkodó eleme a bentosz-közösségeknek. A mai brachiopodák közt találunk mélytengerieket is. Az abisszikumban élő, különböző nemzetségek az azonos életkörülmények hatására megtévesztően hasonlítanak egymásra.

A mai brachiopodák elterjedését messzemenően befolyásolja az aljzat minősége és az óceáni áramok sebessége. A lárvák csak szilárd aljzaton, kavicsos, héjtöredéken, mészmosztaton stb. tudnak megtelepedni. A szilárd megtelepülési helyet körülvevő üledék viszont nagyon változatos lehet. A szilárd aljzat tehát nem feltétlenül sziklás tengerfenék vagy nagy felületen megszilárdult üledék, hanem csak egy stabil pont a tengerfenéken. A maiak a nyugodt vizet kedvelik. Az akváriumi kísérletek szerint a hevesebb vízmozgáskor vagy a fokozottabb üledékképződéskor a teknők összezárulnak, és megáll a növekedés. Amikor a víz kitisztul, a teknők szétnyílnak, és a növekedés megindulását a teknőn erősebb növedékránc jelzi. Juraidőszaki rétegekből kerültek elő olyan összecukott teknőjű brachiopodák, amelyekben apró ammoniteszek voltak. Mivel az ammoniteszek mérete nagyobb volt, mint a nyélkilépés helye, ezek csak akkor kerülhettek a teknők közé, amikor az állat még élt és a két teknő tátongott. Valószínű, hogy a kis ammoniteszek a heves vihar elől menekültek a teknők közé, és a katasztrófában elpusztuló brachiopoda elevenen "koporsóként" zárta magába a védelemkeresőket.

A kihalt brachiopodák életmódja sokkal változatosabb lehetett, mint a maiaké. Nagy többségük nyéllel rögzült az aljzathoz, de voltak köztük cementálók, szabadon fekvők, részben az üledékbe temetettek, vagy esetleg csapkodó teknővel mozgó csoportok is, azonban mindegyikük az epibentoszba tartozott.

A Brachiopoda osztály egyike azoknak a keveseknek, amelyek törzsfejlődése az alsókambriumtól máig szinte folyamatosan nyomon követhető. Az alsókambriumi brachiopodák kis méretűek voltak, túlnyomórészt szerves vázzal és zárszerkezet nélkül. Az ordovicium volt az első virágkoruk, amelyet a devonban és a permiben újabb felvirágzás követett. A perm/triász határon a brachiopodák nagy része kipusztult, igazi jelentőségüket azóta sem nyerték vissza. Jelenleg mindössze 70 nemzet-

ségük él, míg a kihalt nemzetségek száma meghaladja az 1600-at. Bizonyos értelemben a brachiopodák voltak a paleozoikum "kagylói". Virágkoruk idején a hasonló életmódot folytató kagylók teljesen alárendelt szerepet játszottak az egykori bentosz élővilágában. Amikor a brachiopodák száma megfogyatkozott, akkor következett be a kagylók fellendülése.

A brachiopodák hanyatlásának okát viszonylag szűk alkalmazkodási képességeikben kell keresnünk. A brachiopodák nem tudták meghódítani sem az inbentoszt, sem pedig az édesvízi környezetet, helyhez kötött életmódjukkal és viszonylag vékonyabb teknőikkel az epifaunában kevesebb lehetőségük nyílt a védekezésre, mint a kagylóknak vagy a csigáknak. Ezért olyan alárendelték a mai faunákban és ezért fokozott a jelentőségük a paleozoós bentosz-közösségek tanulmányozásakor.

A pörgekarúak földtani szempontból mint kőzetalkotók, környezetjelzők és korjelzők egyaránt jelentősek. A brachiopodák csaknem minden üledékes kőzetben előfordulhatnak. Különösen gyakoriak a mészkövekben, márgás, agyagos vagy homokos kőzetekben. Egy-egy rétegben kőzetalkotó mennyiségben fordulhatnak elő, részint mert csoportokban élnek, részint mert a nyél elpusztulása után a vízáram egy helyre sodorhatja össze könnyű és gömbölyű alakjuk miatt gyakran jól guruló vázaikat. Ezért nemritkán lencseszerű brachiopodás rétegeket találunk a brachiopodamentes kőzetekbe iktatva. Éltek köztük zátonyépítők is.

Elenyészően kevés fajuktól eltekintve mind tengeriek, az epibentoszban éltek. A paleozoós csoportok közt sokkal több élt a sekélytengerben és a zátonyközösségekben, mint jelenleg. A vízmélységen kívül előfordulásukból következtethetünk az egykori sekélytenger vízmozgására, az aljzat milyenségére, a parttól való távolságra és mindenekelőtt az egykori sekélytengerek térbeli elrendeződésére. A lárvaállapot rövid időtartamát és a felnőtt állat helyhez kötött életmódját figyelembe véve nehéz elképzelni, hogy a Brachiopoda átszelhette volna az óceánt. A brachiopodák az adott selfen terjedhettek csak el. Az azonos vagy közelrokon Brachiopoda-faunák elterjedéséből következtethetünk az egykori kontinentális peremek, illetve az egykori epikontinentális, partközeli sávok kapcsolatára. A brachiopodák paleobio-geográfiai jelentősége ezért felbecsülhetetlen.

A pörgekarúak, különösen az ordovíciumban, a devonban és a permben, kitűnő korjelzők. Az egyes brachiopoda-társulások a mezozoós rétegek párhuzamosítására is alkalmasak, bár figyelembe kell venni a határozás során a gyakori alak hasonlóság veszélyét. Mint láttuk, a mezozoikum legjobb korjelzői az ammoniteszek. Az ammoniteszek gyakran más élethelyen éltek mint a brachiopodák, és így egyes Brachiopoda-faunák pontosabb kormeghatározása nehézségekbe ütközhet. Részletes vizsgálatok szerint a brachiopodák "rosszabb" korjelzők, mint az ammoniteszek. Egy-egy

jellegzetes Brachiopoda-faj 2-3 ammoniteszzónán húzódhat át. A brachiopodák fajöltője tehát hosszabb, evolúciós tempójuk lassúbb volt, mint az ammoniteszeké. Az a pár millió évnnyi időegység, amelyben a jellemző brachiopodafaj élt, földtani, gyakorlati szempontból azonban még mindig elég rövid ahhoz, hogy a brachiopodák alapján rétegpárhuzamosítást végezzünk azokon a területeken, amelyeken az ammoniteszek hiányoznak.

A brachiopodákat két alosztályba oszthatjuk: **Inarticulata**, **Articulata**. Az ősieknak (Inarticulata) még nincsenek fogaik, a váz gyakran szerves anyagú, a nyelv a két teknő között léphet ki, és a maiaknak van végbélnyílásuk. A zárszerkezet nélküli brachiopodák közé tartozik a *Lingula*, amely megnyúlt, nyelv alakú, enyhén domború, egyforma teknőiről kapta a nevét. A *Lingula* hosszú, izmos nyelvével a finomszemcsés homokba fúrja be magát. Egyes fajai elviselik a csökkentsósvízi környezeti feltételeket is. A *Lingula* az ordoviciumtól kezdve él. A részletes vizsgálatok szerint az eltelt 450 millió év alatt semmit sem változott az alaki felépítése, a sekélytengeri, árapályöv alatti sávra szorítókozó élethelye és a sajátos, inbentoszéletmódja. Egyike tehát az állatvilág legkitartóbb "élő kövületeinek". További genusok a *Lingulella* (karbon), *Acrotreta* (kambrium), *Obolus* (ordovicium).

A brachiopodák másik alosztályára (Articulata) jellemző a fogazott zárszerkezet, a teknők elmeszesedése, a hasi teknőből kilépő nyelv, és a maiaknál a vakon végződő bélcsatorna. A zárszerkezetes brachiopodák egyik, nagyon módosult, kihalt nemzetsége a *Richthofenia*. Ez inkább hasonlít a magános korallokra vagy a kagylók közül a *Hippurites*-re, mint a többi Brachiopoda-fajra. A hasi teknő kúp alakú, búbja ránőtt az aljzatra. Emellett a biztosabb lehorgonyzást hosszú, gyökérszerű tüskék segítették elő. A növekedés során az állat harántlemezekkel zárta le a kúp alsó, elhagyott részét. A háti teknő kicsiny, fedőszerű operkulum volt, amely mélyen behúzódott a hasi teknőbe. A hasi teknő belső szegélyén, a háti teknő fölött sűrű tüskesor hálószerű rácsot alkotott, ami szűrésre és védekezésre szolgálhatott. A *Richthofenia* sajátos alakja összefüggésben volt zátonyépítő életmódjával. Mint zátonyépítő, erősen mozgatott tengervízben élt, és kizárólag a permidőszakra korlátozódott. A mezozoós brachiopodák között gyakoriak voltak a *Rhynchonella*-félék. A *Rhynchonella* teknője háromszögletű, kicsiny búbbal, háromszögletű, lemezekkel leszűkített nyélkilépési hellyel, rövid kartámasztó vázzal, erős, éles bordákkal, a háti teknő irányában feldomboruló mellső peremmel, pontozatlan héjszerkezettel. További Rhynchonellida genusok a *Rudirhynchia* és a *Tettrrhynchia* (liász). A Spiriferinak közül megemlítendő az *Orthis* (ordovicium), *Spirifer* (devon) és a *Pentamerus* (devon).

Tüskésbőrűek

A tüskésbőrűek (**Echinodermata**) törzse az újszájúak (Deuterostomia) közé tartozik, amelyeknél az eredeti ősszájjal ellentétes irányban alakul ki az egyedfejlődés során az új száj. A tüskésbőrűekre általában jellemző:

- a vízédényrendszer
- a kalcitlemezekből álló, belső váz
- az ötsugaras szimmetria
- a tengeri, bentosz életmód.

A vízédényrendszer (ambulakrális rendszer) a testüreg egyik elkülönült részéből (hidrocöl) fejlődik ki. A víz egy szitaszerű szűrőlemez (madreporit) likacsain keresztül jut be a vízédényrendszerbe. A beszívott víz a "kőcsatornán" keresztül jut a gyűrű alakú körscatornába, és onnan az öt sugárirányú sugárcatornába. A sugárcatornák tapogatószerű kiöblösödései kinyúlnak a váz felületére. Ezek az ambulakrális lábak, amelyek tapadókorongban végződhetnek, és izmokkal működtetett szivattyúhólyagok segítségével kinyújthatók vagy összehúzhatók. A vízédényrendszernek az állat légzésében, táplálkozásában és helyváltoztatásában van szerepe. A legtöbb tüskésbőrű esetében a sugárcatornák és az ambulakrális lábak a váz meghatározott lemezeivel érintkeznek. Az ambulakrális lábak nem fosszilizálódnak, az egykori vázon azonban fennmaradnak az ambulakrális lábak kilépését lehetővé tevő nyílások (pórusok), és magában a váz lemezeiben az eredeti csatornarendszer kőbélkitöltései. Ennek alapján rekonstruálható a vízédényrendszer.

A tüskésbőrűek váza belső váz, amely a mezodermből keletkezik. A váz lemezekből áll, minden egyes lemez egyetlen kalcitkristály. A fosszilis tüskésbőrű-maradványok könnyen felismerhetők a kalcitkristályok romboéderes hasadása alapján. Minden egyes lemez a növekedés során kalcitűk összeolvadásából válik egységes kristállyá. A lemezek mozgathatóan vagy szilárdan kapcsolódhatnak egymáshoz, kivételesen a bőrben szétszórt, mikroszkopikus kicsinységű vázelemekre redukálódhatnak.

Az ötsugaras szimmetria nem jellemzi a törzs valamennyi csoportját. Maga a lárva kétoldali részarányos, csak a metamorfózis során alakul ki a sohasem tökéletes ötsugaras szimmetria. Az ősi, kihalt tüskésbőrűeknél az ötsugaras szimmetria részben vagy teljesen hiányozhat. A fiatalabbaknál előfordulhat, hogy az eredeti ötsugaras szimmetriát a törzsfejlődés során felváltja a kétoldali részarányosság.

A tüskésbőrűek mind tengeriek, kevés kivételtől eltekintve a bentoszban élnek. Egyaránt talá-

lunk köztük rögzülteket és a tengerfenéken vagy az iszapban mozgó alakokat. Annak ellenére, hogy a tüskésbőrűek közel állnak a legfejlettebb gerinchúrosokhoz (Chordata), nagyon hosszú földtörténeti múltjuk van. Valószínű, hogy őseik már a prekambriumban is éltek. Erre utal néhány, az Ediacara-faunából előkerült lelet, amely igaz, hogy még váz nélküli. Feltűnő, és evolúciós szempontból nagyon figyelemreméltó az a tény, hogy a kambriumban számos, egymástól messzemenően eltérő csoportjuk élt, anélkül, hogy ezeket a gyakori leletek közé sorolhatnánk. Jóllehet, kevés osztályuk ma is jelentős, kétségtelen, hogy a messzi földtörténeti múltban volt az igazi szétkülönülésük, differenciálódásuk időszaka. Lehetséges, hogy robbanásszerűen fejlődtek a kambrium hajnalán, vagy még inkább a prekambriumban. Valamennyi osztályuk (13) már az ópaleozoikumban megjelent, és ezeknek több mint 50%-a (7 osztály) a devonban kihalt! Ezután már alacsonyabb rendszertani fokon fejlődtek tovább, inkább az alkalmazkodás irányában, mintsem új fejlődési szint kialakításával.

A tüskésbőrűek kihalt nagyobb csoportjai inkább őslénytani, mintsem földtani szempontból jelentősek, a gerinctelenek között ugyanis a tüskésbőrűek váza a legösszetettebb. Egy egyed váza 2 millió elemből állhat! A váz legtöbb bélyege szoros kapcsolatban van a lágytesttel, ami megkönnyíti az alak hasonlóságok felismerését, megalapozottabbá teszi az egyes osztályok rendszerét. A vázon megfigyelt változások alapján, a rétegtani helyzet figyelembevételével, kijelölhetjük az egyes csoportok evolúciójának irányait, és az egyes fajokat korjelzésre is felhasználhatjuk. Sok tüskésbőrű váza szétesik az elhalás után és a vízmozgás hatására összerosódik. Közöttük is akadnak tehát kőzetalkotók. Az adott keretek figyelembevételével részletesebben csak ezekkel a csoportokkal foglalkozunk.

A tüskésbőrűek törzsét négy altörzsre oszthatjuk. Az egyik kihalt altörzsbe (Homalozoa) hát-hasi irányban lapított testű, rövid nyelvű alakok tartoztak, amelyeknél az ötsugaras szimmetria teljesen hiányzott, és szoros rokonságban állhattak a legősibb gerinchúrosokkal. A másik altörzsre (Crinozoa) a helyhez kötött életmód jellemző, fölfelé irányuló szájnyílással. A harmadik altörzsnél (Asterozoa) a szájnyílás a talaj felé irányul, az állat karjaival képes változtatni a helyét. Ide tartoznak a tengeri csillagok és a tengeri kígyókarúak. A negyedik altörzs (Echinozoa) gömbölyű, mozgó tüskésbőrűeket foglal magába : a tengeri sünöket és a tengeri uborkákat.

Tengeri Liliomok

A tengeri liliomok (**Crinoidea**) alkotják a Crinozoa altörzs egyetlen jelenleg is élő osztályát. Virágokra emlékeztető alakjukról kapták a nevüket. Általában jellemző rájuk:

- a két vagy három lemezsorból álló kehely
- a mozgatható, lemezekből álló karok

- a mozgatható, lemezekből álló nyél

A kehely (téka, kálix) két részből áll, alsó, dorzális tokból (patina) és a felső fedőlemezből (tegmen). A dorzális tok henger, kúp vagy félgömb alakú domború, lapos, esetleg bemélyülő alsó résszel. A dorzális tokot mozdulatlanul egymáshoz illeszkedő vízszintes lemezsorok építik fel. Radiáliáknak nevezzük a felső lemezeket, ez alatt és között helyezkednek el ugyancsak gyűrűszerűen a bazáliák. Csaknem mindig 5 a radiáliák és a bazáliák száma. A két lemezsorból álló dorzális tokot monociklikusnak nevezzük. A diciklikus dorzális toknál a bazáliák alatt és között harmadik lemezsor van. Ezek a lemezek az infrabazáliák. Az infrabazáliák alatt esetleg egy nagyobb lemez van (centrodorzále), amely lezárhatja alulról a kelyhet. A tegmen közepén van a szájnnyílás, innen indul a karok felé az öt ambulakrális csatorna, itt helyezkedik el, két ambulakrális csatorna között, interradiálisan a végbélnyílás. A tengeri liliomoknál a szájnnyílás és a végbélnyílás tehát fölfelé irányul. A tegmen lapos vagy domború, a végbélnyílás vagy a tegmen síkjában van, vagy ormányszerű esőben (proboszcisz) folytatódik, amely túlnyúlhat a karokon. A tegmen lehet bőrszerű, ilyenkor természetesen nem fosszilizálódik, az ősi alakoknál azonban elmeszesedett, és számos, szabálytalanul rendezett apró lemezekből állt.

A dorzális tok széléhez illeszkedő karok (brachia) körülveszik a tegment. A karok a radiáliák fölött, azok folytatásában vannak. A karok vagy nem ágaznak el, vagy elágazók, és ez esetben számuk elérheti a 200-at. A karok a dorzális tokhoz hasonlóan lemezekből állnak. A karízek (brachiália) általában mozgathatóan ízesülnek egymáshoz, de az ősi alakoknál a kar alsó ízei mozdulatlanul hozzáépülhetnek a dorzális tokhoz. A karízek egy vagy két sorban ízesülhetnek egymáshoz, és rövid, ízektől összetett függelékeket (pinnula) viselhetnek. A karok és a pinnulák a táplálékszerzésben játszanak szerepet.

A nyél (kolumna) a kehely alsó részéhez illeszkedik. Hosszú és keskeny, egyes kihalt tengeri liliomoknál elérhette a 20 m-t is! A nyél mozgathatóan egymásra illeszkedő nyélízekből (kolumnália) áll. A mészkorongok belül lyukasak. A központi üreg, és maga a nyél, keresztmetszetben kör alakú, ötszögletű vagy csillag alakú. A nyélízeket ligamentumszerű fonadék tartotta össze és izmok mozgatták. Az elhalás után általában a karízek és a nyélízek szétesnek. A nyél gyökérszerűen elágazhat (rádix) vagy cementáló talpkorongban végződik. Sokszor a nyélen kapaszkodókacsok (cirrusz) vannak.

A tengeri liliomok váltivarúak, de a vázon az ivari kétalakúságnak nincs nyoma. Az ivarmirigyek a karok függelékeiben keletkeznek. Itt fejlődik ki a lárva, amely rövid ideig tartó lebegés után megtelepszik az aljzaton, parányi tengeri liliom alakjában. A fiatalok rögzített életmódját a felnőtt

állapotban felválthatja az úszó vagy tengerfenéken mászó életmód.

A mai tengeri liliomok apró lebegő szervezetekkel táplálkoznak: kovamoszatokkal, foraminiferákkal, radioláriákkal, rákok lárváival stb. A táplálékot a karok függelékeivel szűrik ki a tenger vízből, és a függelékek mérgező anyagával bontják meg apró áldozataikat. A karokon végighúzó ambulakrális csatornák mentén jut a táplálék a szájnyíláshoz. A szabadon mozgó tengeri liliomok karjaikkal gyűjtik össze a szerves törmelékanyagot.

Mivel a lárvák a szülők közelében települnek meg, a tengeri liliomok általában sűrűn egymás mellett élnek. Ilyen értelemben szokás "krinoidea-erdőkről" beszélni. Az egykori krinoidea-erdők "koronaszintje" akár 20 m magasan is lehetett a tengerfenéktől!

A mai tengeri liliomok a sekély, meleg, tiszta, nyugodt vizű, oxigénben gazdag tengerrészeket kedvelik, elsősorban a korallzátonyok lagúnáit. Egyesek megtalálhatók a mélytengeri árkokban (9700 m mélységben) is. Többségük a sziklás, egyenetlen aljzaton él, ahol könnyebben megtapadhat a kapaszkodókacsokkal. A cementálók kemény felszínen élnek, de elágazó gyökerükkel meg tudnak tapadni a lágy iszapban is. A kihalt krinoideák között találunk uszadékfára tapadt, pszeudop-lanktoni életmódot folytató (Holzmaden, alsójura) és pelágikus, lebegő-úszó alakokat (Solnhofen, felsőjura).

A kambriumi Burgess-palából újabban leírt krinoidea-leletek pontos rendszertani helye bizonytalan. Első biztos képviselőiket az ordovíciumból ismerjük. A legidősebbeknek monociklikus kelyhük volt, négy radiáliával és négy karral. A szilurban a tengeri liliomok gyakoribbá váltak, a karbonban érték el virágkorukat. A perm/triász határon rohamosan megfogyatkozott a számuk, és négy alosztályuk közül három kihalt. A mezozoikumban gyakoribbak lettek, anélkül, hogy régi jelentőségüket visszanyerték volna. A krinoideák törzsfajlódása a szabályos ötsugaras szimmetria elnyerésére irányult, el nem meszesedő kehelyfedővel és a radiáliákhoz mozgathatóan ízesülő karral.

Krinoidea bioapatit a paleozoós és mezozoós üledékes kőzetsorokban gyakori. A krinoideás mészkövek vastagságából és nagy vízszintes elterjedéséből ítélve az egykori "krinoidea-erdőben" ezer billió számra élhettek tengeri liliomok. A krinoideás mészkövek egyértelműen tengeri környezetre utalnak, elsősorban sekélytengerre, zátony vagy más, erősebb vízmozgással jellemzett terület közelségére, ahol a váz felmorzsolódott. A krinoideák ott éltek, ahol megmaradt a gyökerük vagy a cementáló talpkorongjuk. Előfordulhat, hogy az elhalt állat az elhalás után összefüggően megmarad. Ez esetben a vízmozgás nagyon jelentéktelen lehetett, az üledékképződés viszont gyorsan ment végbe. Gyakoribb az az eset, amikor a nyugodt vizű élethelyen élő állatok vázát az erősebb

viharoktól felkorbácsolt tenger elsodorja a tenger alatti hátságokra, a súlyosabb kelyhek pedig az eredeti élethely közelében, a lejtő alján maradnak. A vízmozgás hatására a nyél- és karízék szétesnek, kémiai illetve fizikai változáson mennek át. A vázból kioldódik a szerves anyag, és nehezebb anyagokkal (agyag, mészszip, vaskiválás) helyettesíthető. Ezzel egy időben az egymáshoz ütődő vázelemek koptatódnak. A feldolgozott krinoidea-törmelék nyugodtabb vizű medencérszekben vagy sziklahasadékokban halmozódik fel, de az eredeti élethelytől mindenképpen eltérő környezetben. A gyökér-, kehely- és nyélmaradványok lerakódási helyéből és megtartási állapotából következtethetünk az egykori tenger



Eucalyptocrinites tengeri liliom egy csigaházzal (szilur)

alatti térszíni viszonyokra és a vízmozgás fokára. A krinoideás mészkőben sok esetben megfigyelhető a keresztretegzettség, vagy magának a krinoideás közbetelepülésnek lencse-, illetve dűneszerű alakja, ami egyértelműen utal az egykori szállítódásra és a vízmozgásra.

A paleozoós krinoideák között találunk korjelzőket. A tengeri liliomokat a kehely táblasorainak száma, a kehelyfedő felépítése, a karok tábláinak elrendeződése stb. alapján rendszerezük. 5300 fajuk közül jelenleg 540 él. A mezozoós krinoideák közül a leggyakoribb a *Pentacrinus* nemzetiség volt. Nevét ötszögletes nyeléről kapta. A nyéltagok ízesülési felületén ót, szíromszerű bemélyülés van, rovátkolt peremmel. A nyélen gyakoriak a kapaszkodókacsok, amelyek helyettesítették a gyökeret. A *Pentacrinus* gyakran tapadt uszadékfára, és amikor a törzs a megterheléstől lesüllyedt, a mozdulatlan vizű, elzárt medencérszekben (Holzmaden, alsójura) a váz nem esett szét, hanem teljes épségben maradt meg. Ezeket a leleteket nézve, érthető, hogy a krinoideákat először megkövesült növényeknek hitték. Jellemző generaik: *Ctenocrinus* (devon), *Cupressocrinus* (devon), *Encrinus* (triász).

Tengeri sünök

A tengeri sünök (**Echinoidea**) az Echinozoa altörzsbe tartoznak. Ebben az altörzsben nincsen nyél és nincsenek karok. A tengeri sünökre általában jellemző:

- a gömbszerű, szív vagy korong alakú test
- a mozgatható tüskék
- a szilárdan összenőtt táblasorokból álló váz
- az alsó szájnnyílás

A tengeri sünök a belső vázat kívülről burkoló tüskékről kapták nevüket. A tengeri sünök általában kicsinyek. Átmérőjük néhány mm és 20 cm között változik. Maguk a tüskék nagyon változatos alakúak és szerkezetűek. Lehetnek hosszúak, lándzsaszerűek, vagy rövidek és bunkó alakúak. Mindig izmokkal mozgathatóan kapcsolódnak az összenőtt lemezekből álló vázhoz, ezért általában lehullanak a vázról az állat elhalta után. A fosszilis tengeri sünökön csak kivételes esetben marad meg a tüskék, helyük azonban szemölcszerű kiemelkedés alakjában megőrződik. A tengeri sünöknek legtöbbször a függőleges irányban rendezett táblasorokból álló vázuk (korona) marad meg, amely az ötsugaras szimmetriának megfelelően öt ambulakrális és öt interambulakrális mezőre oszlik.

Az ambulakrális mező tábláin kis likacsok vannak. Ezen keresztül érintkezik az ambulakrális láb a külvilággal. Az öt ambulakrális mező alatt az állat belsejében öt sugárcsatorna húzódik. Az interambulakrális táblákon nincsenek likacsok, ezek a sugárcsatornák közti mezőkben keletkeznek. A táblák, eltekintve egyes ősi csoportoktól, mozaikszerűen, mozdíthatatlanul kapcsolódnak egymáshoz. Az egyes mezőkben a táblák alakja általában ötszögletes, a táblák váltakozva kapcsolódnak egymáshoz. Leggyakrabban két-két táblasor van egy-egy mezőben, az összes táblasorok száma tehát 20 (váltakozva 5 x 2 ambulakrális és 5 x 2 interambulakrális táblasor). Egyetlen, kihalt csoportnak volt mindössze 15 függőleges táblasora és több, ugyancsak kihalt csoportnál a táblasorok száma jóval meghaladta a húszat.

A gömbölyű alakoknál a korona középső, egyenlítői részén (ámbitus) természetesen nagyobbak a táblák, mint a felső vagy az alsó részen. Az ősi alakoknál az ambulakrális táblák kisebbek, mint az interambulakrális táblák, tüskézetlenek, viszont végighaladnak az egész koronán. A fejlettebbeknél az ambulakrális táblákon is vannak tüskék, sok esetben azonban az ambulakrális mező csak a korona felső oldalára szorítkozik, ahol a likacspárok szírom alakban (petalódium) helyezkednek el. A likacspárokat keskeny csatornák kötik össze. A felső csúcstól távolodva a szirmok kiszélesülnek és a perem irányában közelednek egymáshoz. A szirmok árokszerűen bemélyülhetnek a koronába.

A koronán nagyon keskeny sávok húzódnak (faszcióla), amelyet igen apró tüskék borítanak. Az állat felső részén (ápex) vannak a koronától független csúcsi (apikális) táblák. Ezek egy részén nagy ivarnyílásokat vagy kicsiny, fényérzékelést szolgáló "szemnyílásokat" találunk. Az egyik ivarnyílásos tábla a kőcsatornába vezető madreporit.

Az ősi alakoknál felül van a végbélnyílás. A végbélnyílás környéke (periprokt) általában hártyaszerű, de állhat elmeszesedő lemezekből is. A fejlettebbeknél a végbélnyílás a csúcstól az oldalsó peremre tolódik, és mindig interambulakrális helyzetű.

A szájníylás mindig alul van, a tengerfenék felé irányul. Többnyire középen van vagy kissé eltolódik a mellső perem felé. A szájníylás és korona közti részt (perisztóma) vagy hártya borítja, vagy apró lemezek. A szájadékperem kör alakú ép, vagy bemetszett. A tengeri sünök egy részének öt, háromszögletű lemezből összetett erős rágószerve van, az "Arisztotelész lámpása". Kívülről a rágónak csak a csúcsait látjuk, a rágó az állat elhalta után többnyire kiesik a koronából. A "lámpás" az állatvilág legbonyolultabb rágókészüléke. Az iszaplakó tengeri sünöknek nincsen Arisztotelész lámpásuk, a szájadékuk lapátszerűen kiöblösül.

A tengeri sünök váltivarúak, az ivari elkülönülésnek azonban nincs külső nyoma. A legtöbb lárva több hétig tartó lebegés után választ magának átalakuláshoz alkalmas helyet a tengerfenéken. Azok a tengeri sünök, amelyeknek rágójuk van, növényekkel vagy apró állatokkal táplálkoznak, amelyeket a tengerfenéken gyűjtenek össze. Az iszaplakók az üledékben levő szerves anyagokkal táplálkoznak, egyszerűen úgy, hogy keresztülpréselik a bélcsatornán a törmeléket, vagy a szájníylás körüli apró ambulakrális lábakkal gyűjtik össze a szerves anyagot.

A lárvaállapottól eltekintve a tengeri sünök mind a bentoszba tartoznak. Általában mozgó életmódot folytatnak, lassan másznak a tengerfenéken, vagy különböző mélységbe ássák be magukat az iszapba. Kivételesen vannak köztük olyanok is, amelyek üreget vájnak a sziklába, gyakran úgy, hogy többé nem tudják elhagyni lakásukat, csak kis nyíláson érintkeznek a külvilággal. Ezek, bár mozgásszerveiket nem veszítették el, lényegében a szesszilis bentoszba tartoznak. Sok tengeri sün az árapályövben vagy a sekélytengerekben él, csak kevés nemzetségük hatolt le az abisszikus mélységekbe.

Az első tengeri sünöket az ordovíciumból ismerjük. A paleozoós alakok egy részének lemezei háztetőcserép-szerűen illeszkedtek egymáshoz, és így a váz hajlítható volt. A végbélnyílás a szájníylással átellenes felső részen volt, fejletlenek voltak a tüskék és egyszerű volt a rágószerve. A paleozoikumban a tengeri sünök a ritka fossziliák közé tartoznak. 5000 fosszilis és 850 ma élő fajukat ismerjük, ezeknek mindössze 2,5%-a paleozoós. A paleozoikum végén az ősi típusú tengeri sünök

kihaltak, csak a nagy tüskéjű, szilárd vázú 20 táblasoros alakok mentek át a perm/triász határon. Ezek ma is élnek, de mellettük egyre jelentősebb szerephez jutottak azok az alakok, amelyek már nem a tengerfenéken, hanem a tenger iszapjában élnek. Az inbentosz meghódítása a jurától máig tartó folyamat eredménye. Az új élettér új alkalmazkodást kívánt meg, ami megváltoztatta az állat alakját. Az iszapban már nincsen szükség az erős védőtüskékre, ezért a tüskék kisebbek és sűrűbbek lesznek, serteszerűen borítják be az állat testét. Az iszapba húzódó állat körül a szükséges vízáramról a keskeny övekben csoportosuló csillók gondoskodnak. Az ambulakrális táblák megerősödnek, gyakran több lemez összeolvadásával megnőnek és szintén tüskéket viselnek. Ezzel egyrészt szilárdabb lesz a váz, másrészt az ambulakrális mezők kiszélesülése megkönnyíti a mozgást és a táplálkozást. Különösen fontos lépést jelent a fejlődésben a "szirmok" kialakulása. A felső részen levő ambulakrális lábak átalakulnak légzőszervvé, az alsó oldalon, a szájnyílást körülvevő kopolyuk, amelyek úgy sem juthatnának az iszapban elegendő vízhez, eltűnnek. Fokozott jelentősége van a "szirmok" besüllyedésének. A csatornarendszer elősegíti a vízáramlást, a "szirmok" peremén tevő tüskék pedig védik a légzőszerveket és a csatornában rejtkehelyre találó ivadékokat. A madreporit megnagyobbodik, a végbélnyílás kitör az ápexből. Ezzel az állat elkerüli azt a hátrányt, hogy a madreporiton beszívott vizet a végbélnyíláson át távozó anyag szennyezze. Amikor a végbélnyílás eljut az alsó peremig, a szájnyílás előretolódik, hogy mindig tiszta táplálékhoz juthasson. Mivel az állat az iszapban él, az erős rágó fölöslegessé válik és eltűnik. Az állat alakja is megváltozik. A tengerfenéken mászó alakok eredetileg kör alakúak. Az iszaplakók vagy lapos pajzsszerűekké válnak, vagy kétoldali részarányos, megnyúlt szív alakot öltenek. A lapos testtel könnyű elbújni az iszapban, és a rejtőzés mellett a hullámverés ellen is nagyobb a védelem, az áramvonalas alak pedig megkönnyíti az iszapban ásó mozgást. Mindez a tengeri sünök különböző törzsfajlódási ágán különböző sebességgel végbemenő folyamat, amelyet az egyes ágakon általában méretnövekedés kísér. Jelenleg a tengeri sünök virágkorukat élik. A mezozoikumból és a kainozoikumból 15 rendjük ismert, ezek közül mindössze egy halt ki.

Annak ellenére, hogy a korona lemezei szilárdan összenőttek, a tengeri sünök jelentéktelenek mint kőzetalkotók. A váz eredetileg nagyon könnyű és törékeny, általában az utólagos átalakulás során válik súlyossá. A fosszilis tengeri sünök elsősorban jó környezetjelzők. Mivel nagyon összetett külső vázuk van, és a bentoszélet változatos feltételeihez messzemenően alkalmazkodtak, értékes felvilágosítást nyújtanak az egykori üledék minőségéről, a vízmozgásról, az egykori táplálékviszonyokról stb. Az írókréta fáciesben különösen jelentősek.

Néhány példa: *Echinosphaerites* (ordovicium), *Melonechinus* (karbon), *Palaechinus* (karbon), *Ci-*

daris (jura), *Toxaster* (kréta), *Micraster* (kréta), *Conoplypeus* (eocén).

A hazai, miocén üledékekben gyakori nemzetség a *Clypeaster* és az *Echinolampas*. A *Clypeaster* lekerekített ötszög alakú, feldomboruló csúcsi résszel, bemélyülő "szirmokkal" és az alsó peremre áttolódott végbélnyílással. A vázat gyakran belső oszlopok erősítik meg. Az *Echinolampas* ovális alakú keskeny ambulakrális "szirmokkal" és peremi részen levő végbélnyílással.



Echinolampas

Serteállkapcsúak vagy nyílférgék

A serteállkapcsúak vagy nyílférgék (**Chaetognatha**) megnyúlt testű, szelvényezetlen újszájúak. Fejükön fogókampószerű serteállkapcsok vannak, amelyet a fejjel együtt csuklyaszerű bőrredő burkolhat be. Táplálkozásakor a csuklya hátrahúzódik, és a fogókampók szétnyílnak. A törzsön levő páros oldalúszónak nincs izma, hanem kutikulapálca merevíti ki. A páratlan farkúszó vízszintesen helyezkedik el.

A serteállkapcsúak tengeri szervezetek. Úszva-lebegve rajokban követik a táplálékukat, a planktont. Viszonylag kevés fajuk nagy egyedszámban él; a tenger élelemláncában fontosak. Feltételezhetően idesorolt maradványukat a kambriumi Burgess-palából írták le.

Tapogatószakállasok

A tapogatószakállasok (**Pogonophora**) rendkívül megnyúlt, fonálszerű szervezetek, szájníylás, bélcső, végbélnyílás és légzőszervek nélkül. A test elülső részén levő tapogatók végzik a gázcserét és a sejten kívüli emésztést. Testük leghátsó része szelvényezett. A szelvényekben is vannak cölomák. Vérük hemoglobint tartalmaz. Nagyon hosszú, csószerű vázat választanak el, amelynek anyaga protein és β -kitin. A tengerfenék iszapjában élnek, és különösen a mélytengeri árkok lakói. Jellegzetes, harántcsíkozott lakócsöveiket 1963 óta kambriumi rétegekből is ismerjük. Mindez nem tisztázta leszármazási kapcsolatukat. Testüket mindaddig három részre tagolhatónak hitték, amíg 1964-ben föl nem fedezték leghátsó, szelvényezett részüket. Ez a testrész a mélytengeri gyűjtéskor általában leszakadt az állatról. Mivel a szelvényezettség nem Deuterostomia bélyeg, kérdésessé vált a törzs újszájúakhoz tartozása. Növelte a besorolási nehézséget a bélcső hiánya, ami a hasi-háti tájolást is bizonytalanná teszi. Mindenesetre a tapogatószakállasok rávilágítanak a klasszikus tipológiai

rendszer alkalmazási nehézségeire az ősszájúak és az újszájúak elkülönítésénél.

Fél-gerinchúrosok

A fél-gerinchúrosok (**Hemichordata**) a tüskésbőrűek és a gerinchúrosok rokonságába tartoznak. Általános jellemzőik:

- gerinchúrszerű merevítő berendezés
- kopoltyúnyílások
- három részre tagolt test
- tengeri életmód.

A fél-gerinchúrosok a test elülső részén, a szájnyílás közelében levő rövid háti, gerinchúrhoz hasonló sejtfelépítésű képződményükről kapták nevüket. A garatból kivezető kopoltyúnyílások szintén a gerincesek rokonságára utalnak. A fél-gerinchúrosoknak egyetlen, őslénytani és földtani szempontból jelentős osztályuk van, a graptoliták.

Graptoliták



Bokorszerűen elágazó Graptolites

A graptoliták (*Graptolithina*) nevüket (= rajzolt kő) a fekete palákon ceruzavonásnak tűnő, ezüstösen fénylő vázokról kapták. Jellemzőik:

- mikroszkopikus egyedek
- kúp- vagy hengerszerű tokok
- elágazó vagy egyszerű telepek
- kitinváz

A graptoliták apró egyedeit zooidnak hívják, akárcsak a bryozoákét. A zooidok általában 1 mm-nél kisebb, kúp vagy henger alakú tokban (téka) laktak. Az egyedek telepekbe (rabdoszóma) csoportosulva éltek. A telep első egyede volt a szikula. A

szikula embrionális, csúcsi része volt a proszikula. A szikula felépítése eltért a többi zooid tokjától. A proszikulából nagyon vékony fonál (sztólon), vagy cső (néma) indult ki, amely összekötötte a szikulából bimbózás útján keletkezett egyedeket. Az új egyedek tokjai vagy egyformák voltak, vagy pedig háromféle alakúak. Ez utóbbi esetben feltehető, hogy a nagyobb tokokban éltek a nőstények, a kisebbben a hímek, a harmadik tokból pedig az új egyed bimbózott ki. A fonál, illetve a cső mentén egy, két vagy négy sorban helyezkedtek el egymás mellett a tokok. Maga a telep sokfelé ágazhatott, és az egyes ágakat harántkapcsok köthették össze. Sok esetben a telep csak kétfelé ágazott el, vagy egyetlen, egyenes vagy lazán spirális tengely mentén helyezkedtek el a tokok. Néha a telepek úszóhólyag köré csoportosultak.

A graptoliták szerves eredetű kitinváza kettős falú. A külső réteg lemezes felépítésű. A belső réteg nagyon jellegzetes. Váltakozva egymáshoz kapcsolódó félgyűrűkből áll, amelyek két, zezugos vonal mentén érintkeznek egymással. A belső réteg lágy és áttetsző. A fosszilizálódáskor a legtöbb graptolita váza összepréselődik.

A graptoliták részben ivarosán, részben ivartalanul szaporodtak. Feltehetően mikroszkopikus kicsinységű, lebegő szervezetekkel táplálkoztak, amelyeket csillós tapogatóikkal (lofofór) sodortak a szájnyíláshoz. A tékák a lágytestet kívülről védték.

Valamennyi graptolita a tengerben élt. Őseik helyhez kötött életmódot folytattak és tiszta vizű sekélytengerben éltek. Többségük azonban alkalmazkodott a lebegő életmódhoz, és vagy moszaterdőkhöz tapadva sodródtak, vagy az úszóhólyagok segítségével lebegtek a vízben. Így elhatolhattak a nyílt óceánokba is.

A graptoliták a kambriumban jelentek meg, és alsókarbonban pusztultak ki. Az ordovícium és a szilur volt a 200 millió évig tartó történetük fénykora. Az ősi alakok telepei bokorszerűen szétágaztak, a tokok alakja háromféle volt, szikulával rögzítődtek az aljzathoz. Ez a csoport volt a legkitartóbb. Túlélte azokat az ordovíciumra és szilurra jellemző csoportokat, amelyeknél az elágazások száma csökkent, szabályossá vált és a tokok egyformák lettek. A tokok eredetileg több sorban álltak, de a fejlődés során mindinkább uralkodó lett az a csoport, amelynél a tékák egy sorban, egymás után helyezkedtek el. Ezek az alsódevonban haltak ki.

A graptoliták minden tengerben, világszerte elterjedtek, így hazánkban is. Általában a sötét színű, finomszemcsés "graptolitás palákra" jellemzők, de az újabb vizsgálatok szerint előfordulnak tűzkőben, mészkőben, dolomitban, tufitban, márgában, sőt durvaszemcsés törmelékes kőzetekben is.

A lebegő életmódot folytatók természetesen kevésbé alkalmasak az egykori környezet rekonstruálására. A különböző tengerekben azonban más-más graptolita-fajok éltek, és a faunapro-

vinciák kijelölésével következtethetünk az ordovíciumi és szilur tengeri képződmények eredeti ősföldrajzi kapcsolataira. Legfontosabb a korjelző szerepük. A graptoliták nagy földrajzi elterjedése gyors törzsfajlódással párosult. Virágkoruk idején ugyanolyan fontos felvilágosítást nyújtanak a graptolitás rétegek koráról, mint a kambriumban a trilobiták vagy a mezozoikumban az ammoniteszek.

Az ordovíciumot 22, a szilurt 29, a legalsó-devont 4 zónára osztják. Egy-egy zóna átlagos élettartama több, mint másfél millió évnél felel meg. Földtani szempontból ez kis idő, különösen ha figyelembe vesszük azt a tényt, hogy az egyes faunaprovinciákon belül 3-4 szubzóna elkülönítésével tovább pontosítható a beosztás.

A graptoliták rendszertani helye mindaddig bizonytalan volt, amíg préselt kétdimenziós formában voltak ismertek. Háromdimenziós vázuk kipreparálása után vált egyértelművé rokonságuk a fél-gerinchúrosokkal.

Példák: *Diplograptus* (ordovícium), *Phyllograptus* (kambrium), *Dictyonema* (kambrium), *Monograptus* (szilur), *Rastrites* (szilur).

Gerinchúrosok (Chordata)

Jellemzés:

- a háti oldalon rugalmas gerinchúr helyezkedik el
- háti idegcső jelenléte, amelynek az elülső részén kialakulhat az agy
- kopolyúbél jelen van
- az idegcső és a bélcső között kapcsolat van
- az ősszájnyílással ellentétes oldalon kifejlődik az újszáj (deuterostomia)

Zsákállatok (Tunicata)

Testüket ektodermális eredetű rugalmas burok (tunika) borítja, amely cellulóz tartalmú. A lárva szabadon úszik: kezdetleges agya, szeme és a farki részén gerinchúrja van (innen származik a farokgerinchúros elnevezés). Kifejlett korukban az aljzathoz rögzített életmódot folytatnak, érzékszerveik és idegrendszerük visszafejlődik. Szájnyílásuk kiöblösödik és a kopolyúbélbe nyílik, amelynek falát több ezer apró nyílás töri át. Ennek segítségével szűrnek ki a tengervízben lebegő mikroszkopikus méretű szervezeteket. Az átszűrt víz tágas kivezető nyíláson (kloákán) át hagyja el

a testüreget. Szívük a hasoldalon helyezkedik el, kikülönült kiválasztó szerveik nincsenek. Himnősek, de ivartalanul (bimbózással) is szaporodnak. A ma élő zsákállatoknak nincs szilárd váza.

A legidősebb zsákállat maradványokat felsőkambriumi rétegekből írták le. Ezek apró, 1-3 mm átmérőjű foszfát vázú telepeket alkottak, amelyek közepén egy vagy több központi egyed helyezkedett el. Az egyes egyedek kamráit járulékos válaszfalak tagolták, kívül tüskeszerű képződményekkel. Ez utóbbiak kalciumsó tartalmúak, méretük néhány tíz mikrontól – száz mikronig változhat, alakjuk pedig fajra jellemző. A *Micrascidites* nemzetség Franciaország eocénjéből, míg a *Permosoma* Szicília permkori rétegeiből ismeretes.

Conodontochoadata

Valamennyi képviselőjük kihalt és kizárólag tengeri üledékekből ismeretesek. Testük nem tartalmaz fosszilizálódásra alkalmas vázrészeket, leszámítva a fogszerű konodontákat. Így a legutóbbi időkig csupán ezek alapján voltak ismeretesek (pl. Idiognathodus, Ozarkodina, Hindeodella). Ez azonban rendkívül megnehezítette rendszertani besorolásukat (egyesek algáknak, úrbelűeknek, puhatestűeknek, tapogatókoszorúsoknak, gerinchúrosoknak, páncélos halaknak, stb. gondolták). A konodonták rendkívül apró képletek (0,2 – 6 mm), amelyek alakjuk szerint lehetnek foglemezek, egyedül álló fogak, vagy fogsorok. A kambriummal kezdődően a triászig (kb. 570-245 millió év között) fontos rétegtani jelentőséget tulajdonítanak nekik. Különösen tömegesek voltak a ordoviciumi, devoni és karbon-kori üledékekben. Savas kezeléssel könnyen kiszabadíthatók a bezáró kőzetekből, sőt át is halmozódhatnak fiatalabb üledékekbe (erre a töredezettségük, illetve a kopásnyomok alapján lehet következtetni). Gerincesekkel való rokonságuk mellet szól, hogy a konodonták anyaga a mészapatit (kálcium-foszfát), amely több rétegű és a növekedés során az újabb réteg kívülről rakodott rá a fog korábbi felületére. Mivel a fogképleteken rendszerint kopásnyomok nincsenek, így feltételezhető hogy ezeknek csak közvetett szerepe lehetett a táplálékszerzésben.

Több sikertelen bejelentés után 1982-ben Briggsnek és munkatársainak sikerült találni és rekonstruálni egy konodonta állatot. A *Clydagnathus* mintegy 40 mm hosszú, féregszerű, konodonta készülékkel ellátott állat volt. Ez utóbbi a fej tájékán helyezkedett el és két egymásba illeszkedő részből állt. Törzstájéka szelvényezett volt hasonlóan a fejgerinchúrosokhoz és a gerincesekhez. Fenti jellegeik miatt a Conodontachordata-kat egyes szerzők egyenesen gerinceseknek tartják.

Fejgerinchúrosok (Cephalochordata, Acrania)

A koponyátlanok gerinchúrja az egész egyedfejlődés során megmarad. A gerinchúr tagolatlan rugalmas pálca, amelyet kívülről többretegű burok vesz körül. Központi idegrendszerük a gerinchúr felett húzódó idegcső, amely elülső részén agyhólyagocskává duzzad. Testük hosszizomzata szelvényezett (metamer). Az ideg-, kiválasztó- és ivarszervek is szelvényekre tagolódnak. Sem páros végtagjaik, sem porcos vagy csontos vázuk sincs. Nincs kikülönült izmos szívük, de véredényrendszerük majdnem teljesen zárt, helyenként összehúzódásra képes lüktető véredényekkel. A légzés a kopolytúbél oldalrészeivel történik, ahol mintegy 200 kopolytúrész van. A táplálékfelvétel úgy történik, hogy a szájnyílás körüli csillók segítségével az állat vízáramot kelt, amellyel algákat, ostorosokat, szerves törmeléket tartalmazó tengervizet szűr át.

A csoport ma is élő tipikus képviselője a lándzsahal (*Branchiostoma lanceolatum*), amely sekély vízben a tengerparti homokba ássa magát (pl. a Fekete tengerben is). Váltivarúak anélkül, hogy külső ivari jellegeik lennének. A csoport átmenetet képez az ősgerinchúrosok és gerincesek között.

A gerinchúrosok származása

A gerinchúrosok legközelebbi rokonai a tüskésbőrűek (*Echinodermata*) és a Hemichordata-k mivel mindhárom törzs az újszájúak közé tartozik. Ugyanakkor a különböző szerzők között mind a mai napig nincs teljes egyetértés a Chordata-k származását illetően.

A leginkább elfogadott elmélet Walter Garstang nevéhez fűződik ("fiatal felnőtt elmélet"), aki felfigyelt a tengeri zsákállat (*Ascidia*) lárvája, a kifejlett lándzsahal és gerincesek közötti nagyfokú hasonlóságra. Az *Ascidia* lárva farokszerű nyulvánnyal rendelkezik, amelynek a mozgásban van elsősorban szerepe. Ennek segítségével a lárva aktívan úszhat mielőtt véglegesen letapadna az aljzatra. Garstang elmélete az úgynevezett pedomorfozis-ra alapoz, amely szerint a törzsfajlás során (kb. 540 millió éve) a zsákállat lárvájához hasonló állatka ivarszervei teljesen kifejlődtek anélkül, hogy a lárva teljesen átalakult volna (vagyis felnőtt korban is megmaradt a gerinchúr, az idegcső és a fark).

Egy másik elmélet, amely Jefferies (1986) nevéhez fűződik, a Calcichordata-kat jelöli meg a gerinchúrosok lehetséges őseinek. Ez a mintegy 60 fajt számláló asszimetrikus szervezeteket tömörítő csoport a középső kambrium és középső devon között élt (540-370 millió év). Felépítésükben egy kompakt elülső részt találunk, amelyet kalcit tartalmú lemezek borítanak. Ehhez kapcsolódik egy farkszerű nyulvány (ennek egyesek mozgató, esetleg táplálékszerző szerepet tulajdonítanak).

Jefferies elméletének sarkalatos pontja a dexiothetizmus, amely szerint a tüskésbőrűek és a gerinchúrosok felépítése azonosnak tekinthető a Hemichordata-al, ha azok a jobb-oldalukon fekvő helyzetükből felfele fordulnak. Az tény, hogy a tüskésbőrű lárva még kétoldalian szimmetrikus, mielőtt az átalakulás során a legtöbb jobboldali szerve elcsökevényesedne. Ugyanakkor a lándzsahal lárvája enyhén szólva "megismétli" dexiothetikus származását. Ez kezdetben asszimmetrikus, szája és a kopoltyúrések a baloldalon helyezkednek el. Átalakuláskor azonban a lárva majdnem teljesen szimmetrikussá válik, a száj a középvonalra vándorol és új kopoltyúrések jelennek meg. Jefferies szerint ez azt mutatja, hogy a gerincesek olyan dexiothetikus őseiktől származtak, amelyek kezdetben asszimmetrikus, jobboldalon fekvő állatok voltak. Ennek következtében a gerincesek kétoldali szimmetriája csupán másodlagos. Az őslénytani és embriológiai bizonyítékok ellenére ez az elmélet (főleg az értelmezési nehézségek miatt) nem örvend széleskörű népszerűségnek.

Vertebrata (Gerincesek)

Jellemzés:

- porcos és csontos belső váz
- hátoldali gerinchúr, illetve gerincoszlop
- hátoldali központi idegrendszer
- két részből álló koponya
- hasi oldali emésztőrendszer
- három részre tagolt test.

A gerinchúr entodermális eredetű és a gerincesek embriójában mint rugalmas merevítő pálcica a test hossz tengelyében a fejtől a farokig húzódik. A legtöbb gerinces csoportnál felnőtt korban a gerinchúr visszafejlődik, vagy teljesen felszívódik; helyét és szerepét a gerincoszlop veszi át. A központi idegrendszer az agyvelőből és a gerincvelőből tevődik össze. Az agyat az agykoponya (neurocranium) védi, míg a bélcsatorna bevezető nyílásánál az arckoponya (splanchnocranium) helyezkedik el. A fejen számos érzékszerv található. A nyaki rész csak a fejlettebb csoportokra jellemző, míg az alacsonyabbrendű gerinceseknél az ennek megfelelő részen találjuk a kopoltyúkat (ezek a bélcsővel kapcsolatosak). A törzsben találjuk a testüregeket. A fejlettebb csoportoknál kialakul a mellkas (szív, tüdő) és a hasüreg (emésztő-, kiválasztó és szaporító szervek). Az emésztőrendszer a törzs végén, a farok előtt végződik. Ennek a fő részei (száj, garat, nyelőcső, gyomor), akárcsak a fogak ektodermális eredetűek.

A gerincesek véredényrendszere zárt (szív, osztóerek, gyűjtőerek). A szív a hasi oldalon helyezkedik el, kezdetben egyszerű cső, míg a fejlettebbeknél többüregű (pitvarok, kamrák). Ritmikus összehúzódásai elősegítik a vérkeringést.

A gerinceseknek belső támasztóvázuk van, amely mezodermás eredetű porc- vagy csontszövetből épül fel. A porcszövet (kondron) rugalmas kötőszövet, amely nagy nyomásszilárdságú, de nem fosszilizálódik. Ezzel szemben a kalcium-foszfátot, illetve kis mennyiségben kalcium-karbonátot is tartalmazó csontszövet fosszilizálódhat. A csontok az eredeti porcos állomány helyettesítésével (pótcsonatok), vagy a rostos kötőszövet átalakulásával (bőrccsonatok) jönnek létre. A fogak alapanyaga a dentin, amely a csontokhoz hasonló összetételű és nagyon ellenálló (gyakran fosszilizálódik). A fog koronáját fogzománc, míg a nyaki részt és a gyökeret cement boríthatja. Az alacsonyabbrendű gerincesek testét pikkelyek borítják. A legősibb típus a plakoid pikkely, amely pulpát és cementet tartalmaz, kívülről pedig vastag zománcreteg borítja. A kozmoid pikkely dentinrétege részben visszafejlődött és kozminréteg kerül túlsúlyba. A ganoid pikkely kozminrétegét fénylő ganoin borítja. A cikloid pikkelyen koncentrikus körökben növekvő dentinrétegeket lehet megkülönböztetni. A ktenoid pikkely szabadon álló része fogazott. A cikloid és ktenoid pikkelyek tetőcserépszerűen fedik egymást, míg a ganoid pikkelyek mozaikszerűen illeszkednek egymáshoz.

Őslénytani szempontból a belső váznak van a legnagyobb jelentősége, mivel leggyakrabban ez fosszilizálódik. Ennek részei a tengely- vagy axialis váz (a fej váza és a gerincoszlop, amely részben vagy egészen helyettesíti a gerinchúrt) és az appendikularis váz (a függesztő övek, az úszók és a végtagok váza). Az agykoponya az agyat körülvevő csontképző szövetekből, míg az arckoponya az emésztő csatorna elülső részének csontképző szöveteiből alakul ki. A csigolyák a gerinchúr hüvelyéből, vagy az azt körülvevő kötőszöveti rostokból keletkeznek. A csigolyatestek rendszerint a gerinchúrnak megfelelő részből alakulnak ki. Ehhez a háti oldalon a gerincvelőt körül ölelő idegívszárak, míg a hasi oldalon a vérereket körülvevő vérívszárak kapcsolódnak. Az idegívszárak tövisnyúlványban végződnek. Ha a csigolyatest mindkét vége homorú, akkor amficöl csigolyáról beszélünk, ha csak hátul homorú, akkor a csigolya típusa hátulváj (opisztocöl), hogyha elől homorú, akkor a csigolya előlváj (procöl), ha a csigolyatest mindkét vége lapos akkor a csigolya platicöl típusú. Az ősi gerincesek minden csigolyájához bordák ízesülnek, míg a magasabb rendű gerinceken több tájékot különböztethetünk meg (nyaki-, háti-, ágyék-, kereszt- és farok tájék). A végtagok a páros úszókból alakultak ki. A páros úszók és a végtagok a függesztő övek (vállöv és medenceöv) segítségével kapcsolódnak a gerincoszlophoz. A vállöv csontjai a lapockacsont (szkapula), a hollócsőrccsont (korakoideum) és a kulcscsont (klavikula). A medenceöv csontjai: a csípőcsont (ilium),

az ülőcsont (iszkiium) és a szeméremcsont (pubisz). A szabad végtag proximálisan a sztilopod-al kapcsolódik a függesztőövhöz. A középső elemek alkotják a zeugopod-ot, míg a disztális részt autopod-nak nevezzük. A végtagcsontok száma a törzstől távolodva nő. Az elülső végtag csontjai a felkarcsont (humerusz), az alkarcsontok (orsócsont – rádus és singcsont – ulna), és a kéz csontjai (kéztő – karpusz, kézközép – metakarpusz, ujjpercek – digiti). A hátsó végtagon megkülönböztetjük a combcsontot (femur), a lábszárcsontokat (sípocsont – tibia, szárkapocs – fibula) és a lábcsontokat (láb- és tarsus, lábközép – metatarsus, és ujjpercek – digiti).

A gerincesek ivarosán szaporodnak és szabadon mozgó életmódot folytatnak. Táplálkozás-módjuk rendkívül változatos és a sokirányú alkalmazkodás eredményeként eljutottak a bioszféra legkülönbözőbb élőhelyeire is, az óceáni árkoktól a sivatagokig, vagy a legzordabb éghajlatú vidéke-
kig.

A gerincesek rendszere

A gerincesek altörzsébe több osztály tartozik: az Állkapocsnélküliek (Agnatha), a Porcos halak (Chondrichthyes), a páncélos halak (Placodermi), az akantodik (Acanthodii), a Csontos halak (Osteichthyes), a kétélűek (Amphibia), a hüllők (Reptilia), a madarak (Aves) és az emlősök (Mammalia).

Agnatha (Állkapocsnélküliek)

Az állkapocsnélküliek általános jellemzője, egész életük során megőrzik a gerinchúrt. Az állkapocs még nem alakult ki az első kopoltyú ívekből és a kopoltyúívek kívülről támasztják meg a kopoltyúkat (ezek száma általában 6-14).

A ma élő állkapocsnélküliek szája kör alakú (Cyclostomata). Egyetlen középső ornyílásuk van, ugyanakkor nincs páros úszójuk, sem fosszilizálódásra alkalmas szilárd vázuk. Két csoportjukat ismerjük a nyálkahalakat (Myxinoidea) és az ingolákat (Petromyzonoidea). Páros úszóik egyáltalán nincsenek, a páratlanok pedig a szimmetria síkban fekszenek. A nyálkahalakat tengeri élősködők: testük megnyúlt angolnászerű, orrüregük a garattal van kapcsolatban. Az ingolák tengerekben és édesvízekben egyaránt előfordulhatnak, ahol ragadozó életmódot folytatnak. Az ő testük is hengeres. Egyedfejlődésük során az agyalapi mirigy (hipofízis) a háti oldalra kerül és a szemek elé tolódik és kapcsolatba kerül az orrüreggel. Az orrüreg ugyanakkor nincs kapcsolatban a garattal. Hátúszójuk sokkal fejlettebb mint a nyálkahalaké. Fosszilis lenyomataikat a karbonból ismerjük.

Osteostraci (Oszteosztrakák)

Egységes fejpajzsuk volt dermális csontból, amelyet kívülről dentin burkolt. A belső váz porcszöveve elmeszesedett formában maradt meg. A koponya felépítése az ingolákéra emlékeztet. Hátsó irányban lapított testű, mintegy 30 cm hosszú állatok voltak. Az agyalapi mirigy ezeknél is a fejtetőn volt, a két egymáshoz közel fekvő szem között pedig mindig ott találjuk a pineális szervet, amely lényegében egy harmadik szemnek felelt meg. A szemek előtt elhelyezkedő orrnyílás páratlan volt. A fejpajzs két oldalán egy hosszú mélyedés elektromos szervet, esetleg vízáramlást érzékelő szervet rejtett. A viszonylag kicsi szájnilyást a hasi oldalon, a fejpajzs csúcsának közelében találjuk. Kopoltyúnilyásaik (10 pár) oldalt helyezkedtek el és a hátpajzs hátulsó részéig értek el. A száj, a garat és a kopoltyú közös üregben voltak, amelyet alulról mozgatható bőrlemez zárt le. A megnyúlt törzset függőleges irányú sorokba rendezett, egymást tetőcserépszerűen fedő pikkelyek borították. Csak elülső páros úszóik voltak. Ezeket evezőlapátszerű pikkelyek borították, de nem volt bennük merevítő úszósugár. Farkuk heterocerk típusú volt (a farokúszó felső lebenye jóval hosszabb és ebben folytatódik a gerincoszlop).

Az oszteosztrakák túlnyomórészt a bentosban tartózkodtak, ahol apró méretű lényekkel táplálkoztak, de testük kígyózó mozgásával úszni is tudtak. Néhány képviselőjüket leszámítva édesvízi környezetben éltek. A felső-szilurban jelentek meg és a középső-devonban tűntek el a foszilis anyagokból. A *Boreaspis* fejpáncélja elől középen hosszú tüskeszerű nyúlványban folytatódott, míg a *Benneviaspis* fejpajzsa szélesen lekerekített. A *Thyestes*, *Sclerodus* és *Cephalaspis* tojásdad alakú fejpáncélja kétoldalt hátrafelé szarvszerű képződményekben (cornua) végződött. Az európai devonból ismeretes *Hemicyclaspis*-nak a fejpáncélján nem volt az előzőkhöz hasonló szarvacskája.

Anaspida (Anaszpidák)

Az oszteosztrakákkal ellentétben nem volt egységes fejpajzsuk. Orsó alakú testüket kizárólag pikkelyekből álló külső váz borította. Szemeik nagyok és a fej oldalán, orrnyílásuk páratlan, míg szájuk a fej elülső végén helyezkedett el. Farokúszójuk fordított heterocerk típusú volt (a gerincoszlop az alsó hosszabb lebenyben folytatódott). Egyeseknek fejlett páros úszóik voltak. Édesvízi, vagy csökkent sósvízi környezetben éltek a középső-szilurtól a felső-devonig. A *Pharyngolepis* egy mintegy 20 cm hosszú cigaretta-szerű állat volt, csúcsállású szájjal. Fejét egyenlőtlen méretű pajzsok és lemezek borították, páros mellúszói előtt tüskék voltak. Törzsét hosszú, szabályos, néhány sorba rendeződő pikkelysor borította.

Thelodonti (Telodonták)

Ez a csoport kevésbé ismert, mivel a jó megtartású fossziliák meglehetősen ritkák. Testüket sűrű dentinanyagú pikkelyek borították (ezek belül üregesek a fogbélhez hasonlóan). Szemeik oldalt helyezkedtek el és páros orrnyílásaik voltak. Páros úszóik és fordított heterocerk farokúszójuk volt. A szilurban és a devonban éltek. A *Phlebolepis* mintegy 7 cm hosszú, hát-hasi irányban enyhén lapított állat volt. Szemei oldalt helyezkedtek el, orrnyílásai nagyok, szájnyílása széles volt. Testfelületét sűrű, hátrafelé kihegyezedett pikkelyek borították. Oldalt a mellúszók alatt 8 pár kopolytúrés helyezkedett el.

Heterostraci (Heterosztrakák)

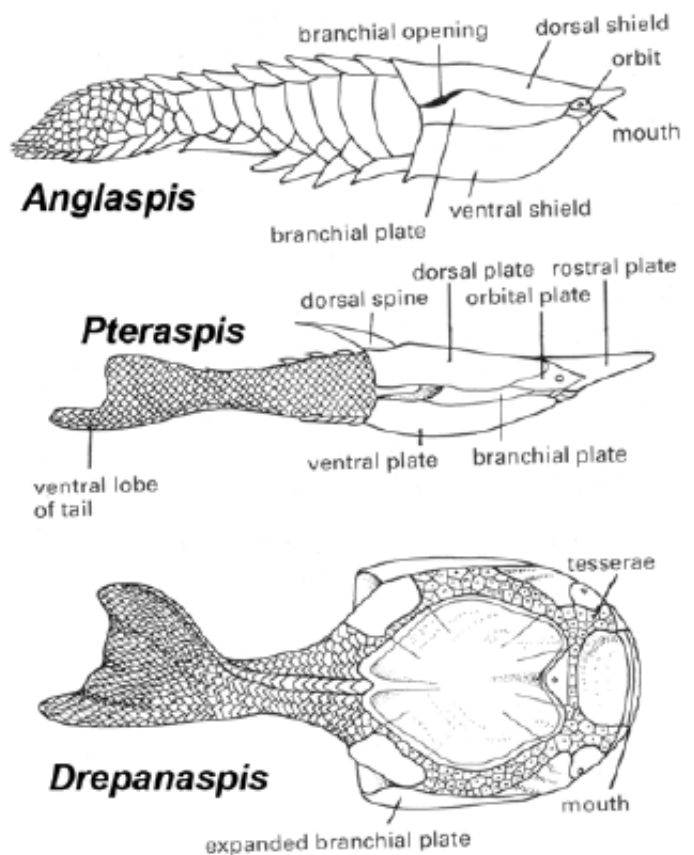
Rendszerint csak a dentinnel borított és több elemből álló külső páncéljuk fosszilizálódott. Szemeik kicsik és a száj közelében elhelyezkedő orrnyílásaik párosak voltak. Testük elülső részét nagy csontlemezek- (a fejen rendszerint egy ornamentált nagy középső és oldalt néhány kisebb), törzsüket pedig sűrű pikkelyek borították. Egyesek háti lemeze hosszú tüskében végződött (pl. *Pteraspis*). A hasi oldalukon is páncélt viseltek. A kopolytúnyílások ennek következtében egy-egy hátsó kivezető nyílásba torkollhattak. A kambriumtól a felső-devonig éltek. Az *Anglaspis*-nak nem voltak úszói, így a faroktájékát oldalirányba mozgatva csak nehézkesen haladhatott előre. Az *Eglonaspis* fejét borító csontlemezek teljesen egybeforrtak. Elöl hosszú nyúlványt (rosztrumot) találunk végén a szájnyílással, amellyel feltehetően könnyen beásta magát az iszapba.

Gnathostomata (Állkapcsosok)

Acanthodii (Akantodik)

A legősibb állkapcsosoknak számítanak. Általános jellemzőik között megemlíthető, hogy a nyelvcsonti ív nem ízesül az állkapocshoz, kopolytúfedőik csak részlegesek és fejlett úszótöviseik voltak.

Az akantodik 20 cm-nél kisebb, oldalról kissé lapított, fejletlen arckoponyájú halak voltak. Az első kopolytúívből



már kialakult az állkapocs, de a második kopolytúív még nem alakult át annak a felfüggesztésére. A második kopolytúívból kialakult nyelvcsonti ív (hyioid ív) felső csonteleme (hiomandibulare) tehát nem ízesül az állkapocshoz, hanem szabadon áll (afetohioidális koponya). Az állkapocs és a nyelvcsonti ív közötti első kopolytúrés (ebből keletkezett a fejlettebb halak fecskendőnyílása) még teljesen nyitott volt és kopolytúként működött anélkül, hogy kezdetleges hallószervé vált volna. A kopolytúréseket a hasi oldalról részleges kopolytúfedők (operkulum) borították. Páros és páratlan úszóik egyaránt voltak. A páros úszók száma elérhette a hetet is, amelyből arra lehet következtetni, hogy ezek a bőr kitüremkedéseiből keletkeztek. Valamennyi úszót elcsontosodó úszótövisek me-revítették ki (erről kapták a nevüket), amelyet védekezésre használtak. Farokúszójuk heterocerk típusú volt. A fejet és a törzs elülső részét csontlemezek borították, amelyek azonban nem képeztek összefüggő csontpáncélt. A testüket borító pikkelyek háromrétegűek voltak, amelyet kívülről ganoin réteg fedett (ganoid pikkely). Nagy szemük és legtöbbjüknek az állkapocsán fogak is voltak, amelyből ragadozó életmódjukra lehet következtetni. A tengerek partközeli részein vagy édesvizekben éltek. Feltehetően párhuzamosan fejlődtek a többi ősgerinccsel, tehát nem tekinthetők sem a cápák, sem a csontos halak őseinek sem.

A legelső akantodik a korai szilurban jelennek meg, a devonban válnak tömegessé, majd a korai permben halnak ki. Törzsfajlásukban nyomon követhető a rágásmechanizmus specializálódása, a méretnövekedés, a dermális eredetű vázelemek visszafejlődése, a mellúszó úszótövisének kiszélesedése, a páros úszók számának csökkenése. Így a *Climatius*-nak (felső szilur – alsó devon) és az *Euthacanthus*-nak még 4-5 pár pót mellúszója volt, míg a *Diplacanthus*-nak (középső és felső devon) ezek száma már egy párra csökkent. A felső devonban és az alsó permben élt *Acanthodes* már nem rendelkezett egyetlen pót mellúszóval sem. Ez utóbbinál a mellúszók és a farokalatti úszók proximális részét belső váz támasztotta ki, amely több apró csontelemből állt.

Placodermi (Páncélozott halak)

A páncélozott halak jellemzői a kettős csontpáncél, a valódi fogak hiánya, a kopolytúfedő, az állandó gerinchúr, a heterocerk farokúszó.

A páncélozott halak páncélja bőrcsontokból állt, amely a fejet és a törzs elülső részét burkolta. A törzs hátsó és a farok vagy csupasz volt vagy pikkelyek borították. A páncél különböző alakú lemezek összenövéséből jött létre. Felületük rendszerint szemcsézett- és dentin réteg nélküli volt. A fejpáncélon a nagy szemeket apró csontlemezek vették körül. A kopolytúkat a fejpáncél hátsó

része fedte. Állkapcsuk fejlett volt, fogaikat éles csontlemezek helyettesítették. A fejpáncél mozgathatóan ízesült a törzspáncélhoz. A szájon át a kopolyúkhöz áramló víz a két páncél közötti résen áramlott ki. Központi idegrendszerük a cápákéra emlékeztet. A törzspáncél hasi oldala tüskékben végződött. A törzspáncélhoz ízesült a páncélozott páros mellúszó is.

Az **Arthrodira** rend tömöríti a legtöbb páncélozott halat, amelyek a devonban éltek. Testük többé-kevésbé orsó alakú, széles és hát-hasi irányban lapított volt. A legkisebbek alig érték el a 20-30 cm-t, míg a legnagyobbak (pl. *Titanichtys*) a 3 m-t is

meghaladták. A fej- és törzspáncél ízesülésénél az ízületi bütyök a fejpáncélon, míg az ízületi vájat a törzspáncélon helyezkedett el. A törzspejlődési vonalon jól nyomon követhető a törzspáncél redukciója, amely a primitív típusoknál még igen fejlett volt (pl. *Arctolepis* – alsó devon). Ennek nyomán megnövekedett a két páncél közötti mozgékonyág (pl. *Dunkleosteus* – felső devon).

A *Ctenurella*-nál (Ptyctodontida rend – felső devon, Ausztrália) a fejpáncél már csak az orbíták mögötti részre, míg a törzspáncél a melltájékra korlátozódott (a mai kimérákra emlékeztetnek).

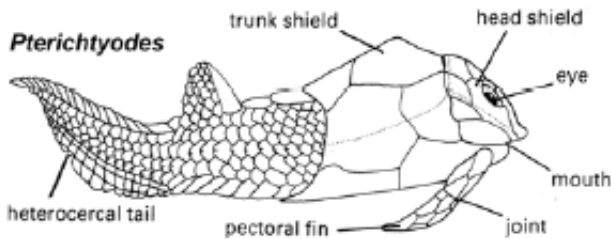
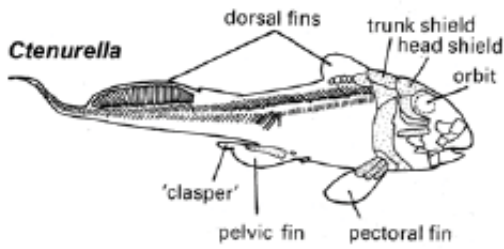
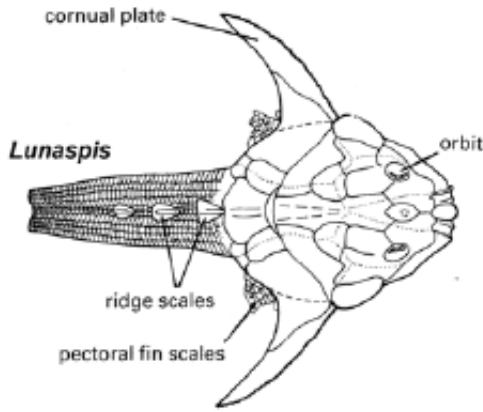
Az **Antiarchi** rend bizarr képviselői a középső és felső devon időszakban éltek (halakra, teknősökre, ízeltlábúakra egyaránt emlékeztetnek). A fejpáncél meglehetősen kicsi volt, míg a törzspáncél a test középtájékáig nyúlt hátra. Mindkettő háti oldala erőteljesen lapított volt, kiugró hasoldali tarajjal. Ezek is ízesültek egymással, csak éppen fordítva mint azt az Arthrodira-nal láttuk: az ízesülési bütyök itt a törzspáncélon, az ízületi vájat a fejpáncélon helyezkedett el. A szemek és az orrnyílások a háti oldalon helyezkedtek el, ami bentoszakó életmódra utal. Szájnyílásuk kisebb volt mint az Ar-



Dunkleosteus



Bothryolepis



Placodermi őshalak

throdira rend tagjaié. A test hátsó részét csak egyeseknél fedték pikkelyek (pl. *Pterichtyodes* – középső devon), míg másoknál ez a rész csupasz maradt (pl. *Bothryolepis* – középső és felső devon). Az Antiarchi csoport nem mutatta a törzspáncél redukciójában megnyílvánuló evolúciós vonalat.

Chondrichthyes (Porcos halak)

A porcos halak jellemzői: a belső porcos váz, az erős fogak, a gerinchúr hüvelyéből kialakuló csigolyák, a külső kopoltyúrések, a plakoid pikkelyek, a heterocerk farokúszó.

A porcos vázban mész rakódhat le, amely szilárdítja a vázat, de ennek ellenére az nem fosszilizálódik. Fogaik rendszerint hegyesek és kúp alakúak, vagy széles, lapos őrlőfogak. A hegyes fogak

a plakoid pikkely megfelelői és számos sorban ülnek az állkapcsokban.

Kopoltyúréseiket (5-7 pár) nem fedi kopoltyúfedő. Orrnyílásuk nincs kapcsolatban a garattal és nincs úszóhólyagjuk.

A porcos halak legkorábbi képviselőit a felső devonból írták le és valószínű, hogy a páncélos halaktól származtak úgy, hogy embrionális porcos vázukat az egész egyedfejlődés során megőrizték (paedomorfózis).

Elasmobranchii

Ide tartoznak a cápák és a ráják. Jellemzőjük, hogy az állkapocs csak lazán, szalagokkal kapcsolódik az agykoponyához és nincs kopoltyúfedőjük. A törzsfajlásuk során három morfoanatómiai szerveződési szintet lehet megkülönböztetni: 1. kladodont (a legősibb típus – paleozoikum), 2. hibodont (átmeneti típus – késői paleozoikum-kréta), 3. fejlett típus, amely magába foglalja a modern nektonikus ragadozókat (Euselachi) és a bentonikus puhatestű evőket egyaránt (Bathoidei).

A kladodont típus jellegzetes képviselője a *Cladoseleache*. Ennek teste megnyúlt (50-125 cm), szája csúcsállású volt, fogai pedig több kúpot viseltek, amelyek közül a középső jóval magasabb volt

a többinél. Páros úszói a tövi részükön kiszélesedtek és hasi állású volt, míg a farokúszó homocerk típusú volt. A gerinchúr még nem volt csigolyákra tagolódva.

A hibodont típus lényegében a *Hybodus* nemzetségre utal nevében, amely széles körben elterjedt volt a triásztól a krétaig (a legkorábban a felső devonban jelennek meg és a kréta végén pusztúlnak ki). Néhány ma is élő nemzetség szoros rokon vonásokat mutat ezzel a típussal (pl. *Heterodontus*, *Hexanchus*, *Chlamydoselache*).

Az állkapocs ízesülése hasonló mint a kladodont típusnak (amfisztikus), de az agykoponya hátsó része sokkal rövidebb. A mellúszók elkeskenyedő tendenciát mutatnak és latero-ventrális állásúak. Farokúszójuk heterocerk állású. A tengelyváz még gerinchúrból áll, amely kezdetlegesen tagolódott (részben elmeszesedett bordák és csigolya nyúlványok). Több sorban elhelyezkedő fogazatokon elkülöníthetők az áldozat megragadására alkalmas erőteljes és kihegyezett elülső fogak, míg a hátsók koronája lapított volt és azok gumói a táplálék megőrlésére voltak alkalmasak. A *Helicoprion* (felső karbon – perm) fogazata jellegzetes spirális elhelyezkedésű volt, amelyen a fogak hátulról előre cserélődtek anélkül, hogy az elhasznált fogak kihulltak volna.

A modern típus a ma is élő cápák többségét foglalja magába. Ez az evolúciós szint a jura időszakban kezdődött. A száj hasi állású, az állkapocs hiosztikus ízesülésű (a hyomandibulare közbeiktatásával ízesül az agykoponyához), a szpirakulum jelen van, páros úszóik az életmódtól függően átalakult (keskeny a nektonikus alakoknál, széles a benton lakóknál), a gerinchúrt csigolyák helyettesítik, amelyek egymással összeforranak. Fosszilis alakjaiknak csak fogaik maradtak fenn (pl. *Lamna*, *Carcharodon*, *Squalus*, *Carcharias*).



Carcharias



Megalochus

Holocephali (Tömörfejűek)

Porcos vázúak és a felső állkapocs szorosan összenőtt az agykoponyával (autosztília), a ko-

poltyúréseket operkulum védi és a farokúszó dificerk. Kizárólag tengeriek. Jellegzetes mai képviselőjük a tengeri macska (*Chimaera monstrosa*).

Osteichtyes (Csontos halak)

A csontos halakra általában jellemző az elcsontosodó belső váz, a kopoltyúfedő, a fejlett kleitrum, a ganoid, cikloid és ktenoid pikkelyek. Egyes vonalakon a váz másodlagosan porcossá válhat. A kopoltyúfedő (operkulum) a négy pár kopoltyúrést fedi. A páros úszók közül a mellúszó helyzete mindig állandó, mivel függesztőve a koponya hátsó részéhez kapcsolódik. A vállöv csontjai közül a felső (kleitrum) fejlett. A hasúszók helyzete változó.

A legősibb csontos halakat a fossziliák alapján elég nehéz elkülöníteni az állkapocsnélküliek, páncélozott halak és a porcos halak ősi, részben csontos vázú képviselőitől, mivel a csontos belső váz csak a fejlett csontos halaknál alakult ki.

A csontos halak közé két alosztály tartozik: a sugaras úszójúak (*Actinopterygii*), és az izmosúszójúak (*Sarcopterygii*). Az utóbbihoz a tüdőshalak (*Dipnoi*) és a bojtosúszójú halak (*Crossopterygii*) tartoznak. Csontos halak már az alsó devonban éltek, amikor már mindhárom alosztályuk különvált egymástól. A továbbiakban ezek fejlődési menete eltért egymástól. A sugaras úszójúak ma élők virágkorukat, míg a másik alosztálynak ma mindössze négy nemzetsége van, amelyek élő kövületnek számítanak.

Actinopterygii (Sugaras úszójúak)

Páros úszójúak izmokat és csontot tartalmazó része rövid. Az úszókat úszósúgarak feszítik ki. Másodlagosan az egyik úszópár, vagy mindkettő visszafejlődhet, amely kapcsolatos lehet az úszóhólyag fejlettségével. Leggyakrabban csak egy hátúszójúak van. Az ősieknél ganoid pikkelyeik vannak, ahol a belső csatornákkal átszőtt csontréteget (izopedin) kívülről vékony dentin és vastag zománcszerű ganoinréteg burkolja. A fejlett csoportoknál cikloid vagy ktenoid pikkelyeket találunk. Három fejlődési szintjük, három különböző időszakban élte virágkorát: a porcos-vértes halak, vagy porcos ganoidok (*Chondrostei*) a karbon-triász időszakban, a csontos ganoidok (*Holostei*) a triász-jura időszakban, míg a valódi csontoshalak (*Teleostei*) virágkora a jura időszaktól napjainkig tart.

Chondrostei (Porcos ganoidok)

A *Chondrostei* csoport farokúszója heterocerk típusú, sok sugaras úszóval és ganoid pik-

kelyekkel, amelyek mozaikszerűen egymás mellé illeszkednek. Egy jellegzetes ősi képviselőjük a Skócia devonjából ismeretes, a *Cheirolepis*. Ennek a mintegy 25 cm hosszú halnak megnyúlt teste és heterocerk farokúszója volt. Testfelületét apró rombusz-alakú pikkelyek fedték, amelyek a faroktájékon hornyoltan ízesültek egymással. Az úszósugarakat (ceratotrichia) kívülről bőrcsontok borították (lepidotrichia). Koponyája több ponton mozgatható elemekből épült fel, amelyek lehetővé tették a széles szájnyitást (képes volt testhosszának a kétharmadát kitevő zsákmány lenyelésére). A premaxillare-n a maxillare-n és a dentale-n fogakat találunk, amelyek az áldozat átdöfésére is alkalmasak voltak. A karbonból ismert *Cheirodus* teste oldalról erőteljesen lapított volt, apró párosúszókkal és hosszú hát- és farokalatti úszóval. A porcos ganoidok napjainkig fennmaradtak (három család hat nemzetsége): pl. a sokúszós csukák (pl. *Polypterus*) a trópusi Afrika egyes folyóiban és tavaiban élnek. Nyúlánk testükön a hátúszók különböző számú kis úszóból áll, amelyek mindegyikének tüske van az elülső peremén. A mellúszóknak húsos nyele van, amelyekre a pihenéskor támaszkodik. A Redfieldiiformes (pl. *Redfieldia*) és a Perleidiformes rend képviselői a fejlett sугarasúszójúkra jellemző sajátosságokkal rendelkeznek (a pikkelyek kozminrétege redukálódik, homocerk farokúszójuk van, a lepidotrichiák száma lecsökken, az állkapcsok lerövidülnek, stb.).

Holostei (Csontos ganoidok)

A Holostei csoport belső váza csontosabb, de a pikkelyek még ganoid típusúak. A farokúszó még heterocerk típusú, de már nagyon megrövidül és a felső karéj fejlettsége nem szembetűnő. A sugaras úszók száma lecsökken. Akárcsak a porcos ganoidoknak a csontos ganoidoknak is egyaránt voltak jól úszó orsó alakú képviselői (pl. *Semionotus* – triász, *Lepidotus* – jura) és korong alakú képviselői is (pl. *Dadedium* – jura). A Pholidophoriformes (pl. *Leptolepis*) képviselői a triásztól a krétáig éltek; alkatuk a mai csontos halakéra emlékeztet (vékony pikkelyek, elcsontosodott agykoponya, homocerk farokúszó, lepidotrichia hiánya). Mai képviselőik Észak-Amerika folyóiban és tavaiban élnek: ilyen a kajmánhal (*Lepisosteus*) és az iszaphal (*Amia*).

Teleostei (Csontoshalak)

A Teleostei csoport gerincoszlopa elcsontosodott. Farokúszójuk homocerk (csak kívül részarányos), belül a gerincoszlop a háti irányban felhajolva végződik. A pikkelyek sem dentint, sem ganoint nem tartalmaznak és cikloid vagy ktenoid típusúak. Ezek részben fedik egymást. A fosszilis anyagokban fontos szerepet játszanak az otolitjaik (hallókövecskéik), amelyek gyakran csak egyedül maradnak fenn, lévén a váz legellenállóbb részei. Rendkívül változatosak, élő fajaik száma mintegy



Ciclurus, eocén



Sparnodus



Pycnodus

20 ezerre tehető, amelyet 40 rendbe soroltak be (legtöbb a tengeri faj). A legősibb Teleostei-hez tartozó Pachycormidae és Aspidorhynchidae (jura – kréta) képviselőinek még orsó alakú testük volt, amelyet vastag pikkelyek borítottak; orrúik hosszú és kihegyezett (pl. *Aspidorhynchus* – jura). A jura – kréta időszaki Lepidolepidae képviselői viszonylag kis testűek (kb. 50 cm) és valószínűleg planktonevők voltak. Csigolyáik már teljesen elcsontosodott és testüket cikloid pikkelyek borították.

Az Osteoglossomorpha alosztág (csontosnyelvűek) mintegy 150 fajt számlál és főleg a déli félteke édesvizeiben élnek. Nevüket az erősen elcsontosodott nyelvükből kiálló fogakról kapták. Úszóhólyagjuk nincs kapcsolatban a füffel, de alveolusai is vannak (légköri oxigént is képesek belélegezni). Az alsó kréta idején jelennek meg. A dél-amerikai arapaima (*Arapaima gigas*) két-három méteresre is megnő.

Az Elopomorpha alosztág (angolna alakúak) mintegy 650 fajt számlál és az alsó kréta időszaktól kezdődően ismeretes. Virágkorukat a kréta és a paleogén idején élték. Lárvájuk lapított és levélszerű (leptocephalus). Csontos toroklemezüik jelenléte a csontos ganoidokkal való rokonság-

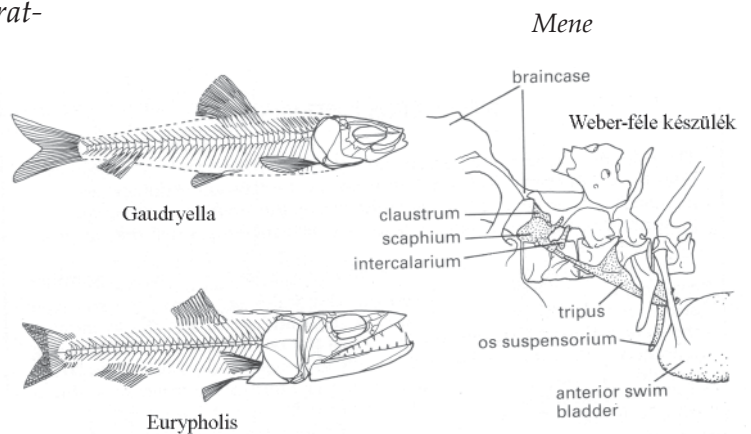
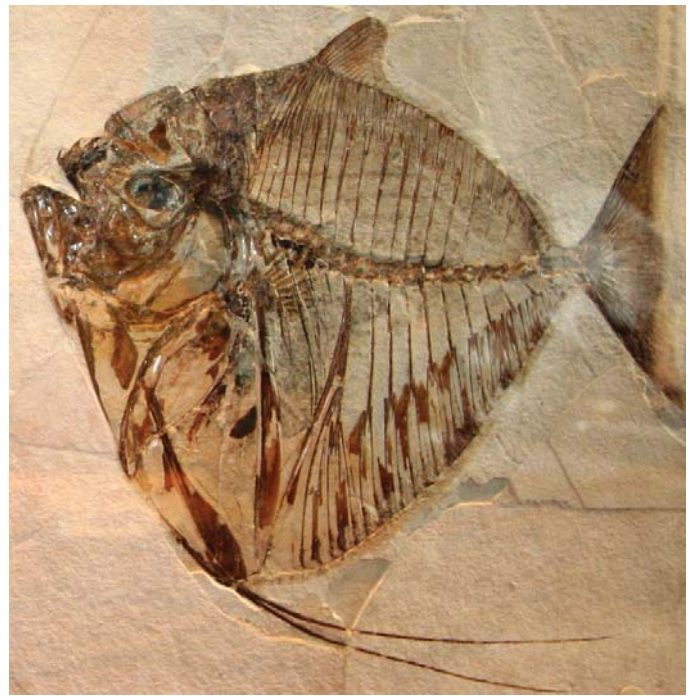
ra utal. Mai képviselőik közül megemlíthető az angolna (*Anguilla*), a muréna (*Muraena*), a tarpon (*Megalops*).

A Clupeomorpha alosztág (hering alakúak) mintegy 300 aktuális és mintegy 150 kihalt fajt számlál és az alsó krétától kezdődően ismert. Úszóhólyagjukat vezeték köti össze a béllel. Ezenkívül az úszóhólyag elején két nyúlvány a koponyáig ér, ahol behatolnak az exoccipitale-ba és a prooticum-ba (a hallásban is szerepet játszanak). Mai képviselőik közül megemlíthető a hering (*Clupea*), a fattyúhering (*Alosa*), a sprotni (*Sprat-tus*), a szardínia (*Sardina*).

Az Euteleostei alosztág mintegy 17000 fajt számlál (375 család) és három fő csoportra osztható: a lazacok, a ponty alakúak és a neoteleostei csoportra. A lazacok rendje a legősibb formákat foglalja magába. Egy korai képviselőjük a *Gaudryella* a középső krétából ismeretes. A ponty alakúakra jellemző a

Weber-féle készülék jelenléte, amely mozgatható apró csontok kettős sorozatából áll és az úszóhólyagot a hallószervvel kapcsolják össze (hallás és nyomásérzékelés). Képviselőik az oligocénban jelennek meg.

A Neoteleostei csoport a garat felső részén sajátosan kikülönült izmokkal rendelkezik, amely a garatfogakat mozgatja. Pikkelyeik leggyakrabban fésűs pikkelyek, a két hátúszójuk közül az első tüskés sugarakat, a hátsó lágú sugarakat visel. Az úszóhólyag nem közlekedik a nyelőcsővel, zárt úszóhólyag (Physoclisti). A premaxillare nagyon fejlett és fogakat visel, a maxillare pedig emelőként viselkedik (előrenyomja a premaxillare-t). A legősibb Neoteleostei képviselőit a kréta időszaktól ismerjük (Stomiiformes, Aulopiformes: pl. *Eurypholis*), amelyek mélytengeriek voltak. A Beryciformes rend (nyálkásfejűek) szintén a kréta időszaktól ismeretesek (trópusi tengerekben éltek). A Percyiformes (sügér alakúak) az eocéntől ismertek. Az Alpok-Kárpátok térségéből számos ebbe a csoportba tartozó fosszília ismeretes: a *Syngnathus* (túhal) algamezők környékén élt, a *Centriscus* fejét



Euteleostei csontos halak

apró csontlemezek borították, a *Capros* teste rövid és magas volt. Gura Humorului közeléből egy nagytestű makrahal féle (Scombridae) ismeretes, a *Palaeorhynchus humorensis*.

Sarcopterygii (Izmosúszójúak)

Páros úszóik fejlettek, végtagszerűek, belül fejlett vázzal és izmos burokkal, amelynek felületét pikkelyek borítják. Az úszónak egy fő tengelye van és ebből mindkét oldalt egy-egy sor merevítő elem ágazik ki.

A Dipnoi (tüdőshalak) páros úszóikat végtagként mozgatják. Belső orrnyílásuk nincs. Az agykoponya több helyen szorosan összenőtt a felső állkapoccsal, amelynek elülső csontelemei hiányoznak. A peremi fogak elcsökevényesednek és több elem összenövéséből legyezőszerű foglemezek jönnek létre. A taréjokkal és árkokkal tagolt foglemez a táplálék őrlésére szolgál (puhatestűek, növények, stb.). A páratlan farokúszó eredetileg heterocerk típusú volt, de a háti úszó és az anális úszó összenövéséből dificerkké vált. A tüdőshalak őseinek kozmoid pikkelyei voltak, de a maiaknak cikloid pikkelyei vannak. A száraz évszakban fészket készítenek és ebben vészlik át a vízhiányt. Jellegzetes devonkori képviselőjük a *Dipterus* (pl. Skócia). Ma élő képviselőik a *Neoceratodus* (Ausztrália), a *Lepidosiren* (Dél-Amerika) és a *Protopterus* (Afrika).

A Bojtosúszósok (Crossopterygii) pikkelyekkel borított fejlett bojtyszerű páros úszóikról kapták a nevüket. Az úszósugar középső tengelye lerövidült és ehhez a testtől távolodva párosával fokozatosan nagyobb számban kapcsolódnak a szilárdító csontelemek. Ezek azonosaknak tekinthetők (homológok) a szárazföldi négy lábúak (Tetrapoda) felkar-, alkar- és kéztő-, illetve comb-, lábszár- és lábtőcsontjaival. Az úszók csontjaihoz úszósugarak kapcsolódnak. A koponya két, egymáshoz mozgathatóan ízesülő részből áll és bőrcsontok borítják. A koponya csontjai is megfelelnek a négy lábúak azonos csontelemeinek. A felső állkapocs nem nő teljesen össze az agykoponyával, ezért az külön mozgatható. Az állkapocs peremén fogak vannak, amelyek soha nem nőnek össze foglemezzé. A gerinchúr

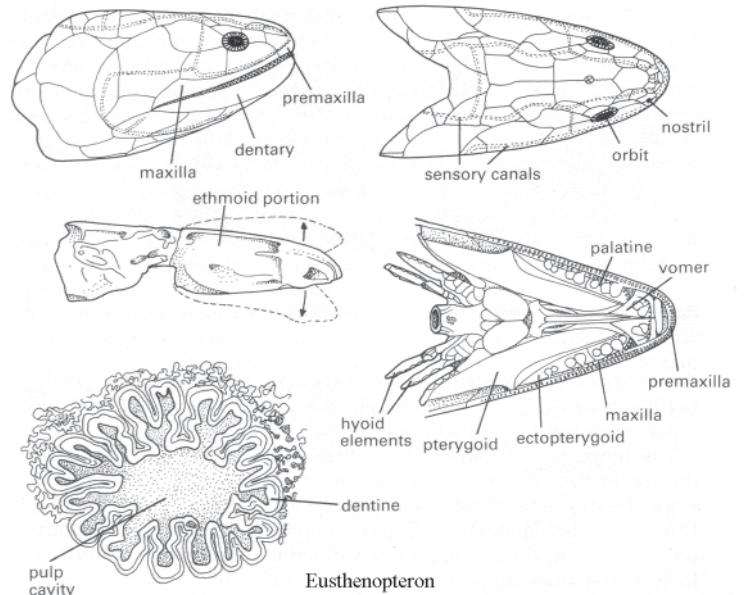


Latimeria

az állat egész élete során megmarad, de a gerincoszlop elcsontosodik. Az alsó devonban jelennek meg és külön

vonalon fejlődnek a tüdőshalaktól és a sürgaras úszójúaktól. A permkori kihalást követően a triászban tengeri életmódra térnek át. A kréta időszak végén tűnnek el a fosszilis anyagokból. A ma is élő *Latimeria* élő kövületnek számít. Az eddig leírt mintegy 30 nemzetséget több rendszertani csoportba sorolják.

A legősibbnek a Coelacantha (Actinistia) rend számít, amelybe zömök testű bojtosúszósok tartoznak, háromkaréjos dificerk farokúszóval, részben másodlagosan elporcosodott koponyával, de belső orrnyílás nélkül. Pikkelyeik vékonyak és a csontos elemek fokozatosan elcsökevényesednek. Az oldalsó fogak csökevényesek, vagy hiányoznak. A cölakantákat mindaddig kihaltak hitték, mígnem 1938-ban az Indiai-óceánból (Comore szigetek) ki nem fogták első élő példányát. A mintegy másfél méterre megnövő elevenszülő ragadozó hal elsüllyedt korallzátonyok szikláin (150-400 m mélységben) páros úszóira támaszkodva mászik és ott halakra és rákokra vadászik.



A Rhipidistia (Osteolepiformes) rendbe valódi belső orrnyílással (choana) rendelkező halak tartoznak. Három orrnyílásuk közül az egyik a test felületéről az orrüregbe vezet, a másik az orrüreget köti össze a szemüreggel (ez a fejlett gerincesek könnyvezetékének felel meg), míg a harmadik az orrüreget a szájüreggel köti össze. A choána révén az állat akkor is lélegezni tud, ha zsákmányt tart a szájában. Az ősi alakok farokúszója heterocerk típusú volt, míg a fejletteké dificerk. A testet rombusz alakú kozmoid pikkelyek borították vékony külső zománcreteggel. A fogak gyúrt szerkezetű dentinje azonos a legősibb kétéltűkével. A rhipidiszciák édesvíziek voltak és tüdővel is lélegeztek, akárcsak a tüdőshalak. Az alsó devontól a permig éltek. Az *Osteolepis* Skócia középső devonjából ismert, míg az *Eusthenopteron* a felső devonból ismert. Hanyatlásuk kapcsolatba hozható a kétéltűek fokozatos térhódításával, amelyek ugyanabban a mocsarári környezetben éltek és hasonlóan ragadozó életmódot folytattak.

Amphibia (Kétéltűek osztálya)

A kétéltűek a legősibb szárazföldi gerincesek. Általában jellemzi őket a magzatburok hiánya,

átalakulás (metamorfózis) az egyedfejlődés folyamán, a fejlett végtagok és a fejlett medenceöv.

A kétéltűeknek nincs magzatburkuk (amnion) ezért Anamniák. A fejlettebb négy lábúak embriói a magzatburkon belül fejlődnek, amelyet kívülről meszes tojáshéj véd. A kétéltűeknek nincsenek tojásaik. Petéiket a vízben, vagy szárazföldön nedves környezetben rakják le. Ezeknek nincsenek szilárdabb védőburkuk és a petékből kikelő lárvák kopolytúval lélegeznek. A lárvaállapot végét metamorfózis követi, amikor az állat már tüdővel lélegzik. A vízi környezettől nem tudnak tehát teljesen elszakadni és a szárazföldi környezethez való alkalmazkodásuk is korlátozott. A mai kétéltűeknek a bőre nyirkos, amelyen keresztül jelentős oxigéncsere megy végbe. A bőrlégzés nem elsődleges, hanem specializálódással kapcsolatos másodlagos bélyeg. Az ősi kétéltűeknek bőrcsontokból kialakuló külső páncélja volt és a bordák fejlettsége is arra utal, hogy a ki- és belégzés is hasonló módon történt, mint a hüllőknél vagy az emlősöknél.

A szárazföldi élethez való alkalmazkodás kapcsán a kétéltűeknek fokozottabban kellett leküzdeni a nehézségi erőt. A hátsó végtagpár megerősödött és a medenceöv csontjai kapcsolatba kerültek a keresztcsigolyákkal. A mellső függesztőöv elvált a koponyától és hátrább tolódott. Az ősi kétéltűek koponyája zárt (sztegális) volt, amelyet csak a páros orrnyílások, a szemnyílások és a szimmetriasíokban fekvő harmadik szem tört át. Az első nyakcsigolyák a többiekhez hasonlóak. A lárvaállapotot kivéve valamennyi kétéltű ragadozó.

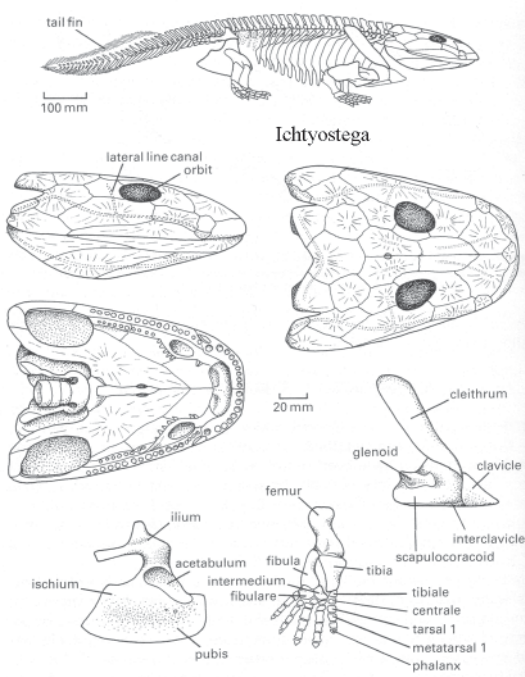
A kétéltűek a felső devonban váltak külön a bojtosúszójú halaktól. Az ősi típusú kétéltűek virágkora a karbonban és a permben volt és a triásszal ért véget, míg a mai kétéltűek a mezozoikumtól a máig tartó fejlődés eredményei.

A karbon folyamán a kétéltűeknek mintegy 20 családja fejlődött ki. A klasszikus rendszer-

tan három fejlődési vonalat különít el: a Labyrinthodontia-t (labirintodont fogszerkezet, amely hasonló az Osteolepiformes-el, nagyméretű test, összetett csigolyák), a Lepospondyli-t (kis testméret, egyszerű fogszerkezet, összeforrt orsó-szerű csigolyák) és a Lissamphibia-t (a modern csoportokat foglalja magába).

Batrachomorpha alosztály

Az *Ichtyostegidae* család képviselői lényegében még a Rhipidistiákra emlékeztetnek. E mintegy 1 m hosszú kétéltűeknek csontos úszósugarakkal merevített heterocerk faro-



kúszója volt, akárcsak a halaknak. A kopoltyúfedőt apró bőrcsontok fedték. Az agykoponya még két részből állt. A hátsó és felső részén a csontban érzékelő-csatorna húzódott és az alsó nyakszirtcsonti részen tágas üreg volt a gerinchúr befogadására. A fogak dentinje labirintusszerűen meggyűrődött. A csigolyák felépítése is hasonló volt a bojtosúszójúakéhoz. Ezzel szemben kételtű jellegnek számít a vállöv és a medenceöv fejlettsége, a sztilopod vízszintes- és a zeugopod függőleges helyzete. Az autopod-on az ujjak száma 5 volt (ősi Tetrapoda jelleg). A koponyacsontok száma csökkenő tendenciát mutatott és a koponya hátsó részén jelen volt a két fülbemetszés, amelyet az állat életében dobhártyaszerű képződmény zárt le. A külső és belső orrnyílások a fej elülső részén egymáshoz közel helyezkedtek el. Az agykoponya erősen elcsontosodott és csak egy ízületi bütyökkel kapcsolódott a nyakcsigolyához. Csigolyáik három részből épültek fel: az intercentrum fejlett volt, amely oldalt és alulról körülvette a gerinchúrt, míg a pleurocentrum meglehetősen fejletlen. Mindkét rész a neurocentrumot támasztotta alulról. A halakra jellemző oldalvonal és az erős farokúszó megléte arra utal, hogy az *Ichtyostega* életének nagy részét a vízben töltötte. A csigolyák ízesülési módja lehetővé tette, hogy testének kígyózó mozgásával ússzon és apró halakra vadásszon. A vizek kiszáradásakor elhagyta addigi élőhelyét és új vízzel borított helyeket keresett fel. Az *Ichtyostega* példányait Grönland felsődevon vöröshomokkő sorozatából ismerjük.

Az **Aïstopoda** rend képviselői a karbonból és az alsó permből ismertek (Észak-Amerika, Európa), kígyószerű állatok voltak (50 cm – 1 m), mintegy 230 csigolyából állott a testük. Nem volt sem végtagjuk sem függesztőövük. A *Phlegethontia* (felső karbon, Csehország) koponyája könnyű felépítésű volt, míg a csigolyáin az idegívcsarak teljesen egybeforrak a centrummal (holoszpondyle). Az Aïstopoda-k feltehetően másodlagosan veszítették el a végtagjaikat.

A **Nectridea** rend képviselői kizárólag vízi környezetben éltek (felső karbon és perm). Sok közülük gótétre emlékeztet, hosszú farokkal, amelyet úszásra használtak. A *Diplocaulus* és a *Diploceraspis* Oklahoma és Texas alsó perm rétegeiből ismeretes. Koponyájuk hátsó része erőteljesen elszélesedett és szarvszerű képződményben végződött (ez a squamosum és a tabulare kinövéséből alakult). Az idősebb példányokon ezek jóval nagyobbak voltak.

A **Microsauria** rend képviselői az egyik leggyakoribb felső karbon - alsó perm csoportnak számítotak. Főleg szárazföldiek voltak. A *Tuditonus* (felső karbon, Ohio) jellegzetesen szárazföldi, gyíkszerű állat volt, erőteljes végtagokkal és koponyával. Rövid fogaival könnyen szétmorzsolta a rovarok, pókok, százlábúak külső vázát. Ezzel szemben a *Microbrachis* nemzetség (felső karbon, Csehország) másodlagosan vízi állat lehetett. Teste megnyúlt, végtagjai erősen csökevényesek voltak.

A **Temnospondyli** rend a legfontosabb karbonkori csoportnak számít, amely az alsó krétá-

ig fennmaradt. A *Dendrerpeton* (felső karbon, Nova Scotia, Kanada) koponyája széles, lekerekített elülső résszel. A száypad felépítése jellegzetes: nagy röpcsonatok közötti üreggel, középen hosszú paraszfenoiddal és elöl széles ekecsontokkal.

Reptiliomorpha alosztály

A **Crassigyrinidae** család névadója a *Crassigyrinus* Skócia alsó karbonjából ismeretes. Nagy koponyája erősen mintázott felületű. A szemek mögötti két nagy bemélyedés a fülbemetszésnek (esetleg szpirakulumnak) felel meg, amelyet kívülről feltehetően dobhártya borított, amely a kenyel segítségével a belső füllel teremtett kapcsolatot. Mellső lábai aprók, a teste megnyúlt és oldalról lapított farkán széles úszók voltak. Erőtéljes állkapcsaival nagyobb halakat is képes volt megragadni.

A **Loxommatidae** család képviselői az alsó karbonból ismeretesek. A *Megalocephalus*-nak viszonylag kis szemürege volt, amely elöl egy nagyobb nyílásba torkollott (mirigy helye, vagy izomtapadási felület lehetett). Biztosan rendelkezett oldalvonal nyomokkal. Az állkapcsokban apró fogak és hat nagyobb "agyar" sorakozott a szápadon. Életmódja hasonló lehetett a *Crassigyrinus*-éhoz.

Az **Anthracosauroideae** alrend az alsó karbontól a felső permig követhető nyomon a fosszilis anyagokban és mintegy 15 haleyő nemzetséget foglal magában. A *Proterogyrinus*-nak (alsó karbon - Nyugat Virginia és Skócia) mintegy 1 m hosszú teste és megnyúlt koponyája volt. A pofatájék és a koponyatető közötti rész kis elmozdulást tett lehetővé szájnýtáskor, hasonlóan a bojtosúszójúakhoz. A *Proterogyrinus* csigolyái nagyok, lábai fejlettek voltak, amelyek gyors mozgást tettek lehetővé a szárazföldön, de lapított farka arra utal, hogy jó úszó lehetett.

Lissamphibia alosztály

A lissamphibiák nagy része ma is élő, általában csupasz testű, sajátos életkörülményekhez alkalmazkodott kétéltűek. Bőrük rendszerint pikkelytelen és nagyon gazdag nyálmirigyekben. Belső vázuk másodlagosan porcossá válhat, a füllabirintusban pedig sajátos érzékelő papillákat találunk (papilla amphibiorum). Koponyájuk rendszerint platybasicus, két nyakszirti bütyökkel kapcsolódik az atlaszhoz. A lapos koponya a légzési mód miatt alakulhatott ki (nyelik a levegőt). Az exocraniumon hiányzik az intertemporale, tabulare és postparietale, valamint egyes circumorbitalis elemek (lacrimale, jugale). Az epipterygoideum és a pterygoideum redukciója miatt a száypadlason nagy interpterygoidalis nyílás alakul ki. Az alsó állkapocs fedőcsontjai szintén redukálódnak. A mai kétéltűek fogai pedicellárisak. Minden fog két elemből áll: a csonthoz nőtt pedicelláris részhez moz-

gathatóan ízesül a fogkorona. A korona kétcsúcsú, egy belső (lingualis) és egy külső (labialis) fogheggyel. A koponyához hasonlóan a függesztőövek egy része is porcos maradhat, esetleg teljesen vissza is fejlődhet (pl. *Gymnophiona*). A csigolyák általában lepospondyl típusúak. Rendszerint egy nyak- és egy keresztcsigolya van.

A farkos kétéltűek mozgása jellegzetesen hullámvonalas, a békák az ugrással való helyváltoztatáshoz, míg az apodák a talajban való turkáló életmódhoz alkalmazkodtak.

A Lissamphibia-k törzsfajlódése nem teljesen tisztázott, bár a legtöbb kutató ma már a Temnospondyli csoportba helyezi a mai modern kétéltű rendek őseit.

Allocaudata rend

Egyetlen kihalt kétéltű családot foglal magában (**Albanerpetontidae**), amelynek a képviselői a jurától a miocénig ismertek. Kistermetű állatok voltak (maximális testhosszuk 5 cm), sajátos morfológiai jellegekkel. Testüket, amely első ránézésre a farkos kétéltűekére emlékeztet, kívülről hatszögletű csontpikkelyek borították. Koponyájuk erőteljesen összeforrt csontokból épült fel. A homlokcsontok egyetlen háromszög alakú csonttá forrtak össze. A külső orrnyílást a lacrimale és a premaxillare határolja. Alsó állkapcsuk elől két kiugró ízületi bütyök segítségével kapcsolódik egymással. Megnyúlt, erőteljes, hordószerű fogaik nem pedicellárisak, pleurodont típusúak és végük hármasszúcsban végződik. Az albanerpetontidák névadó nemzetségét (*Albanerpeton*) először Franciaország miocénjéből írták le, a *Celtdens*-t pedig Spanyolországból. Fossilis maradványaik Ázsiából, Európából, Észak-Amerikából és Észak-Afrikából kerültek elő. Hazánkból a Hátszegi-medence felső kréta rétegeiből írták le. A csoport a pliocén folyamán pusztul ki. Feltehetően éjszakai életmódot folytattak (erre a nagy szemgödrökből lehet következtetni), erőteljes fogazatuk nemcsak a zsákmányszerzésben, de esetleg az ásásban is szerepet játszhatott.

Gymnophiona rend

Az apodák lábatlan kétéltűek, függesztőövek és végtagok nélkül. A földfelszín alatti életmód következtében látószervük csökevényes. Koponyatetőjük zárt és erősen elcsontosodott. A jugale és a postfrontale megvan. Csigolyáik száma nagyon magas (elérheti a 275-öt), pseudocentralis típusúak,



Celtdens



Chunerpeton - középső jura

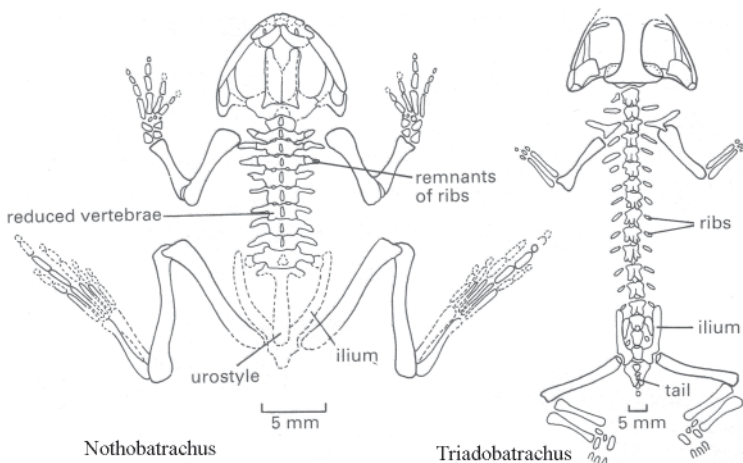
megnyúlt homokóraszerű csigolyacentrummal. A bordák két fejjel ízesülnek a csigolyákhoz. Bőrükben csökevényes csontpikkelyeket találunk. Legkorábbi fosszilis leleteik Észak-Amerika alsó jurájából kerültek elő. Brazília felső krétájából és paleocénjéből apoda csigolyákat írtak le.

Caudata rend

A farkos kétéltűeknél a középfül és a dobhártya hiányzik, a quadratojugale és a függesztőövek részben porcosak maradnak. Csigolyáik száma viszonylag magas (37-100). Az ősi csoportoknál a csigolyák rendszerint amphicoel-, míg a fejlettebbeknél opisthocoel típusú. A bordák két fejjel ízesülnek a csigolyákhoz. Lárvaállapotban a kopolyúívek száma négyre redukálódik és a spiraculum is megmaradhat. Az eddig előkerült legkorábbi jó megtartású farkoskétéltű lelet (*Karaurus*) Kazahsztán felső jura-kori rétegeiből került elő. Ennek a koponyája széles volt, erőteljesen mintázott koponyacsontokkal. Az *Andrias scheuchzeri* az öhningeni miocénből

került elő (először erről azt hitték, hogy egy özönvízben elpusztult ember csontváza). Az ázsiai elterjedésű szögletes fogsorú gőtéket fosszilisán Európából is sikerült kimutatni (*Parahynobius*), míg a ma amerikai elterjedésű harántfogsorú gőtéek közül a *Bargmannia*-t Szlovákia miocénjéből írták le. Európa neogénjéből a vakgőtefélék (Proteidae) közül *Mioproteus*-t írtak le, míg a szalamandra félék közül *Salamandra* és *Triturus* maradványok is ismeretesek.

Anura rend



A farkatlan kétéltűek rendelkeznek középfüllel és dobhártyával, törzsük rövid és hátsó végtagjaik megnyúltak. Testfelépítésük az ugró mozgáshoz alkalmazkodott. A fark csökevényes, illetve a farktájéki csigolyák egyetlen csonttá (farkcsíkcson) nőttek össze. A csípőcsont (Ilium) erőteljesen megnyúlt, míg a két lábszárcsont egy-

beforrt (tibiofibula). Az elülső végtagokon az alkarcsontok is egybeforrtak (radioulna). A csigolyák száma maximálisan 14, de a legtöbb modern csoportnál ezek száma 9. A bordák egy fejjel ízesülnek a csigolyákhoz. A koponyán a parietale és a frontale egybeforrt (frontoparietale), a lacrimale hiányzik, a dentale pedig fogatlan.

A legősibb farkatlan kétéltűek (Proanura) az alsó triászban jelennek meg. A Madagaskárról előkerül *Triadobatrachus*-nak és a nemrég Lengyelországból leírt *Czatkobatrachus*-nak a farokcsigolyái még jelen vannak, de az alkar- és lábszárcsontok sincsenek még összeforrvá. A valódi farkatlan kétéltűek legősibb képviselői a jurától ismertek (pl. *Nothobatrachus*). Európából leírt discoglossida nemzetségek az *Eodiscoglossus* (jura-kréta) és a *Latonia* (oligocén-pleiocén), míg az ásólábú békák ősi formája az *Eopelobates* (eocén-pleiocén). Az anuráknak egyetlen kihalt családjukat ismerjük, a Palaeobatrachidae-kat (felső kréta – pleisztocén). Ezek egyik képviselőjét a *Pliobatrachus*-t a nagyváradi melletti Püspökfürdő (Betfia) lelőhelyről írták le.

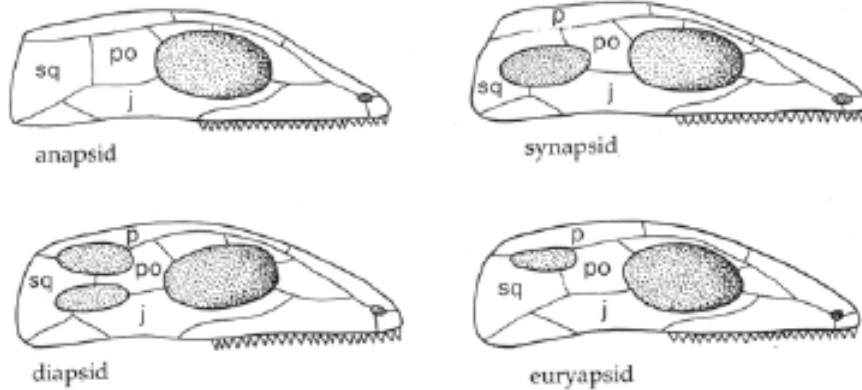
Reptilia osztály

A hüllők tüdővel lélegző Tetrapodák. Hallócsontjaik száma 1 (columella), állkapcsuk több csontból áll, kikülönült nyakcsigolyáik vannak (atlas, axis) és a kereszttájék két vagy több csigolyából áll. A szaporodás tojásokkal történik, metamorfózis nélküli. A tojásban sok szikanyagot találunk. Az embriót kettős magzatburok védi (amnion és chorion). A kettő között kialakuló húgyhártya (allantois) kezdetben a vizeletet raktározza, később tüdőként működik. Az ivadékok a nőstény testében is kikelhetnek (ovoviviparia). Az embriónak még megvan a kopoltyúzacszkója, de hiányzik a kopoltyúlemez és a kopoltyúnyílás.

A hüllők bőrében nincsenek verejtékmirigyek és hiányzik az oldalszerv. A látás csoportonként változhatott. A repülőhüllők látása feltehetően fejlettebb volt a többi hüllőkönél. A szaglás pedig egyes csoportoknál (pl. dinoszauruszok) szintén fejlettebb lehetett. Az agyvelő rendszerint nem éri el a testsúly 1%-át. Ezt kívülről a dura mater védi, amely nem fosszilizálódik, ezért nem lehet pontosan meghatározni az egyes kihalt csoportok agyfelépítését. Az előagynak két agyfélteke van, a szürkeállomány már elkülönül a fehérállománytól. A köztiagy kapcsolatban állhat a fejtetői szemmel, amely fényérzékelő tulajdonsággal rendelkezik. Az agyból tizenkét agyideg ágazik el. A mai hüllők szíve négyüregű, de az artériás és a vénás vér bizonyos fokig még keveredik, amely egyik oka lehet a poikilotermiának (változó testhőmérsékletnek). Ugyanakkor feltételezhető, hogy egyes kihalt csoportok rendelkezettek bizonyos fokú hőszabályozó képességgel (homoiothermiával). A

hüllők tüdővel lélegzenek, kiválasztószervük pedig a kloákába nyíló utóvese (metanephros).

A hüllők koponyája magasabb és keskenyebb, mint a kétéltűeké. A porcos chondrocranium tropibasicus, vagyis az interorbitális szeptum kialakulásával a koponya a középvonalban összenőtt. A fejlett röpcson (pterygoideum) szilárdabbá teszi a koponyát, mivel összekapcsolja az



ekecsontot (vomer), az ínycsontot (palatinum), a harántcsontot (ectopterygoideum), az alapikcsontot (basisphenoideum) és a négyszögcsontot (quadratum). Az orbitális nyílások mögött halántékablakok alakulhatnak ki. A halántékablak nélkülit sztegális vagy **anapsid** koponyának ne-

vezzük. A **diapsid** koponyán két halántékablakot találunk, amelyek a postorbitale és squamosum csatlakozás alatt és felett alakulnak ki. Ennél a típusnál a felső járomív másodlagosan redukálódhat. Az **euryapsid** koponyán csak a felső halántékablak van jelen, amelyet alulról a postorbitale-squamosum csatlakozás (felső járomív) határol. A **synapsid** típusú koponyán a halántékablak a postorbitale-squamosum csatlakozás alatt van. A halántékablakok lényegében az alsó állkapcsot mozgó halántékizmok tapadását segítik elő (ezek a postorbitale és a squamosum belső oldalára tapadnak). A halántékablakok kialakulása jelentősen megkönnyíti a koponya súlyát. Egyes hüllőknél a szemnyílás és a külső orrnyílás között preorbitalis nyílás is kialakulhat. A nyakszirti tájékon egy nyakszirti bütyök alakul ki, amely rendszerint a basioccipitale és a két exoccipitale hátsó részéből alakul ki.

A koponya egyes hüllőknél akinetikus (a palatoquadratum a koponya alapi részéhez képest mozdulatlan). A streptostyl koponyán a quadratum mozgathatóan ízesül a squamosumhoz. Ha az ízesülés a koponya hátsó részén van metakinesis-ről, ha a parietale és a frontale között alakul ki mesokinesis-ről beszélünk. Az orrüreg és a szájüreg között másodlagos szájpadlás jön létre, amelyet a premaxillare, maxillare, palatinum, vomer és a pterygoideum alkot. Az alsó állkapocs több elemből épül fel. Az articulare a quadratumhoz ízesül.

A hüllőknél rendszerint nemcsak a maxillare és dentale fogazott, hanem a vomer-en, palatinum-on és a pterygoideum-on is lehetnek fogak. A fogak illeszkedése lehet acrodont (a fog alapja az állkapocs peremére nő), pleurodont (a fog az állkapocs belső oldalára nő), prototechodont (a foggyökerek az állkapocs árokszerű mélyedésében helyezkednek el) és thecodont (minden fog önálló

alveolusban helyezkedik el). A hüllők fogzománca homogén szerkezetű, fogukat egész életük során általában folyamatosan cserélik. Egyes csoportoknál a fogak helyett csőr is kialakulhat.

A gerincoszlop csaknem teljesen elcsontosodott. Az intercentrum redukálódik és a pleurocentrum megnyúlt. Az első két nyakcsigolya specializálódott. Az első (atlasz) a fej függőleges, míg a második (axis) a fej oldalirányú elfordítását teszi lehetővé. A vállövben a scapula és a coracoideum elcsontosodott. A clavicula néha hiányozhat. A medenceövben az ilium, ischium és pubis alakja és elhelyezkedése fontos rendszertani bélyeg lehet. A végtagok fejlettsége nagyon változó (másodlagosan redukálódhat). Általában öt ujjban végződnek, de előfordulhat ötnél több ujj is (hyperdactylia) vagy háromnál több ujjperc is (hyperphalangia).

A mai hüllők testfelületét szarupikkelyek vagy lemezek borítják, amelyek az epidermisben keletkeznek. A kihalt hüllők egy részének a testét szőr borította, amely az egyes csoportoknál önállóan alakulhatott ki (Pterosauria, Synapsida). A legősibb hüllők teljesen szárazföldi életmódot folytattak, míg egyes csoportjaik visszatértek a vízi életmódra (Ichthyopterygia, Sauropterygia). Más csoportok sikeresen hódították meg a légteret (Pterosauroomorpha).

Az első hüllőleleteket a felső karbonból ismerjük. Ezidőtájt már megfigyelhető a legősibb anapsid, synapsid és diapsid koponyájú hüllők elkülönülése (mintegy 20, viszonylag kistermetű, rovarévő nemzetség). Felvirágzásuk a felső permben, majd az alsó triászban követhető nyomon, amely feltehetően egybeesik a Pangaea feldarabolódásának folyamatával. A hüllők maximális alakgazdagságukat a felső krétában érték el.

Anapsida alosztály

Teljesen zárt koponyájú, ősi hüllők voltak, a koponyán általában nagy parietális nyílással és két külső orrnyílással. A koponyatető fedőcsontjai gyakran erősen díszítettek voltak. A hátsó fülbe-metszés már hiányzott, míg az állkapocs ízesülésében szerepet játszó quadratum függőleges helyzetű volt. A fogak rendszerint kúp alakúak és protothecodont típusúak voltak. A csigolyák idegív-szárai hát-hasi irányban lapítottak voltak, rövid tövisnyúlvánnyal. A csigolyatest amphicoel típusú volt, míg a gerinchúr egész életen át megmaradt.

A felső karbontól a felső triászig éltek. Virágkoruk az alsó permre tehető. Ez a csoport egyes rendszerezők szerint összekötő kapocs lehetett a kétéltűek és a fejlettebb hüllő csoportok között. Fő elterjedési területük a mai Dél-Afrika, Texas és Kelet-Európa.

Cotylosauria rend

A Cotylosauriak közé három alrendet sorolnak, ezek a: Captorhinomorpha, Procolophonia és a Pareiasaura.

A **Captorhinomorphák** (felső karbon – perm) kistermetű rovarevők voltak, viszonylag széles koponyatetővel, keskeny orral és hosszú gyíkszerű farokkal. Állkapcsuk hátul, közvetlenül a nyakszirti bütyök mellett ízesült a felső fogsor magasságában. A végtagok elálltak a testüktől. Elsődlegesen szárazföldi állatok voltak. Egyik előkerült leletük (*Hylonomus*) egy pecsétfa (*Sigillaria*) korhadt üregében pusztult el. Más nemzetségeik a *Captorhinus* és a *Romeria*. Egyes permkori leleteken már megfigyelhető a felső halántéklak kialakulása (*Araeoscelis*, *Millerosaurus*, *Bolosaurus*).

A **Procolophoniák** (felső perm – felső triász) apró gyíkszerű Cotylosauriak voltak, rövid, kihegyesedett orrú koponyával, amelynek hátsó részét csonttüskék borították. Feltehetően hegyes orrúkkal a földben túrkálva különböző ízeltlábúak után kutattak. Ismertebb nemzetségeik a *Procolophon*, *Owenetta* és a *Hypsognathus*.

A **Pareiasauriak** (középső perm – alsó triász) nagyméretű Cotylosauriak voltak, elől lekerített, masszív, erősen díszített koponyával (a díszítés dermális eredetű volt). Az állkapocs ízesülése a nyakszirti bütyök előtt, a felső fogsor szintje alatt volt. A fogak egyformák, laposak, és fogazott szélelűek voltak. A végtagok rövidek és a törzs alatt helyezkedtek el, az ujjpercek pedig szélesek voltak. A háti részen dermális páncéllemezt viseltek. Lomha mozgású növényevő mocsárlakók lehettek. Ismertebb képviselőik a *Pareiasaurus*, *Bradysaurus* és a hátul hosszú szarvakat viselő *Elginia*.

Testudines rend

A teknősök kétrészes teknővel védett, rövidtörzsű, anapsid koponyájú gerincesek. A koponyán a foramen parietale hiányzik, az orbitális nyílások pedig a koponya közepe tájékán vannak. Az állkapocsban a fogakat csőryszerű szarukáva helyettesíti. Csigolyáik rendszerint előlvájtak. A vállöv csontjai a bordák alatt vannak, míg a mellcsontjuk hiányzik. A teknő két részből áll (plastron és a



Testudo

carapax), amely másodlagos bőrcsontokból és felhából származó külső szarulemezekből áll. A hátpajzs összenő a bordákkal, vagy a csigolyák tövisnyúlványaival, valamint a vállövel és a medenceövvel. A mellvért a claviculához és az interclaviculához kapcsolódik. A carapax és a plastron a plastralis

hiddal kapcsolódik egymáshoz. A teknősök származástani helyzete vitatott. Egyesek nem Anapsida-nak, hanem módosult koponyájú Diapsida-nak tekintik és a Lepidosauromorpha, valamint az Archosauromorpha rokonainak tekintik őket.

A **Proganochelydidák** a legősibb, triász kori teknősök voltak, széles hátpáncéllal, amely összeforrt a mellvérttel. Nyakukat nem tudták a teknőbe visszahúzni. A szápadláson kis gumósszerű fogakat viseltek, de csökevényes fogakat találunk az állkapcsokon is. A medenceövnek nem volt szoros kapcsolata a páncéllal. A végtagok futásra és ásásra is alkalmasak voltak. A farok hosszú volt. A *Triassochelys* és a *Proganochelys* a németországi Keuper rétegekből került elő.

A **Cryptodirák** nyaka „S” alakban függőleges irányban visszahúzható a teknőbe. A felső jurában jelennek meg, virágkoruk a felső krétától máig tart. A felső jura kori *Thalassemys* tengeri életmódhoz alkalmazkodott. Az 5 m hosszúságot is elérő *Meiolania* a pleisztocénben pusztult ki.

A **Pleorudirák** oldalirányban hajtják fejüket a páncél alá. A felső jurában jelennek meg (pl. *Platychelys*) és jelenleg édesvízi környezetben élnek.

Placodontomorpha alosztály

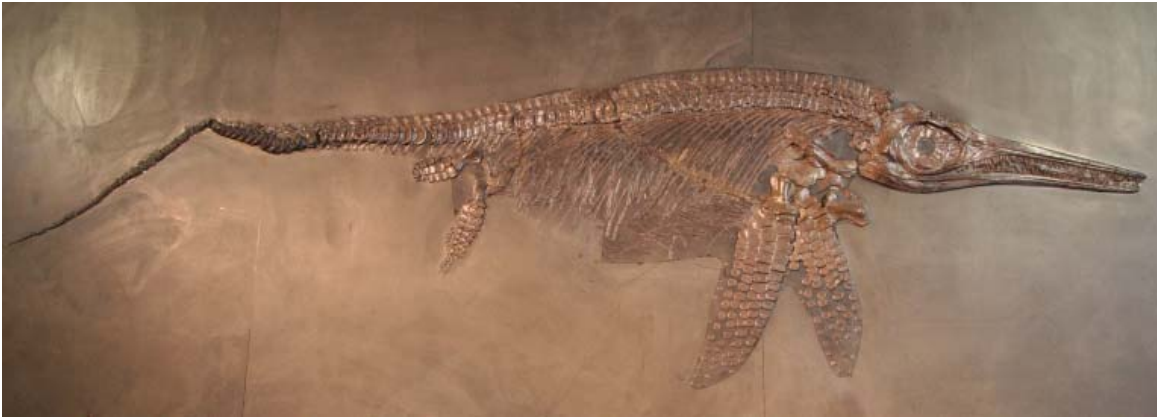
Koponyájuk akinetikus, amelyen felső haléntéklapot találunk (Euryapsida). A foramen parietale tágas volt. Fogazatuk thecodont és heterodont volt. Az elülső fogak megnyúltak és mély alveolusokban ültek. Ezzel szemben az állkapocs hátsó részén és a szápadcsonton széles, kavics-



szerű őrlőfogakat találunk. Csigolyáik amphicoel típusúak, bordáik szélesek és erőteljesek voltak. A hasi bordák is nagyon fejlettek voltak. A végtagok a vízi életmódhoz alkalmazkodtak (rövid végtagcsontok). Testüket kívülről dermális eredetű páncél borította, amely kicsi, hatszögletű lemezekből állt. A páncél soha nem nőtt össze a csigolyákkal és a bordákkal. Többségük sekélytengeri (pl. *Psephoderma*, *Placodus*, *Placochelys*) de ismeretes édesvízi nemzetség is (*Henodus* – triász). A kavicsfogú álteknősök egy viszonylag szűk elterjedési területről ismertek Európában (Germán-medence, alpi terület, a Földközi-tenger keleti és déli pereme).

Ichthyoptery-**gia** alosztály

Felső halántékablakú, megnyúlt, keskeny orrészű, nagy szemű, a



Ichthyosaurus tengeri életmódhoz a legmesszemenőbben alkalmazkodott Tetrapodák voltak.

Koponyájuk akinetikus volt. A foramen parietale előretolódott a frontale és a parietale határára. A supratemporale nagyon nagy volt és kapcsolatban állt a squamosummal. A hallójáratban a szokatlanul fejlett stapes a quadratumhoz kapcsolódott. Az alsó állkapocs hat csontelemből állt, amelyben nagyszámú egyforma, hegyes, kúp alakú fogat találunk. A dentin szerkezete a Labyrinthodontákra emlékeztet. Pleurocentralis csigolyáik amphicoel típusúak voltak, a neurális ívek nem nőttek össze a csigolya testtel (rhachitom). Csak az első két nyakcsigolya alakja tér el a többitől. Ez a két csigolya összenőhetett (az állat nem tudta elfordítani a nyakát). A hasi bordák erőteljes bordakosarat alkothattak. A stylopodium és a zeugopodium lerövidült, ezzel szemben a kéz és lábcsontok száma megnőtt. Az ujjpercek száma felülmúlhatta valamennyi Tetrapodáét. Farokúszójuk vertikálisan helyezkedett el. Elevevülők voltak (viviparia). Virágkorukat az alsó jurában érték el. Az ősi formák kisméretűek (1-2 m), míg a fejlettebbek elérhették a 16 m-t is. Az ősi formákhoz tartozó *Mixosaurus*-nak (triász) külső orrnyílását nem a lacrimale, hanem a maxillare dorsalis nyúlványa határolta. A gerincoszlop egyenes, a mellső végtag ötujjú, a hátsó fejlettebb volt (a krokodilokhoz hasonlóan mozoghatott). A *Grippia* (középső triász) hátsó fogai még gumószerűek voltak, mellső végtagja háromujjú volt, farokúszója lefele hajlott, a hátsó végtagja viszonylag fejlett volt. Az alsó jurára jellemző *Ichthyosaurus* külalakja a delfinre emlékeztet leginkább.

Sauropterygomorpha alosztály

Akinetikus koponyájú hüllők voltak, másodlagosan felső halántékablakkal (ősi diapsidáktól származhattak) és evezőszerű, ötujjú végtagokkal. A parietale és a frontale keskeny volt. A parietalen volt halántékablak. A külső orrnyílás hátrafelé tolódott a szemnyílás közelébe. A két kiterjedt pterygoideum leszűkítette az interpterygoidális nyílást. A fogak kúp alakúak, egyformák és önálló fogmederben ültek. A bordák egy fejjel ízesültek a csigolyákhoz. A hasi bordák kosárszerűen védték a testüreget. A függesztőövek dorsalis elemei fokozatosan redukálódtak, a ventrálisak megerősödtek.

A végtagok ötujjúak voltak, az ujjpercek száma a későbbi csoportoknál megnőtt (hyperphalangia).

Mozgásukban leginkább fókákhoz hasonlíthatnak. Feltehetően kimásztak a szárazföldre és ott rakták le tojásaikat. A felső perm-től a kréta végéig éltek. A *Nothosaurus* partközeli vizekben vadászott; többek között az Élesd melletti anizuszi rétegekből került elő. A *Plesiosaurus* (liász) elérhette az 5 m-es hosszt, míg az *Elasmosaurus* (felső kréta) a 12 m-t is. Ez utóbbi nyakcsigolyáinak a száma elérhette a 76-ot. Mindkét nemzetség a nyílt tengereken vadászott.

Eosuchiamorpha alosztály

Gyíkszerű ősi diapszidák voltak. Koponyájuk kinetikus, állkapcsukban apró thecodont fogak ültek, végtagjaik öt ujjban végződtek. Feltehetően ragadozó életmódot folytattak. A felső karbontól a középső triászig éltek. Tőlük származtatják a Lepidosauria-kat, az Archosauria-kat, de egyes feltevések szerint belőlük származhattak a Sauropterygomorphák és Pterosauiomorphák. A szárazföldi ősi Eosuchiák jellemző alakjai a *Petralacosaurus* (felső karbon, Kansas) és a felső permkori *Youngina* (Dél-Afrika). A *Weigeltisaurus* (felső perm, Európa) siklórepüléssel mozgott, míg a *Tanystropheus* (triász) vízközeli környezetben élt. Ez utóbbi nyakcsigolyái erőteljesen megnyúltak (hattyúnyakú ősgyík).

Lepidosauria alosztály

Ősi Diapsidák, amelyek alsó (esetleg mindkét) halántéklablaka elcsökevényesedett. A quadratum és a squamosum összenőtt vagy mozgathatóan ízesült egymással. A szájpadcsonatok is mozgathatóan ízesültek egymással. Legtöbbjük ragadozó. Köztük vannak tojásrakók vagy eleventojók is. A perm-ben jelentek meg, virágkoruk a felső krétától máig tart.

A **Rhynchocephalia** rendbe gyíkszerű Lepidosauriák tartoznak, ősi, diapszid koponyával és specializált állkapoccsal. A quadratum szilárdan rögzül a koponyához. Van parietalis foramen. Az állkapcsón acrodont fogakat találunk, a premaxillare és dentale csúcsán pedig esetleg méregfogakat. A triásztól máig élnek. Új-Zéland három kis szigetén él a *Sphenodon punctatus*, amely éjszaka vadászik (optimális testhőmérséklete 12 °C).

A **Squamata** rend kinetikus koponyájú, módosult diapsid hüllőket tömörít. A quadratum mozgathatóan ízesül a squamosumhoz (streptostylia) és a koponya hátsó csontelemei is mozgathatóak (metakinetikus ízesülés), a parietale és a frontale pedig között mesokinetikus ízesülés alakul ki. Az alsó állkapcsok is mozgathatóan ízesülhetnek egymással (streptognathia). A fogazat acrodont vagy pleurodont. A maxillare-n méregfogak alakulhatnak ki. Az ősi csoportoknál amphicoel, a



Palaeopython

fejlettebbeknél procoel csigolyákat találunk. A vállöv és a medenceöv másodlagosan visszafejlődhet. A Squamaták a permben jelentek meg.

Az **Eolacertiliák** kistermetű, gyíkszerű Squamaták voltak. A quadratum már mozgathatóan ízesült a squamosumhoz, a fogazatuk pedig izodont volt. A permből ismeretes az ősi bélyegeket hordozó *Paliguana*, míg a *Kuehneosaurus* (európai triász) és az *Icarosaurus* (amerikai triász) a bordáik kifeszítésével siklórepülésre voltak képesek.

A **Lacertiliák** koponyacsontjai még összenőttek, de a quadratum ízesülése már strep-

tostyl. A parietális nyílás és a felső halántéklablak többnyire jelen van.

A felső jurától ismeretesek és ma is élnek. A tapadógyíkok (Gekkota) egyik jurakori képviselője az *Ardeosaurus*. A leguánfélék (*Iguania*) a felső jurától máig élnek. A Scincomorphák egyik felső jura képviselője a *Paramacellodus*, de ide tartoznak az európai gyíkok is (*Lacerta*). Az Anguimorphákhoz nemcsak a mai lábatlangyíkok (*Anguis*, *Pseudopus*) tartoznak, hanem a varánuszok (*Varanus*, *Megalania*) és egy másodlagosan tengeri életmódra áttért csoport a Mosasauridae is (tengeri varánuszok). Ez utóbbiak a felső kréta jellegzetes ragadozói voltak, esetenként elérték a 12 m-es testhosszat is. Jellegzetes képviselőik a *Mosasaurus* és a *Platecarpus*.

A **Serpentes** (kígyók) teste megnyúlt, végtagjaik elcsökevényesedtek. Koponyacsontjaikon megfigyelhető a strepostylia. Egyeseknél a medenceöv csökevényes formában megmaradt (pl. Boidae - *Palaeopython*). Az alsó krétától napjainkig ismertek. Az eddig ismert legősibb kígyó a *Lapparentophis* az algériai alsó krétából ismeretes. A Dél-Amerika felső krétájából ismert *Dinilysia patagonica* már a Boidae család jellegét hordozza magán. Európa paleogénjét általában a boa-félék, míg a neogént a siklófélék uralták. Ez utóbbiak legnagyobb része Ázsiából vándorolt Európába. A viperák az alsó miocénben jelennek meg Európában (*Macrovipera*, *Vipera*).

Archosauria alosztály

Az Archosauriákhoz akinetikus koponyájú diapsid hüllők tartoznak. Alsó halántéklablakuk

sohasem nyílik ki és nincs parietális nyílásuk. Jellemző a preorbitális nyílás. Koponyájukon nincs supratemporale és a külső orrnyílásnak nincs kapcsolata az állcsonttal. A fogazat thecodont típusú, hegyes görbült és oldalról lapított fogakkal. Fogak csak az állcsonton és az állkapocsban vannak. A biped mozgásúaknál a vállöv és a mellső végtag fejletlenebb. A vállövben a cleitrum hiányzik. A medenceövben a keresztcsont fejlett, a pubis és az ischium pálca alakú és az iliummal hármassugarat alkot. A hátsó végtag 5. ujjá elcsökevényesedik, a harmadik ujj viszont megerősödik.

Az Archosauriák döntő többsége szárazföldi. A felső permben jelennek meg és virágkoruk a mezozoikumban volt. Jellegeik alapján ide sorolhatók a Thecodontia, Crocodylia, Saurischia és az Ornithischia rendek. Ma egyetlen rendjük él: a Crocodylia.

Thecodontia rend

Ósi preorbitális nyílású Diapsidák, amelyeken az Archosauria bélyegek csak részben alakultak ki. Belőlük származtathatók a Crocodylia, Saurischia és az Ornithischia rendek.

A **Proterosuchiák**nak még megvan a kis parietális nyílásuk, a fogak subtechodontok és a pterygoideumon is lehetnek apró fogak. Az elülső háti bordák még három ízesülési fejjel kapcsolódnak a csigolyákhoz. A humerus rövid de a Proterosuchiák még négy lábon jártak. A felső-permtől az alsó-triászig éltek. Az *Archosaurus* a felső permében élt.

A **Pseudosuchiák** fogazata már thecodont. Végtagjaik hosszabbak mint a *Proterosuchusok*-é volt és egyes csoportok már áttértek a kétlábon való járásra. Kizárólag a triászban éltek. Az *Euparkeria* az alsó-triászban (félméteres), a *Rauisuchus* a középső-triászban (3-4 m), míg az *Ornithosuchus* a felső-triászban élt (kb. 4 m).

A **Phytosauriák** krokodilszerű Thecodontiák voltak. Koponyájuk lapos, a külső orrnyílás a szemnyílás közelében, a koponya kiemelkedő részén volt. A fiatal példányokon még jelen volt a parietális nyílás. A testet kívülről bőrpáncél védte. A felső triászban folyó- és tengervízi környezetben vadásztak (pl. *Rutiodon*).

Crocodylia rend

Megnyúlt koponyájú Archosauriák visszafejlődött preorbitális nyílással és másodlagos szájpaddal. A parietális nyílás hiányzik. A felső halántéklak kicsi, az alsó pedig hátrafelé nyitott. A



Diplocynodon - Messel

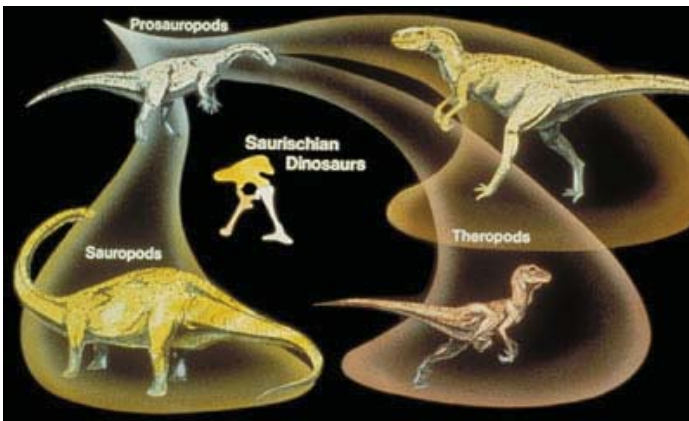
külső orrnyílások a koponya elülső részén vannak és látszólag összenőttek. A mély fogmederben ülő fogak közül a hátsók csúcsa kiszélesedhetett. A csigolyák a pleurocentrumból képződnek és procoel típusúak. A bordák két fejjel ízesülnek a csigolyákhoz. A mellső végtag rövidebb mint a hátsó. A combcsont függőlegesen helyezkedik el, ezért a szárazföldön a törzs felemelkedik a talajról. A hátsó végtagon az 5. ujj csökevényes. Dermális csontlemezekből álló háti- és hasi páncéljuk van. A középső triásztól kezdődően máig élnek. Virágkoruk a felső-krétában volt.

A **Protosuchiák** ősi, kistermetű Crocodyliák voltak, még másodlagos szájpaddalás nélkül. A külső orrnyílások még elkülönültek, a szemek pedig oldalt helyezkedtek el. A csigolyák amphicoel típusúak voltak, a külső páncél pedig fejlett volt. A triászban élt *Protosuchus* (1 m) az arizonai triászból ismeretes.

A **Mesosuchiáknál** már kialakult a másodlagos szájpaddalás (premaxillare, maxillare, palatinum alkotja). A csigolyák itt platycoelek voltak. Az alsó-jurában jelennek meg és az alsó-eocénben haltak ki.

Az **Eusuchia** szájpaddalása a legfejlettebb (a palatinum összenőtt a pterygoideummal). A külső orrnyílások összeolvadtak. A presacrális csigolyák procoelek és a nyaki csigolyákon ventrális taréj van. A hátpáncél fejlett. A *Crocodylus* nemzetség a paleocéntól, az *Alligator* az alsó oligocéntól, míg a *Gavialis* a miocéntól ismeretes. A *Diplocynodon* középső miocénban pusztult ki Közép-Európából.

Saurischia rend



A "hüllő medencéjű" dinoszauruszok koponyáján nagy preorbitális nyílást, a mellső végtagon rövid kéztőcsontokat találunk. Az 5. ujj (esetleg a 4. is) elcsökevényesedhet. Farkuk hosszú volt és a testüket nem borította bőrpáncél. A halántéklaplakpár fejlett volt, másodlagos szájpaddalás nem alakult ki. A thecodont fogak

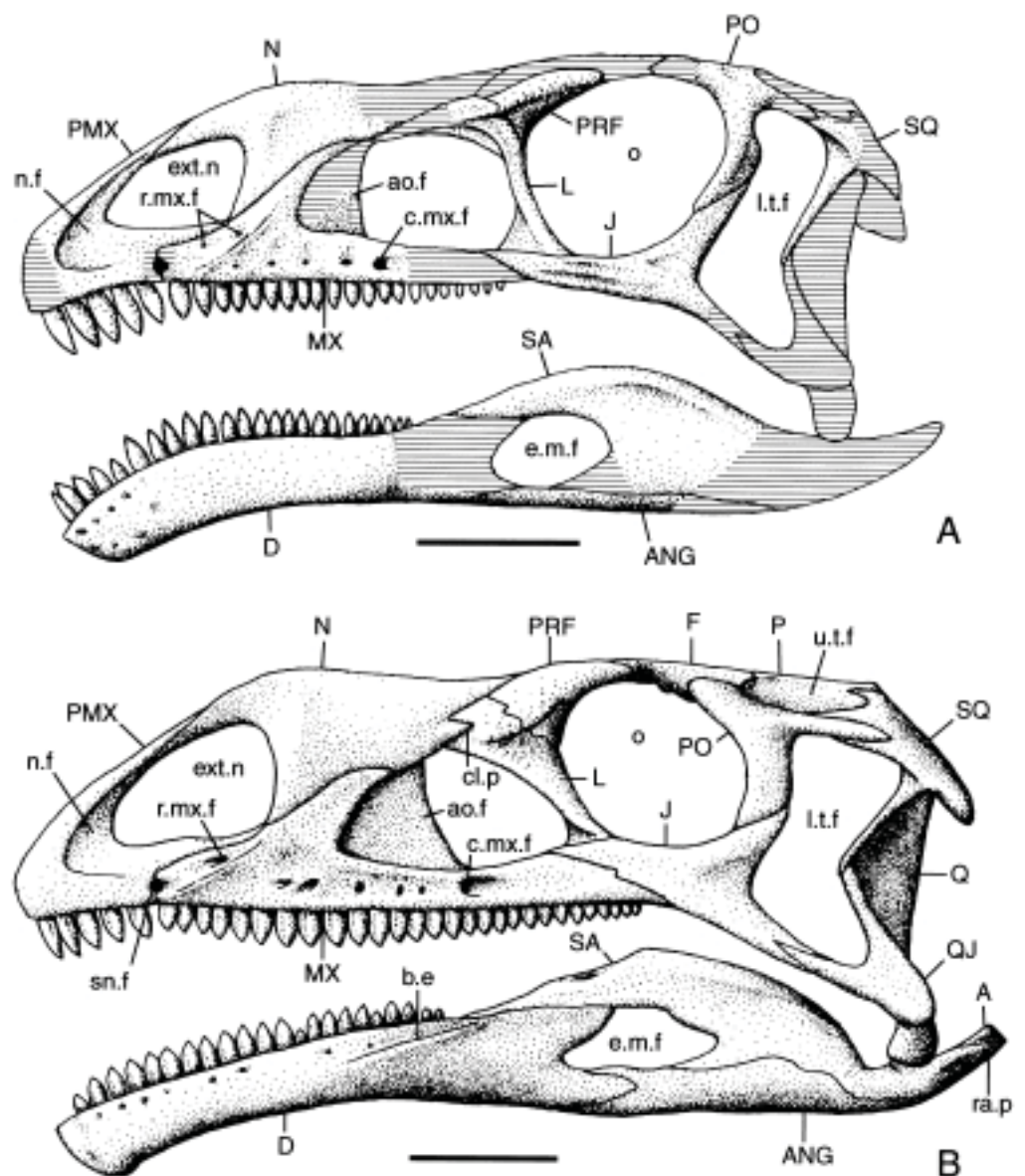
egyszerű felépítésűek, az állközti csonton 3-5, az állkapocsban 15 fog volt. A csigolyák platycoelek voltak, a presacrális csigolyák száma általában 23-25. A bordák két fejjel ízesültek a csigolyákhoz. A vállövben a lapockacsont alsó része előredomborult. A medenceövben a pubis keskeny és megnyúlt, előre és lefele irányult. A hátsó végtag rendszerint hosszabb volt mint a mellső, ujjon járók (digitigrad) voltak. A két lábon járó Saurischiák lábnyoma a madarakéra emlékeztetett leginkább. A Saurischiák egy része ragadozó, egy része növényevő, de mindenevő is akadt köztük. A Saurischiák

a középső-triász karni emeletében jelentek meg és feltehetően a Pseudosuchiáktól származtak. Virágkorukat a felső krétában érték el.

A **Theropodák** elől megnyúlt koponyájú Saurischiák voltak, előretolódott külső orrnyílással, hosszú állkapoccsal, lapos fogakkal (esetleg fog nélkül is). Általában két lábon járó ragadozók voltak. A mellső végtagon az ujjak száma redukálódhatott, míg a hátsó végtagokon a lábúcsontok megnyúltak és az ezekhez kapcsolódó ujjak is fejlettek voltak. A középső triászban jelentek meg és jelentős fejlettséget érnek el a felső triászban, majd a felső krétában. A Coelosauriák (középső-triász – felső-kréta) gyorsan mozgó ragadozók voltak, gyíkokkal, rovarokkal, apró emlősökkel táplálkoztak. Csontjaik üregesek voltak. A *Compsognathus* (60 cm, felső jura – Solnhofen) gyomrában pl. gyíkcsontokat találtak. A krétaidőszak végén élt *Ornithomimus* (kb. 4 m) állkapcsában szarucsórt találunk. Az *Oviraptor*-ról feltételezik, hogy más fajok tojásaival táplálkozott (fészekrabló). A Carnosauriák (felső-triász – felső-kréta) nagytermetű kétlábon járó ragadozók voltak, tömör csontozattal és nagy fejjel. Fogaik laposak, hegyesek és görbék voltak,

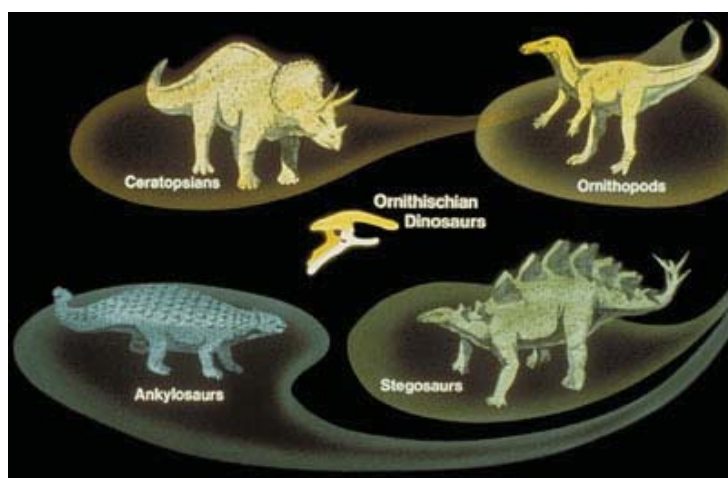
szélükön fűrészperemmel. Nagy zsákmány megragadására voltak képesek. Egyes feltevések szerint dögevők is lehettek, mivel ez a testfelépítés nem tette lehetővé a ragadozóknál szükséges gyors helyváltoztatást. A 15 m hosszú *Tyrannosaurus* a felső-krétában élt.

A **Sauropodomorphák** általában nagyon nagytermetű Saurischiák voltak,



kis koponyával, hosszú nyakkal és ugyancsak megnyúlt ostorszerű farokkal. A felső-triászban jelentek meg és virágkoruk a kréta végéig tartott. A Prosauropodák a felső triászban jelentek meg, majd az alsó-jurában világszerte elterjedtek. A felső-triászból ismert *Plateosaurus*-nak tömött hátsó végtagja volt, amelyre ránehezelve két lábra is felemelkedhetett. A Sauropodák nagyon nagy méretűek voltak, kis koponyával (elérhették a 30 m-t és a 100 t súlyt). A nyakcsigolyáik (12-17) megnyúltak, hátulváltak és könnyű felépítésűek voltak. A végtagok masszívak és oszlopszerűek voltak. A mellső végtag kivételesen hosszabb lehetett mint a hátsó (pl. *Brachiosaurus*). Az észak-amerikai felső jurából ismeretes a 25 m hosszú *Diplodocus* és a 18 m hosszú *Atlantosaurus*.

Ornithischia rend



Az Ornithischiák “madármedencéjű dinoszauruszok” voltak, kis preorbitális nyílással. Az állkapocs elől csőrben végződött. Az állkapcsón kialakulhatott egy új csontelem a predentale. A fogazat általában előlről hátrafelé haladva csökevényesedett el. A premaxillare általában fogatlan volt. A fogak oldalról lapítottak (levélszerűek) voltak, fűrészkes peremmel.

Általában 10 nyakcsigolyájuk, 15-18 hátcsigolyájuk és 4-11 keresztcsigolyájuk volt. A mellső végtag sohasem csökevényesedett el annyira, mint az megfigyelhető volt a Saurischiáknál. A medenceövben a pubis derékszögben hátrafelé fordult és az ischiumhoz hasonlóan hátrafelé és lefelé irányult. A pubisnak kialakult egy előreirányuló nyúlványa a processus praepubicus (az eredetileg háromágú medence így négyágúvá vált). Az Ornithischiák két lábon járó őseiktől származtak és csak másodlagosan tértek vissza a négylábos való járáshoz.

Az **Ornithopodák** kétlábon járó, páncélozatlan Ornithischiák voltak, különleges csontmegvastagodás nélküli koponya-felépítéssel. A koponyán mindkét halántékablak megvolt. A premaxillare fejlett volt, ezzel háttérbe szorítva a maxillare-t. A hátsó végtag madárszerű felépítésű, csökevényes 5. ujjal. Szárazföldi növényevők voltak, amelyek a középső triászban különültek el a Pseudosuchiáktól. Belőlük származtathatók a különböző négylábos járó alakok. A felső triász – alsó jura időszakban a Heterodontosauridae és Fabrosauridae, míg a felső jura – felső kréta közötti időszakban a Hypsolophodontidae és Iguanodontidae képviselői voltak a jellemzőek. A *Heterodontosaurus* premaxillare-jában még három-, ragadozókra jellemző szemfog volt. A maxillare-n sűrűn

elhelyezkedő őrlőfogak már a növényevőkre voltak jellemzőek. Az *Iguanodon* (9 m) premaxillare-ja már fogatlan volt (peremén valószínűleg szarulemezzel). A maxillare és dentale fogai egy sorban ültek és az elkopott fogak pótlódtak. A mellső végtag viszonylag fejlett volt és az 5. ujj árszerűen kihegyesedett és felfelé irányult. A *Camptosaurus* (7 m) többek között ismeretes a Cornet-i (Bihar megye) alsó-kréta lelőhelyről is. Az *Anatosaurus* (Hadrosauridae) (10 m) kacsacsőrűszerű állkapcsai voltak, a hátsó részen lévő vertikális fogsorokkal. A wyomingi leletek alapján kiderült, hogy az állat fenyőfélékkel táplálkozott.

A *Stegosauriák* négylábon járó páncélozott Ornithischiák voltak, kicsi és megnyúlt koponyával, a háti oldalon pedig fejlett tüske vagy lemezsorral (feltehetően hőszabályozásban játszhatott szerepet). A premaxillare fogatlan, az állkapocs elülső része csőrben végződött. A nyakcsigolyák száma rendszerint 10, a hátcsigolyáké 17, míg a keresztájékon 4-5 csigolyát találunk. A hátsó végtagok sokkal fejlettebbek voltak mint az elsők. A felső-triásztól az alsó-krétáig éltek. A *Stegosaurus* elérhette a 9 m-t is. Farokrészén mindössze két pár szétálló tüske volt.

Az **Ankylosauriák** fejlett hátpáncélú, lapos testű Ornithischiák voltak. Koponyájuk rövid és széles volt. A felső halántéklak másodlagosan bezárult és az alsót is páncél borította, vagy az is bezárult. Az állkapocsban nem volt predentale. A medenceövben az ilium előrenyúlt, a pubis elcsökevényesedett és a prepubis hiányzott. Az erőteljes végtagok rövidek voltak és patában végződtek. Feltehetően növényevők voltak. Szoros rokoni kapcsolatban álltak a *Stegosauriák*kal. Virágkorukat a felső krétában érték el. Az ebben az időszakban élt kanadai *Scolosaurus*-t (5 m hosszú, 1,7 m széles) Nopcsa báró írta le.

A **Ceratopsiák** „orrszarvúszerű dinoszauruszok” voltak, hatalmas koponyával és hátsó csontgallérral. A halántéklakok csökevényesek voltak, majdnem teljesen bezárultak. A szemnyílás előtti koponyarész keskeny és megnyúlt. A dentale előtt volt predentale, az állkapcsokat pedig szarucsőr borította. A nasale-n szarvak alkulhattak ki, akár csak a szemnyílás mögötti postfrontale-n is. Az állkapcsokban 15-40 fog helyezkedett el. Minden fog alatt 7-8 pótfog volt. A nyakcsigolyák száma 9, a háti tájékon 12 csigolya, míg a keresztájék 10 összenőtt csigolyából állt. A *Ceratopsiák* növényevő dinoszauruszok voltak és kizárólag a felső-krétából ismertek. Mongóliából ismeretes



Triceratops

a *Protoceratops* (2 és fél méter), amelynek a fészke is megmaradt az embriók egyes csontjaival. A nasale-n és a postfrontale-n szarvkezdeményekkel rendelkezett. A *Triceratops* a 8 m hosszúságot is elérte, amelynek az orrcsontján egy, a postfrontale-n két szarvképződménye is kialakult.

Pterosauiomorpha alosztály



A Pterosauiomorphák könnyű csontvázú repülő hüllők voltak (a csontok pneumatikusak voltak). Diapsid koponyájuk akinetikus, nagy preorbitális nyílással és megnyúlt 4. ujjal. Koponyájuk a törzshöz viszonyítva nagy volt. A szemüreg előtti rész kihegyesedő, a mögötte lévő rész rövid volt. Mindkét háltékablak jelen volt, de hiányzott a parietális nyílás. Fogazatuk theco-

Rhamphorhynchoidea pterozsaurusz

dont típusú volt. A legfejlettebbek csőrszerű állkapcsában nem voltak fogak. Az agy fejlett volt (ezen belül a különösen a repülés koordinálásában nagy szerepet játszó kisagy). A fejlettebb csoportoknál a nyakcsigolyák összenőttek egymással, a fejlett mellcsontnak pedig kiugró csonttársa volt. A medenceöv csontjai összenőttek és volt prepubis-uk. A bőrvitorlát (patagium) a 4. ujj megnyúlt ujjpercei feszítették ki repüléskor. A felkar és az alkar között is kialakulhatott bőrvitorla (protopatagium). E mögött helyezkedett el a nagy bőrvitorla (chiropatagium), amely a törzshöz nőtt. A hátsó végtagok és a farok között helyezkedett el az uropatagium. A Pterosauiomorphák testét szőr borította (2-6 mm hosszú szőrszálakkal). Általában a tengerpart közelében éltek, ahol halakkal táplálkoztak. A sűrű fogazattal rendelkezők planktonevők, míg a nagyméretűek dögevők lehettek. Általában a Thecodontáktól származtatják őket.

A Pterosauiariarendbe két alrendet sorolnak, ezeket a **Rhamphorhynchoidea** és a **Pterodactyloidea**. A Rhamphorhynchoidea alrendbe ősi, hosszúfarkú, fogazott állkapcsú alakok tartoztak (triász – felső jura). Legismertebb nemzetségük a jurában széles körben elterjedt *Rhamphorhynchus*. A Pterodactyloidea a rövidfarkú Pterosauiariák voltak, módosult fogazattal, vagy fogak nélkül (felső-jura – felső kréta). A felső jurában élta denevérszerű, kistermetű *Pterodactylus*. Az észak-amerikai *Pteranodon* koponyájában a csőrszerűen megnyúlt taréjban folytatódott, amelynek a koponya egyensúlyozásában lehetett szerepe.

Synapsida alosztály

A Synapsidák akinetikus koponyájú, alsó halántéklakú hüllők voltak, rendszerint heterodont fogazattal. A parietális nyílás rendszerint jelen volt, a külső orrnyílások elkülönültek. Másodlagos szájpaddás csak a fejlettebb formáknál alakult ki. A fogazat thecodont, vagy subtechodont típusú volt, a szájpaddáson is lehettek fogak. A csigolyák amphicoelek, illetve amphiplathok voltak. A végtagok mászó (esetleg úszó) életmódhoz alkalmazkodtak. A mellső végtag rendszerint rövidebb volt a hátsónál. Növényevők és ragadozók egyaránt akadtak közöttük. Fő elterjedési területük a Pangaea déli része volt. A Synapsidákat a Captorhinomorpháktól, vagy ezekkel közös ősektől származtatják. A felső-karbonban jelennek meg és együtt éltek a Cotylosauriákkal és a fejlett ősi kétélűekkel. A paleozoikum leggyakoribb hüllőinek számítottak. A Synapsidák közül a Pelycosauriák az alsó permre, a Therapsidák a felső permre és a triászra voltak jellemzőek. A Synapsidák egy kis csoportjából fejlődtek ki az emlősök.

Pelycosauria rend

A Pelycosauriák nagyméretű Synapsidák voltak kis halántéklakkal. Ez lehetővé tette a postorbitale és a squamosum belső oldalára tapadó állkapocsizomzat hatékony működését. A másodlagos szájpaddás ezeknél még nem alakult ki. A fogazat thecodont típusú volt. A fogak kúposak, esetleg oldalról lapítottak, a hátsók pedig gumószerűek lehettek. A hallójáratban a stapes fejlett volt. A csigolyák amphicoelek voltak (27 presacralis, 2-3 keresztjáéki), ventralis intercentrummal. A bordák két fejjel ízesültek a csigolyákhoz. A karbon – perm határon élt *Ophiacodon* mintegy három méter hosszúságú volt és félig vízi életmódot folytatott. A kisméretű *Eothyris* szárazföldi életmódot folytatott (Texas – középső perm). A 3 méter hosszú *Dimetrodon* (alsó perm) csigolyáinak tövisnyúlványai megnyúltak, amelynek a hőszabályozásban lehetett szerepe. Az alsó állkapocs pseudocaninusa a felső állkapocs foghézagába illeszkedett (ragadozó életmódot folytatott).

Therapsida rend

A Therapsidák emlősszerű hüllők voltak, amelyeken az apomorph emlősbélyegek különböző ágakon és időben jelentek meg. Az alsó halántéklak kitágult, majd felfele kinyílt. A fejlett csoportok agyürege megnőtt, amelynek oldalfalát már az epipterygoideum határolta. Ez utóbbi alul összenőtt a basisphenoideummal. A premaxillare, maxillare és a palatinum összenövésével kialakult a másodlagos szájpadd. Emiatt a belső orrnyílás hátrahatóldott. A fogazat heterodont volt elől metszőfogakkal, a ragadozóknál kiemelkedő szemfogakkal. A szemfogak mögött differenci-

álódhattak az előzáfogak és a több csúcsban végződő utózáfogak. A hüllőkre jellemző állandó fogváltást felcserélte az egyre inkább csökkenő számú fogváltás, amely végül is csak egy alkalomra korlátozódott. Az alsó állkapocsban a dentale fokozatosan kiterjeszkedett a hátsó csontelemek rovására. Az eredetileg articulare-quadratum típusú hüllőszerű ízesülés mellett emlősszerű ízesülés is volt (dentale-squamosum kapcsolat). Később a quadratum és az articulare a középfül részévé válik (üllővé, illetve kalapáccsá). A legfejlettebb Therapsidáknál már a dobhártya rezgéseit az articulare továbbította a quadratumon át a stapesnek. A koponya kezdetben egy ízületi bütyökkel, a fejlettekénél már két ízületi bütyökkel kapcsolódott a gerincoszlophoz. A felkarcsontok és a combcsontok általában vízszintesen álltak, de a fejlettebbeknél már a törzs alá kerültek. A csontok szerkezete üreges volt és a növekedésük felnőtt korban leállt, akár csak az emlősöknél. Jellemzően szárazföldi állatok voltak. Kiválóan alkalmazkodtak a Pangaea szélsőséges éghajlatához. Többségük ragadozó volt, de akadtak közöttük növényevők is. A legtöbb Therapsida Dél-Afrika kontinentális összeleteiből (Karoo formáció) ismeretes (felső karbon – triász-jura határ).

Az **Anomodontiák**nak nagy halántéklablaka volt. A másodlagos szájpád még nem alakult ki. Egy nyakszírti bütykük volt. A fogazat heterodont volt (a fogakat csőr is helyettesíthette). Nagytermetű, lomha mozgású növényevők voltak. A *Moschops* (középső perm) elérte a 3 m-t. A *Dicynodon* kb. hód nagyságú volt, míg a nagytermetű *Lystrosaurus* (kb. 3 m) a mai Dél-Afrika, Antarktisz, India, Kína, Európa területéről is ismeretes.

A **Theriodontiák** viszonylag kistermetű Therapsidák voltak, nagy metszőfogakkal és e mögötti nagy szemfoggal. A koponya alapi része vízszintes volt, a fogsor magasságában lévő állkapocs-ízesüléssel és ugyanebben a síkban fekvő nyakszírti bütyökkel. A Theriodontiák elsődlegesen ragadozók voltak. A középső-permben jelentek meg és a középső-jurában haltak ki. A *Cynognathus* (Dél-Afrika, középső-triász, 2 m) orra keskeny, halántékrésze rövid volt, halántéklablaka magasan feküdt. A felső állkapocsban négy-, az alsóban három metszőfog foglalt helyet. Az erőteljes szemfog mögött 10-, hátrafelé fokozatosan megerősödő fog következett. Ezekben a középső kúp előtt és mögött járulékos kúpok alakulhattak ki. A *Tritylodon* (Dél-Afrika, felső-triász) halántéklablaka összenőtt az orbitális nyílással. A zápfogaknak több gyökere volt és a fogváltás csak egyszer következett be. Az állkapocsban nem volt szemfog (növényevő életmódra utal). A másodlagos szájpádlás már kialakult és két nyakszírti bütyökkel rendelkezett (emlős bélyeg). A columella egyszerű volt, az alsó állkapocs ugyanakkor még több csontból épült fel, és az articulare a quadratum-hoz ízesült (hüllő bélyeg).

A madarak testét toll fedi (synapomorph bélyeg), amely a gerincesek epidermiszének legsajátosabb formája. A toll a hüllők pikkelyével homológnak tekinthető, bár a két képződmény között átmeneti formát nem találtak. A központi idegrendszer nagyon fejlett. Az előagy agyféltekéi ráborulnak a középagyra. A kisagy terjedelmes. Az agyból 12 pár agyideg indul ki. A madarak látása nagyon fejlett. A szemet elcsontosodott scleragyűrű védheti. A hallás és a szaglás kevésbé fejlett. A madarak fogazatát csőr helyettesíti. Szívük négyüregű, testhőmérsékletük állandó. Kiválasztószervük a kloákába nyíló utóvese. Húgyhólyagjuk nincs. A madarak csontvázára a pneumatikus felépítés és a csontok összenövése jellemző, amely könnyebbé és szilárdabbá teszi a vázat. A quadratum mozgathatóan (két fejjel) ízesül az agykoponyához. Az ethmoideum és a mesethmoideum között szintén mozgatható ízesülést találunk. A postfrontale és a postorbitale, valamint az ectopterygoideum hiányzik. Nincs parietális nyílásuk. Az orbitális nyílás előtt a dinoszauruszokra emlékeztető preorbitális nyílást találunk, míg az orbitális nyílás mögötti halántékárok a diapsid típusú koponya halántékablakainak felel meg. A középfülben egy hallócsont van, a kolumella. A koponya egyetlen ízületi bütyökkel kapcsolódik a gerincoszlophoz. A nyakcsigolyák száma 9-23 között változhat. A csigolyák heterocoel ízesülésűek. A hátcsigolyák száma 3-10. A keresztcsigolyák száma 1-3, amelyek synsacrummá nőnek össze. A faroktájéki csigolyák részben szabadok, részben pygostyllé nőnek össze. Ez utóbbihoz a faroktollak mozgathatóan kapcsolódnak. A bordák két fejjel ízesülnek a csigolyákhoz. A bordáknak két, egymáshoz képest mozgatható szegmense van (vertebralis és sternalis), amely lehetővé teszi belégzéskor a mellkas kitágulását. A mellcsont kidomborodik, amelyen a jól repülő csoportoknál kiemelkedő carina van. A futómadaroknál ez utóbbi visszafejlődhet. Egyes csoportoknál (vízimadarak) a mellcsontozathoz hátul metasternum kapcsolódhat. A vállövben a kulcsontok elől furculává nőhetnek össze. A humerus rövid és fejlett, míg az alkarcsontok közül az ulna fejlettebb (ez a tollak megtapadására alkalmas csomósort visel). A carpus összenő a metacarpussal (carpometa-carpus). Az első metacarpus rövid, míg a második és a harmadik hosszú. Ezekhez összesen három ujj kapcsolódik (a 4. és 5. ujj hiányzik). A medenceöv csontjai szorosan összeforrtak egymással és a synsacrummal. A pubis hátrafelé irányul és párhuzamos az ischiummal. A femur rövid és erős. A tibia hosszú és fejlett, míg a fibula csökevényes. A proximális lábtőcsontok a tibiával (tibiotarsus), míg a disztális lábtőcsontok a proximalis lábközépcsontokkal nőttek össze (tarsometatarsus). A hátsó végtagon négy ujj van. Az ötödik ujj visszafejlődött.

A madarak az Archosauriáktól származtathatók. Őseik feltehetően valamely Saurischia



Archaeopteryx

(Theropoda) csoportban keresendők. Első képviselőjük, az *Archaeopteryx*, a solnhofeni felső jurából ismeretes. A madarakat két alosztályba szokták sorolni: a “gyíkfarkú” madarakat (pygostyl nélkülieket) a Sauriurae alosztályba (két infraclassis-al: Archaeornithes, Enantiornithes), míg a “madárfarkú” madarakat az Ornithurae alosztályba (két infraclassis-al: Odontoholcae,

Neornithes). A madarak négy infraclassis-a közül az első három (Archaeornithes, Enantiornithes, Odontoholcae) még a mezozoikumban kihalt, míg a negyedik (Neornithes) a neozoikum folyamán fejlődött ki és a pliocénben érte el virágkorát.

Sauriurae alosztály

Galambnagyságú szárazföldi madarak voltak. A mellcsont hiányzik vagy csökevényes. A squamosum fejletlen volt, vagy hiányzott. Az elülső hátcsigolyák összenőttek. A csontok még nem voltak pneumatikusak. A felső jurában jelentek meg és a kréta végén haltak ki.

Az **Archaeornithes** infraclassisba az *Archaeopteryx* tartozik. Madárbélyegei között megemlíthetők: a toll, a furcula, a szembefordítható első lábujj, a carpometacarpus és a tarsometatarsus kialakulása. Hüllőbélyegnek számítanak: a szabadon álló farokcsigolyák (20-22), az amphicoel típusú csigolyák, a fogazat megléte, a bordákról hiányzó a processus uncinatus (légzőizmok tapadására szolgál), a hasi bordák (gastraliak) megléte. A koponyán a nagy szemet csontos scleragyűrű vette körül. A szem előtt egy nagy és egy kisebb járulékos preorbitális nyílás volt. A quadratum két ízesülési fejjel kapcsolódott az alsó állkapocshoz. Az állkapcsokban és az állközti csonton fogmederben ülő, egyszerű, kúp alakú fogak voltak. A koponya prokinetikus volt (a felső állkapocs a preorbitális nyílásnál felemelkedhetett). A kisagy fejlettebb volt a hüllőkénél. A pubis már hátrafelé irányult és a farokkal együtt a törzs egyensúlyozásában lehetett szerepe. A láb felépítése alkalmas lehetett a futó életmódra, de ugyanakkor repülni is tudott. A típuslelőhelyen kívül a Cornet-i alsókréta lelőhelyről is írtak le *Archaeopteryx* leletet.

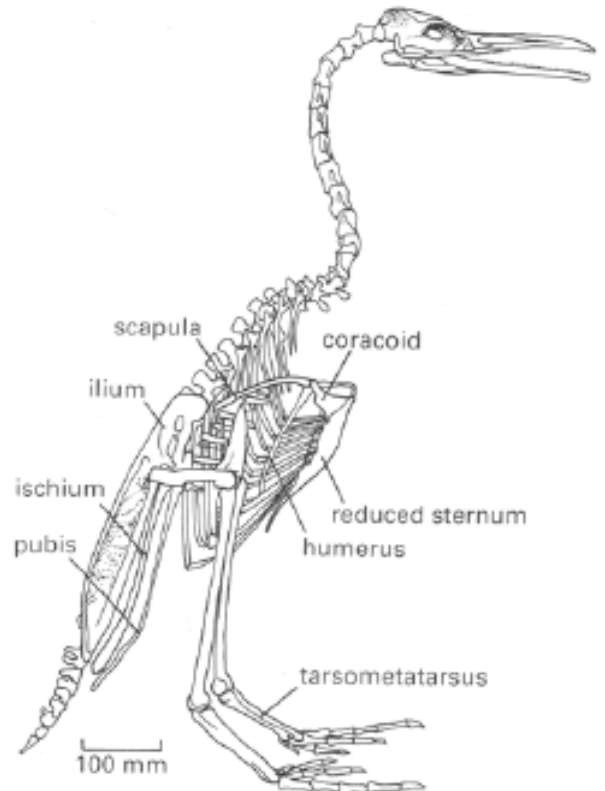
Az **Enantiornithes** infraclassisba olyan krétaidőszaki Sauriuraek tartoznak, amelyek mellcsontjai, a kéztő- és kézközépcsontok és a lábközépcsontok összenőttek egymással. Ezek repülőkészsége nagyobb volt az Archaeornithesekénél. A csontok nem voltak pneumatikusak. Az állkapocsban még fogakat találunk, kivéve a *Gobipteryx*-et, amely fognélküli. Az amerikai kontinensről

ismeretes az *Alexornis*. Mindkét lelet felső kréta korú.

Ornithurae alosztály

Ebbe az alosztályba fejlett madarak tartoznak összenőtt medencecsontokkal és lábközépcsontokkal. A mellkasi bordákon már jelen van a processus uncinatus. A sternum fejlett volt, kiemelkedő carinával és a csontok is pneumatikusak voltak.

Az **Odontoholcae** infraclassisba kúpos fogú, amphicoel csigolyájú ősmadarak tartoznak. Kéz- és lábközépcsontjaik összenőtték. Medencecsontjaik hátul szabadon álltak. A bordákon volt processus uncinatus. Legismertebb képviselőjük az 1 m nagyságú *Hesperornis* (Kansas, felső kréta). Koponyája hosszú és keskeny



Hesperornis

volt, a felső állkapcsában fogak voltak. A csigolyák heterocoel típusúak voltak és a farktájékon nem nőttek össze pygostyllé. Nem volt furculája és a mellső végtag csökevényes volt.

A **Neornithes** infraclassisba új típusú madarak tartoznak, amelyek tipikus madárjellegekkel rendelkeznek. A csoport első képviselői az alsó krétában jelennek meg. Két főrendbe sorolhatók: Ratitae és Carinatae. Feltehető, hogy a Ratitaeek ősi Carinatae-ekből váltak ki.

A **Ratitae**-k közé nagytermetű futómadarakat sorolnak, amelyek mellcsontjáról hiányzik a taraj. A lábak erőteljes felépítésűek, két vagy három szabad ujjal. A pygostyl visszafejlődött, a szimmetrikus tollak pedig fonalszerűvé váltak. A quadratumnak csak egy proximális ízesülési felülete van. Feltételezhetően nem képeznek monofiletikus egységet. A struccalakúak (Struthioniformes) futólábán csak két ujj van (3. és 4.). A középső eocéntól máig élnek. A nandualakúak (Rheiformes) lába 3 ujjú (2., 3., 4.). Fejüket és nyakukat toll borítja. Dél-Amerikából az alsó eocéntól kezdődően ismertek. A kazuáralakúak (Casuariiformes) szárnya és farktollai erőteljesen redukáltak. A pliocéntól kezdődően ismertek (Ausztrália és a környező szigetvilágból: pl. kazuár és emu). A moaalakúak (Dinornithiformes) rendjébe nagyon nagytermetű futómadarak tartoztak, teljesen redukálódott szárnyal, hiányzó felkarcsonttal, keskeny medencével és a lábakon 4 ujjal. Új-Zéland környékén a felső miocéntól a holocénig éltek (a maorik bevándorlása után pusztultak ki). A *Dinornis maximus* magassága elérhette a 3,6 m-t. A madagaszkáristrucc-alakúak (Aepyornithiformes) rendjébe csökevényes vállövű, összenőtt medencecsonttú, lábukon 3 ujjat viselő futómadarak tartoztak. A



Confuciusornis - Kína

felső eocéntól a holocénig éltek Afrika és Madagaszkár területén. Az *Aepyornis* kb. 3 m magas volt. A kivialakúak (Apterygiformes) általában kistermetűek. Szárnyuk visszafejlődött, a furcula hiányzik, a pygostyl 23 csigolyából nőtt össze, lábukon 4 ujj van. A kivi (*Apteryx*) a pleisztocéntól máig ismert. A tinamualakúak (Tinamiformes) tyúk nagyságú, gyenge repülő képességű madarak. A mellcsont hosszú és tarajt visel. A farkcsigolyál szabadon állnak. Jellegeik alapján átmenetet képeznek a Ratitae-k és Carinatae-k között. Dél-Amerikában a felső pliocéntól máig élnek.

A **Carinatae**-k közé tarajos mellcsontú madarak tartoznak. Szárnyuk rendszerint fejlett, az ilium és az ischium egymással összenőtt. Az alsó krétában jelentek meg. A verébalakúak (Passeriformes) a miocéntól kezdődően váltak alakgazdaggá. A 31 ide sorolt rend közül az Ichthyornithiformes (pl. *Ichthyornis* – tyúk nagyságú

tengeri madár – Kansas, Texas, felső kréta), a Gastornithiformes (pl. *Diatryma* – 2 m-es futómadár) és a Phorusrhaciformes (pl. *Phororhacos* – 1,5 m magas lófej nagyságú koponyájú ragadozó madár – miocén, Argentina) halt ki. A búváralakúak közül az Enaliornis-t az angliai albai emeletből írták le. Az albatroszokkal rokon *Gigantornis* (viharmadár-alakúak – Procellariiformes) a középső eocéntól ismeretes. A flamingóalakúak (Phoenicopteryformes) legősibb képviselőjét (*Gallornis*) a franciaországi alsó krétából írták le. A tyúkalakúak az alsó eocénban jelennek meg. Egy fosszilis hoacint (*Hoazinoides*) Kolumbia középső miocénjéből írták le. A galambalakúak (Columbiformes) röpképtelen képviselője a „dodó” (*Raphus*) a 17. század végén pusztult ki Mauritius szigetén. A legtöbb fajt számlál a verébalakúak rendje (Passeriformes). Általában kistermetű fán lakó, rovarévó Carinatae-k. Alsó gégefedőjük módosult. Négy ujjuk közül három előre néz. Képviselőik az eocénban jelennek meg, de felvirágzásuk a miocénben kezdődik el.

Mammalia osztály

Az emlősök osztályába a legfejlettebb gerincesek tartoznak. Testüket szőr borítja (szaruképlet, amely nem homológ a hüllők pikkelyével), bőrük mirigyekben gazdag. Központi idegrendszerük fejlett (a telencephalonban az agykéreg megvastagodik és kialakulnak az agytekervények). Szívük

négyüregű, tüdejük fejlett és állandó testhőmérsékletűek. Kiválasztószervük az utóvese. A koponya két ízületi bütyökkel kapcsolódik a gerincoszlophoz. Szájpadlásuk másodlagos. Állkapocs-ízesülésük másodlagos. A középfül hallócsontocskáinak a száma 3. Fogazatuk heterodont és a fogváltások száma korlátozott. Az emlősök váza jobban elcsontosodott mint a hüllőké. Az epifízisek a növekedés befejeztével elcsontosodnak (a hüllőknél általában ez porcos marad).

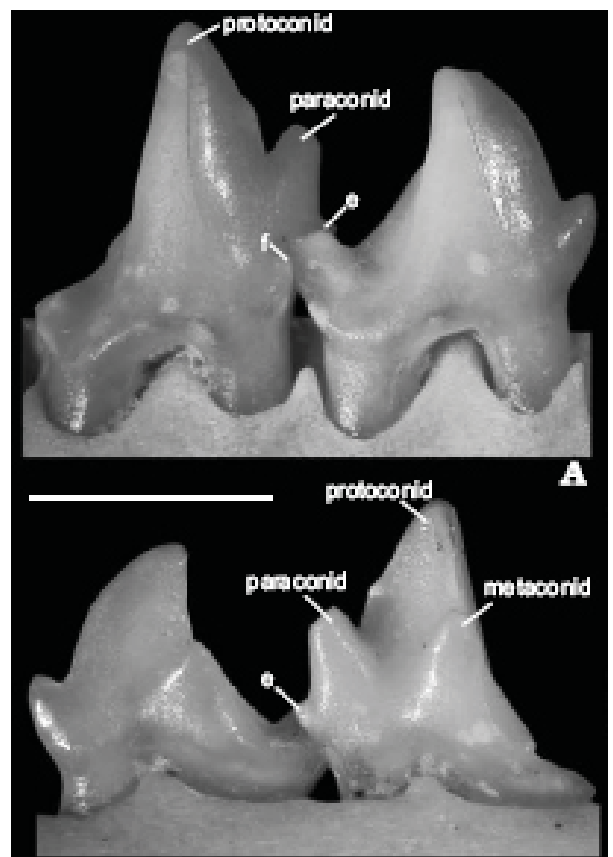
A koponya synapsida jellegű, amelyen nem találunk parietalis nyílást, prefrontale-t és postfrontale-t. A hallócsontok közül a kengyel (stapes) megfelel a halak hyomandibularejének (a kételtűek, hüllők és madarak columellájának), az üllő (incus) a quadratumból alakult ki, míg a kalapács (malleus) az alsó állkapocs articularejéből. A három hallócsontot védő tympanicum a hüllők angularejének felel meg. Az alsó állkapocs csak a dentaleből áll, amely a squamosumhoz kapcsolódik. A fogazat thecodont típusú és csak az állkapocso peremén nőnek, a szájpadlásról hiányoznak. A teljes fogazat 44 fogból áll az alábbi fogképlettel:

3. 1. 4. 3.

3. 1. 4. 3.

A primitív emlősöknek ennél több foguk is lehet, míg a fejletteknek ennél jóval kevesebb. A heterodont fogazat másodlagosan homeodonttá válhat (pl. delfin), vagy redukálódhat (pl. Edentata). A fogak közül a zápfogak (molarisok) a legjellegzetesebbek. A felső állkapocs molárisának gumói a conusok, a kisebb gumók a conulusok. Az alsó állkapocs gumói a conidok, illetve a conulidok. Az ősi erszényes és méhlepényes emlősök fogai háromszög alakúak, három nagyobb conussal. A trigon a felső, a trigonid az alsó háromszögletű zápfog. A trigon hátsó sarka kiszélesülhet egy újabb gumóval (hypoconus), az alsó molarison a hypoconiddal. Így a fog alakja négyszögletessé válik és a záródó állkapocsban a fogak részben fedik egymást (tribosphaenoid molarisok). Ily módon nemcsak nyíróhatás, hanem zúzóhatás is érvényesülhet.

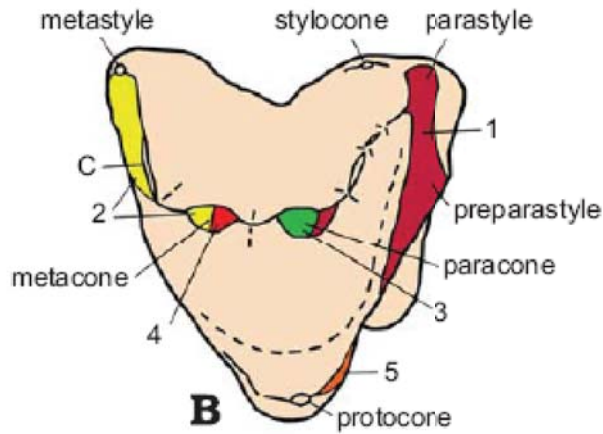
Az ősi formáknál a zápfogak kúpjai hegyesek és magasságuk eltérő. Az alacsony, lekerekített gumójú zápfogak bunodont típusúak és a mindenevőkre jellemzőek.



Pretribosphaenoid zápfog részei



Tribosphaenoid zápfog részei



A selenodont típusnál a kúpok félhold alakúak és önállóak. A lophodont típusnál a gumókat taréj köti össze. A két utóbbi fogtípus a növényevőkre jellemző (át-

meneti formák a bunoselenodont, lophoselenodont). A fogak növekedése hamar befejeződik, a gyökér ürege

hamar bezárul és a korona alacsony marad (brachyodont). Amennyiben a fog növekedése folytonos a korona a kopásnak megfelelően megnyúlik és a foggyökér nyitott marad (hypsodont).

Az emlősök a triász végén jelentek meg és kb. 140 millió évig tartó lassú fejlődés után következett el a felvirágzásuk, amely kapcsolatba hozható a hüllők nagyméretű krétavégi kipusztulásával.

Atheria alosztály

Az Atheriák apró, vagy közepes méretű ősi emlősök. Az ősi formáknál az állkapocs ízesülése még kettős volt (articulare-quadratum, dentale-squamosum), de nagy részükénél már csak a másodlagos (dentale-squamosum) ízesülés maradt meg. A molarisok kúpjai általában előlről hátrafelé hosszirányban helyezkedtek el. A ma élő formák fogazata redukált (főleg puhatestűeket és rovarokat fogyasztanak). A késői triászban jelentek meg és a jurában érték el virágkorukat.

A **Morganucodonta** rend épviselői apró cickányszerű állatok voltak, kettős állkapocs ízesüléssel, háromcsúcsú zápfogakkal. A mellső végtagok a törzs alá tolódtak, a combcsont előre irányult. Agyüregük nagy volt, a belső fülben a csiga (cochlea) kiszélesedett. Az alsó állkapocs még több csontelemből állt. A felső állkapocs metszőfogai függőlegesen, míg az alsók előre álltak (4-6 db./állkapocs). A szemfogak csak kevéssel voltak nagyobbak a metszőfogaknál. Az előzáfogokról (4/5) hiányzott a cingulum (párkány), míg az utózáfogok (4/5) cingulumán apró kúpok sorakoztak. Koponyájuk két ízesülési bütyökkel kapcsolódott az atlaszhoz. Az agykoponya felépítése alapján feltételezhető, hogy a Morganucodonták fejlett halással és szaglással rendelkeztek és éjszaka jártak táplálék után. Gazdag leletanyagok kerültek elő Európából, Kínából és Dél-Afrikából. Angliából ismeretes a *Costrodon*.

A **Triconodonta** rend képviselői macska nagyságú ragadozók voltak, másodlagos állkapocs ízesüléssel. Metszőfogaik kicsik, szemfogaik nagyon fejlettek voltak. Zápfoagaiknak szimmetrikusan elhelyezkedő hármass csúcsa volt. Az elülső előzáfogak egyszerűbbek, míg a hátsók az utózáfogakra emlékeztettek. A Triconodonták a középső jurában jelentek meg és a felső krétában haltak ki. Maradványaik Európából, Ázsiából és Észak-Amerikából kerültek elő. Az *Amphilestes*-t 1764-ben gyűjtötték Angliában (akkoriban még nem ismerték fel a lelet rendkívüli jelentőségét).

A **Docodonta** rendbe apró, kettős állkapocs ízesülésű állatok tartoztak. Fogazatuk alapján mindenevők lehettek. Zápfoagaik rágófelülete harántirányban kiszélesedett. Metszőfogaik egyszerűek, szemfogaik erőteljesek voltak. A felső zápfogak közepén keskenyek, viszont mindkét végükön szélesek voltak. Az alsó zápfogak közel négyszögletesek maradtak (8/8). Kizárólag a felső jurából ismeretesek.

A **Multituberculata** rendbe egértől hód nagyságig terjedő sajátos fogazatú ősi emlősök tartoztak. Az agykoponya fejlett volt, három hallócsonttal. Az erszénycsont (epipubis) jelen volt. Fogazatuk alapján növényevők lehettek. Metszőfogaik megnöttek, az alsó állkapocsban a szemfog hiányzott, az előzáfogak pedig fokozatosan redukálódtak. A zápfogakon számos, két-három hosszanti sorba rendeződött apró gumót találunk. Ezek magassága többé-kevésbé azonos volt. Fogképletük a következőképpen alakult:

$$3-2, 0, 6-1, 2$$

$$1, 0, 4-1, 2$$

Az állkapocs zárásakor az alsó zápfogak gumósora a felső zápfogak gumósorai közötti árokba illeszkedett, ezáltal nagy rágófelületet hozva létre. A vállöv még hüllőszerű felépítésű volt, a medence keskeny, a végtagok 5 ujjban végződtek. Ez utóbbiak végén karmok voltak. Tojásrakók lehettek, vagy erszényesekre emlékeztető módon hozták világra kicsinyeiket. A Multituberculaták elterjedési területe csaknem kizárólag Laurázsia volt (ezek voltak a Mezozoikum leggyakoribb és legalakgazdagabb emlősei). Európában a felső triásztól az alsó oligocénig, Észak-Amerikában a felső jurától az alsó oligocénig, míg Ázsiában az alsó krétától a paleocénig éltek. A *Plagiaulax* az angliai felső jurából ismeretes. A *Taeniolabis mormota* nagyságú volt és az észak-amerikai paleocénból írták le. A hátszegi medence maastrichti emeletéből több Multituberculata genust is leírtak (pl. *Kogaionon*).

A **Monotremata** rendbe számos hüllő bélyeggel rendelkező tojásrakó Atheria tartozik. Hüllőbélyegek: a kloáka, a tojásfog, a prefrontale és postfrontale jelenléte, a nyakcsigolyákon levő bordák, az interclavicula, a tökéletlen hőszabályozás (stb.). Emlősbélyegek: a három hallócsont, a másodlagos állkapocs-ízesülés, az epipubis, a szőrtakaró, a tejmirigy, a vörösvértetek szerkezete (stb.).

A fogazat visszafejlődése, a bőrszerű csőr, specializálódásra utaló, másodlagos bélyegnek számít. A tojásrakó emlősök elterjedése kizárólag Ausztráliára és a környező szigetvilágra korlátozódik. Fossilis maradványaik is innen kerültek elő. Krétaidőszaki lelet a *Steropodon*, miocénkori pedig az *Obdurodon* (ezeknek még felnőtt korukban is voltak fogaik). A kacsacsőrű emlősnek fiatal korában még három zápfoga van, amely felnőtt korban szarulemezzel helyettesítődik. A hangyászsün is elveszíti felnőtt korára a fogait.

Theria alosztály

A theriák, vagy tulajdonképpeni emlősök koponyájának oldalfalát a petrosum helyett az alisphenoideum és a squamosum alkotja. A zápfogak kúpjai nem hosszanti sorokban, hanem eredetileg egy háromszög alakzat csúcaiban helyezkednek el. A fogazat sokfélesége ellenére is levezethető a tritubercularis alaptípusból (felső triász), illetve annak módosult változatából a tribosphaenoid típusból (alsó kréta).

Pantotheria infraclassis

A **Pantotheriák** aprótermetű mindenevő, vagy ragadozó Theriák voltak, trituberculáris (pret-tribosphaenoid) zápfogakkal és az alsó állkapcson processus angularissal.

A **Kuehneotheria** rendbe kettős állkapocs ízesülésű, trituberculáris zápfogú, apró ősi emlősök tartoztak. A fogakat keskeny cingulum övezte, amelyen további kúpok alakulhattak ki. Ezek lényegében a rágófelület megnövelését szolgálták. A **Kuehneotherium** fogait és állkapocstöredékeit Dél-Anglia felső triászából írták le.

A **Symmetrodonta** rend képviselőinek másodlagos állkapocs-ízesülésük és leegyszerűsödött fogazatuk volt (pl. az *Amphidon* alsó zápfogain egyetlen működő kúp volt). Az állkapcson nem volt processus angularis. A fogazat alapján rovarévők lehettek. Laurázsia területéről ismertek és a felső jurától az alsó krétáig éltek.

Az **Eupantotheria** rendbe apró, másodlagos állkapocs-ízesülésű formák tartoztak. Az alsó állkapocsnak volt processus angularis-a. Az előzápfogak egyszerűek voltak, de az utózápfogaknak pretribosphaenoid alakja volt. Feltehetően rovarévők voltak. A középső jurától az alsó krétáig éltek (Európa, Ázsia, Észak-Amerika, Afrika). A felső jurából ismeretes a *Peramus*.

Metatheria infraclassis

Agyüregük viszonylag kicsi, a középfülben az alisphenoideumból alakul ki a fejletlen bulla,

az alsó állkapocsnak van processus angularis-a, a fogváltás csak az előzáfogakra korlátozódik, az epipubis jelen van. Az ősi formák záfogai tribosphaenoid típusúak voltak.

A **Deltatheroidea** rendbe kistermetű ragadozók tartoztak. Az észak-amerikai és a mongoliai felső krétából ismeretesek. A *Deltatherium*-ot Mongoliából írták le.

A **Marsupialia** rendbe (erszényesek) tartozó emlősök fogazata a táplálkozásmódnak megfelelően módosulhat. Az ősi erszényesek fogképlete a következő:

5. 1. 3. 4.

4. 1. 3. 4.

Ez a fejlettebb típusoknál a következőképpen módosulhat:

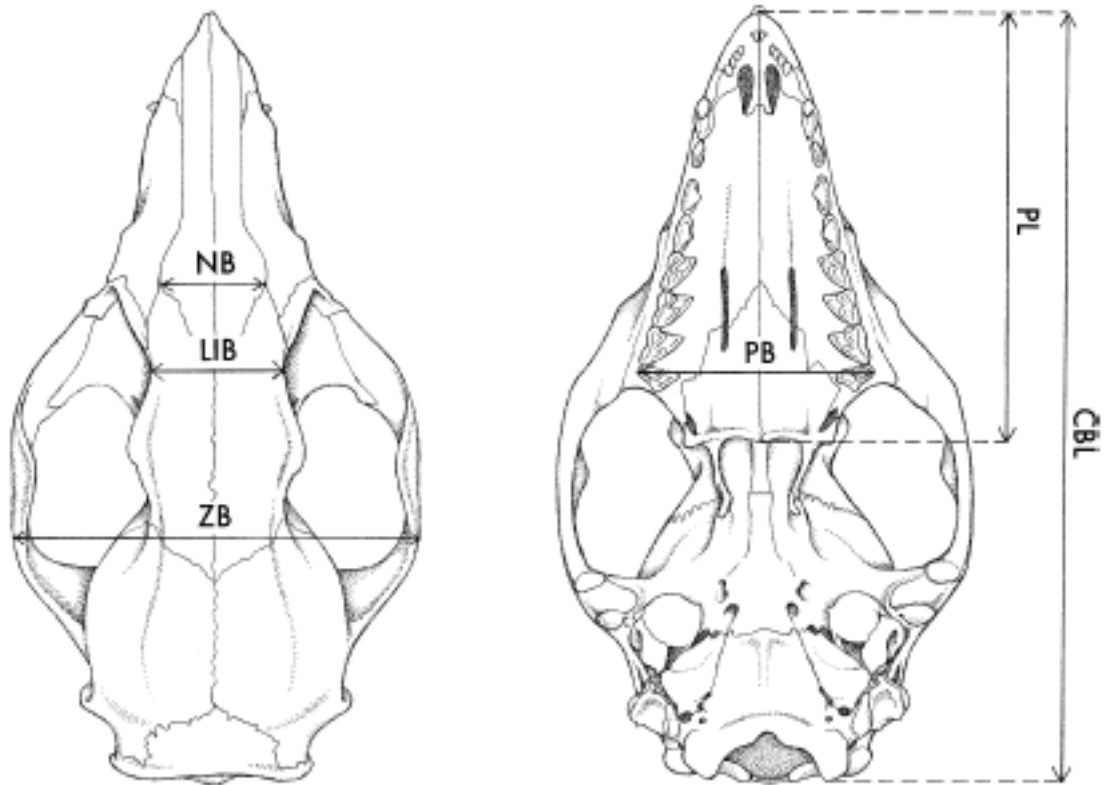
1.0.2. 1.

1.0. 2. 1.

A legősibb erszényesek elterjedése Ázsiára és Észak-Amerikára korlátozódott. Észak-Amerikából eljutottak

Európába, ahol a paleocéntól a miocénig éltek.

Dél-Amerikából az eocénben eljutottak az Antarktiszra, majd az oligocén végén Ausztráliába, ahol a neogénben jelentős adaptív radiáció estek át.



Erszényes koponya

Az oposzumfélék (*Didelphoidea*) alrendjé-

be apró erszényesek tartoznak (pl. *Didelphis*). Fogazatuk polyprotodont, záfogaik tribosphaenoid típusúak, végtagjaik ötujjúak, kapaszkodó hallux-al. Eredetileg fán lakó életmódot folytathattak, de egy részük áttért talajlakó, illetve vízi életmódra. Az alsó miocénben élt *Necrolestes* vakondszerű állat volt és ásó életmódot folytatott.

A *Borhyaenoidea* alrendbe patkánytól medve nagyságú, erőteljes koponyájú, fejlett szemfo-

gú ragadozó erszényesek tartoztak. A felső krétában jelentek meg és a miocénben érték el virágkorukat (a pleisztocénben haltak ki). A *Borhyaena* (miocén) a hiénára emlékeztetett (dögevő volt), míg a *Thylacosmilus*-nak (Argentína, pliocén) hatalmas görbült kardra emlékeztető szemfogai voltak.

Az őrszényesek (Caenolestoidea) alrendjébe tartozó erszényesek alsó metszőfogai (2 db.) vízszintesen előreirányulnak, míg felül négy kicsi metszőfoguk van. A ma élőknek van epipubis és processus angularis, de az erszény visszafejlődött (az Andokban élnek). A ma élő *Caenolestes* egérszerű, madarakkal és tojásokkal táplálkozik.

Az erszényes-nyestek (Dasyuroidea) alrendjébe egértől kutya nagyságú polyprotodont fogazatú (4/3) erszényesek tartoznak. Ausztrália, Új-Guinea és Tasmánia területén ragadozó és rovarévó életmódot folytatnak (pl. erszényes farkas – *Thylacinus*, erszényes hangyász - *Myrmecobius*, erszényes vakond – *Notoryctes*).

A bandikutszerűek (Perameloidea) alrendjébe patkánytól borz nagyságú, polyprotodont állkapcsú erszényesek tartoznak. A mellső végtagok rövidek, a hátsó végtagon a 2. és 3. ujj összenőtt. Eredetileg rovarévók és ragadozók voltak, de később egy részükből mindenevő lett. Ausztráliában és a környező szigetvilágban a miocéntól kezdődően máig élnek (az erszényes borz – *Perameles*, erszényes nyúl – *Thylacomys*).

A kenguruszerűek (Phalangeroidea) alrendjébe egértől orrszarvú nagyságú erszényesek tartoznak. A metszőfogak száma redukált (3-1), a zápfogak négygumósak, a 2. és 3. ujj összenőtt. A 4. és 5. ujj nagyon fejlett lehet. Általában növényevők, de előfordul közöttük mindenevő és ragadozó is. Főleg Ausztráliában és Új-Guineában élnek. A kúszóerszényesek (pl. a kúszkusz – *Phalanger*) kisméretű fán lakó éjszakai állatok. Zápfogaik tribosphaenoid típusúak. A miocéntól máig élnek. A repülőerszényesek (pl. *Petaurus*) mellső és hátsó végtagja között kifeszíthető bőrlebeny (patagium) van. Az erszényes oroszlánoknak (pl. *Thylacoleo*) masszív koponyája volt. Az elülső zápfogaik secodont típusúak voltak. A miocéntól a pleisztocénig éltek. A Diprotodontidaek orrszarvú nagyságú óriás erszényesek voltak, amelyek a miocéntól a pleisztocén végéig éltek. A gyomortartalmuk alapján sótűrő növényeket fogyasztottak. A kengurufélék (Macropodidae) mellső végtagja csökevényes, a hátsó fejlett ugróláb, összenőtt 2. és 3.- és közel egyforma erős 4. és 5. ujjal. Fogképletük az alábbi:

3. 0-1. 1-2. 4.

1. 0. 1-2. 4.

Az alsó állkapocs metszőfoga előreáll, a felsők függőlegesek. A zápfogak keresztmetszete négyzet alakú. Néhány kivételtől eltekintve kérődző növényevők. A legnagyobb formák (pl. *Sthenurus*) a pleisztocénben pusztultak ki. A vombatfélékhez (Phascolomyidae) zömök testű, csökevényes farkú

erszényesek tartoznak. Rágcsáló életmódot folytatnak. A miocénben jelentek meg. A *Phascalomys* medve nagyságú volt. A koalafélék (*Phascolarctidae*) a pliocéntól kezdődően élnek.

Eutheria infraclassis

Az **Eutheriák** (*Placentalia*) agyüregében az agyféltekék fejlettek, a középfülben a bulla jelen van, az alsó állkapocsban a processus angularis hiányzik. Fogazatukban, a hátsó zápfogakat leszámítva, a fogváltás csak egyszer következik be (*diphyodontia*). A medencében hiányzik az erszénycsont (*epipubis*). Méhlepényük fejlett, az újszülött fejletten jön a világra. Eredetileg a fogképletük:

3. 1. 4. 3.

3. 1. 4. 3.

A legváltozatosabb és legszélsőségesebb környezeti viszonyokhoz alkalmazkodtak. Az *Eutheria* fejlettségi fokot a krétaidőszak albai emeletében érték el. Igazi felvirágzásuk a paleocénben kezdődött el. Az ismert 34 emlősrend közül 15 már kihalt.

Edentata csapat

A foghíjasok másodlagosan redukált fogú *Eutheriák*, amelyeknek a medencéje jelentősen összenőtt a keresztcsonttal.

A **Xenarthra**k (vendégízületesek) koponyája ősi felépítésű (ősi rovarrevőkre emlékeztet), fogaza-



Glyptodon

tuk homoeodont, rossz hőszabályozásuk van. Szaglászuk nagyon

fejlett. A fogazat másodlagosan megsokszorozódhat vagy heterodonttá válhat. A fogak gyökér nélküliek (*hypsodont*), általában a fogzománc is hiányzik. A nyakcsigolyák száma 6-9 (gyakran összenőnek), amelyekhez nyaki bordák ízesülhetnek. A keresztcsigolyák az ágyék- és farokcsigolyákkal összenőve *synsacrum*-ot alkotnak. Egyes *Xenarthra*k testét bőrcsontok és szarupáncél borítják. Feltehetően ősi rovarrevőszerű *Eutheriáktól* származtak. Legősibb maradványaik paleocén korúak.

A páncélos vendégízületeseknek (**Loricata**) 9 nemzetségük és mintegy 20 fajuk él. Mintegy 100 véső alakú foguk van. A *Dasypus* a szavannákon és a pampákon él. A *Glyptodon* (óriás öves állat) felső és alsó állkapcsában 8-8 hypsodont zápfog volt, amelyek magassága elérhette a 12 cm-t. Az állat elérhette 2,5 m-t. A pleisztocén végén halt ki.

A **Pilosa**-k (szőrösök) közé a lajhárszerűek tartoznak, amelyek növényevő életmódot folytatnak és áttértek a fánlakó életmódra. Az oligocénben jelennek meg. A *Megatherium* elefánt nagyságú volt (5 m), kicsi és hosszú koponyával. A medve nagyságú *Mylodon* Patagóniában élt és a holocén során pusztult ki.

A **Vermilingua**-k (hangyászfélék) koponyája hajlott és csőszerűen megnyúlt. A fogazat hiányzik. Legkorábbi leleteik a messeli olajpalából (középső eocén) kerültek elő. A sörényes hangyász (*Myrmecophaga*) fosszilis maradványai a középső pliocéntól ismeretesek.

A **Pholidota**-k (pikkelyesek) állkapcsában nem találunk fogakat, testük háti oldalát és a farkat tetőcserépszerűen egymást fedő dermalis szarupikkelyek borítják. Koponyájuk kicsi és csőszerűen megnyúlt. Látásuk fejletlen, szaglásuk kitűnő. Testhőmérsékletük alacsony. Hangyákkal és természetekkel táplálkoznak. A messeli középső eocén olajpalából ismeretes az *Eomanis*. A tobzoskák Európában a pleisztocénig éltek.

Archonta csapat

Ősi Eutheriák viszonylag specializálatlan zápfogakkal, karomban vagy körömben végződő ujjakkal. Túlnyomóan rovarévők vagy mindenevők.



Palaeochiropteryx - Messel

A **Proteutheria** rend képviselőinek eredetileg keskeny tribosphenoid zápfogai voltak, amely négygumóssá válhatott. A megnyúlt fejen rövid ormány lehetett. Az európai eocénból ismeretes *Leptictidium* két lábon futott és hosszú farkával egyensúlyozott (fogazata teljes volt). Gyomrában rágcsálók, gyíkok, rovarok maradványait találták meg.

A **Chiroptera** (denevérek) rend képviselői bőrvitorlát viselnek, amely többtengelyű (a 2.-4. ujjak feszítik ki). A mellső végtag első ujjá szabad és szembe fordítható a többi ujjal (karomban végződik). A csontok pneumatikusak. A clavicula fejlett és a mellcsontnak taraja van. A felső állkapocs zápfogai V alakú tarajt alkotnak, nagy protoconussal és kis hypoconussal. Az alsó állkapocs zápfog-

gai tritubercularisak. Ultrahang segítségével tájékozódnak. Hőszabályozásuk tökéletlen. A denevérek már az eocénben magas specializálódási fokot értek el (repülési készség, éjjeli lepkékkel való táplálkozás), amely a messeli jó megtartású leletekből is kiderült. A nagydenevérek (**Megachiroptera**) többsége még nem képes ultrahangos tájékozódásra (ezek növényevők), míg a kisdenevérek (**Microchiroptera**) a kisebb méret és a széles táplálékskála jellemző. Az eocénból ismeretes *Icaronycteris* mintegy 30 cm szárny szélességű állat volt.

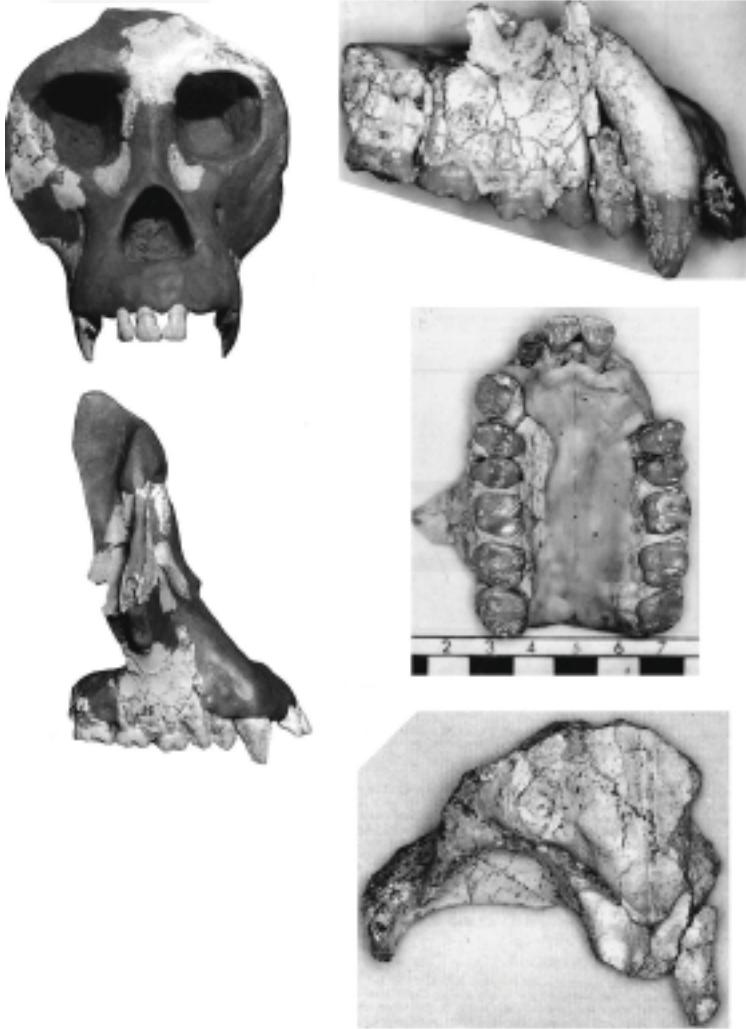
Az **Insectivora** (rovarevők) rendbe kistermetű, megnyúlt koponyájú, teljes fogazatú, rövid, ötujjú Eutheriák tartoznak. Szemük csökevényes, szaglászuk fejlett. A szemfogak kétgyökerűek és előzáfogszerűek. Az utolsó előzáfog utózáfogszerűvé válik. A felső záfogak tritubercularisok, hegyes kúpokkal. A taréj V vagy W alakú. A rovarokon kívül egyéb gerinctelen állatokat és kis gerinceseket, sőt növényeket is fogyasztanak. A paleocénben jelentek meg és Euráziában, Észak-Amerikában és Afrikában terjedtek el. A sünalakúak (Erinaceoidea) a paleocéntól ismertek (pl. *Adunator*). Az *Erinaceus* genus Európában a miocéntól ismeretes. A cickányalakúak (Soricioidea) alrendjébe tartoznak a vakondfélék, amelyeknek még teljes, kevésbé differenciált fogazatuk van. A mellső végtagon sarló alakú pótcsontot találunk (os falciforme). Az európai felső eocénból ismeretes az *Eotalpa*. A cickányfélék a legalakgazdagabb rovarévők, amelyek közül egyeseknek méregmirigye is van. A *Dinosorex*-et a hazai miocénból is leírták.

A **Primates** (főemlősök) rendjére a nagy terjedelmű agyüreg és a fejlett agykéreg és az ennek megfelelően átalakult koponya a jellemző. A fogazat viszonylag primitív, bunodont típusú (eredetileg teljes fogazatuk volt) és a végtagok 5 ujjban végződnek. Általában mindenevők. Eredetileg talajlakó rovarévők lehettek, amelyek fánlakó életmódhoz alkalmazkodtak. Legnagyobb részük még négylábos járó, de a kéz már funkcionálisan specializálódik. A legfejlettebb főemlősök két lábon is tudnak járni. Általában bonyolult a társas életük, másodlagos ivari bélyegek is kialakulhatnak. Legnagyobb részük trópusokon él. Fosszilisán a felső krétától követhető nyomon. Főbb csoportjaik a paleocénben és az eocénben különülnek el. A **Strepsirhini** alrendbe ősi típusú Primatesek tartoznak (a tympanicum nem alkot elcsontosodott

külső hallójáratot, rovarévőszerű fogazat, az orr és a felsőajak között nyálkás hasíték van). A *Purgatorius* a montanai felső krétából, míg az *Adapis* az európai eocénból ismeretes. A Madagaszkáron a holocénban kihalt *Megaladapis* a koa-



Adapis



Dryopithecus koponya maradványok

évesek, míg a legidősebb *Homo* lelet kb. 2 millió éves.

Glíres csapat

Ide a tágabb értelemben vett rágcsálófélék tartoznak. Redukált számú de fejlett és széles metszőfogaik vannak. Többségük növényevő. Őslénytani szempontból a Rodentia rend a legjelentősebb. A Lagomorpha (nyúlfélék) rendbe szemfognélküli alakok tartoznak, a felső állkapcsukban két pár metszőfoggal (Duplicidentata). Az elő- és utózápfogak rendszerint két pillérből állanak, amelyek között árok húzódik. Fogképletük:

2. 0. 3. 3-2.

1. 0. 3-2. 3-2.

Az ötujjú végtagok karmokban végződnek. Szárazföldiek és növényevők. A Palaeolagus az oligocénből ismert. A Rodentia (rágcsálók) rendjébe tartozó alakoknak a második pár metszőfoga maradt csak meg. Ezek hosszúak és görbültek és csak az elülső részükön van zománc. A szemfogak és az első előzápfog mindig hiányzik. Jellemző fogképletük:

lakhoz hasonlóan lombelevelekkel táplálkozott. A **Haplorhini** alrend képviselői fejlett Primatesek (csontos külső hallójáráttal, két vagy három molarizálódó előzápfoggal és a metszőfogaknál fejlettebb szemfoggal, a felső ajkak összenöttek és száraz bőrfelület választja el az orrtól). A Tarsius az alsó miocéntól ismeretes. A *Branisella*-t (Platirrhini – újvilági majmok) Bolívia alsó oligocénjéből írták le, míg a *Biretia* (Catarrhini – óvilági majmok) az algériai alsó eocénjéből ismeretes. A legősibb Hominoidea leletek a fayumi alsó oligocénből kerültek elő (*Propliopithecus*). Az ősgibbonok közül a *Pliopithecus* a rudabányai a felső miocénban is élt, míg a szintén ott élt *Rudapithecus* a Pongidae-kal mutat rokonságot. A legidősebb *Australopithecus* (Hominidae) leletek mintegy 4 millió

1. 0. 2. 3.

1. 0. 1. 3.

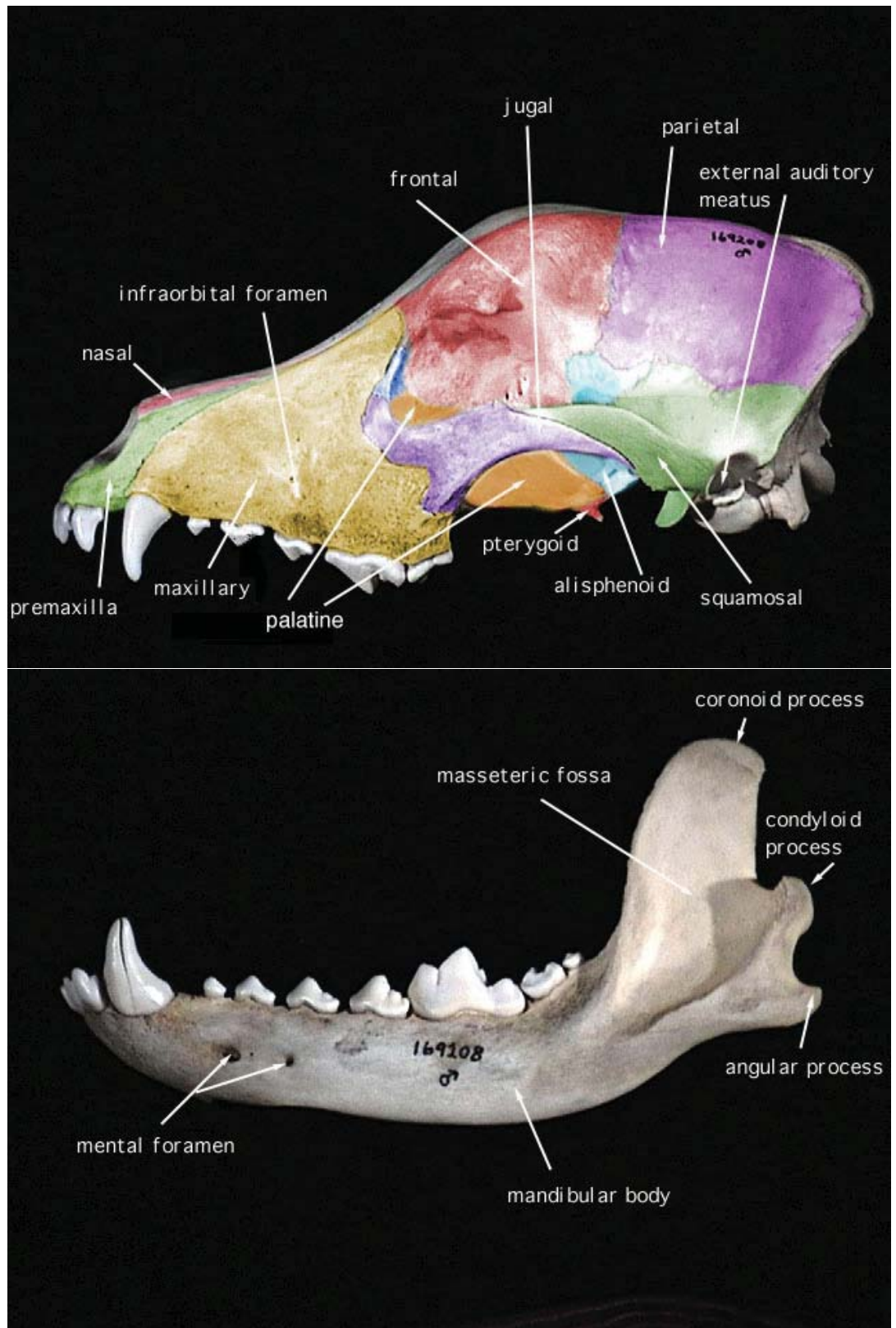
A záfogak típusa változó. A rágásmechanizmus is nagyon változatos. A legősibb rágcsálókat Kína paleocénjéből írták le (pl. *Heomys*). A legtöbb rágcsálócsalád a felső paleocénben és az alsó eocénben különült el. Ez a Multituberculata háttérbe szorulásával hozható összefüggésbe. A rágcsálók a neogén vezékövületei.

A peleszerűek (Gliriforma) záfogai brachyodont típusúak, alacsony gumókkal és szabályos haránttaréjokkal. Az európai

középső eocénben jelentek meg (*Eoglimorvus*) először. A mókusszerűek (Sciuriforma) az alsó eocénben jelentek meg Észak-Amerikában (*Prosciurus*).

Az egérszerűek (Myomorphia) specializált rágcsálók. A hörcsögfélék (Cricetidae) legidősebb képviselőjét a kínai felső eocénből írták le (*Eucricetodon*). A pocokféléket (Arvicolidae) lophodont és hypsodont záfogak jellemzik. A pleisztocén jellemző szintjelző nemzetsége a *Mymomis*.

A sülszerűek (Hystricomorphia) közül a *Hystrix* a felső miocéntól máig él.



Farkas koponyája

Ferae csapat

A húsevőket ragadozó életmódhoz alkalmazkodott fogazat és ötujjú végtag jellemzi. Általában szárazföldi ragadozók, de egy részük áttért a növényevésre, illetve a vízi életmódra. Az ősragadozók (Creodonta) a paleocénben jelentek meg és az eocénben volt a virágkoruk. A *Hyaenodon* a felső eocéntól az alsó oligocénig élt. A valódi ragadozók (Carnivora) törőollós fogpárja a P4/m1 fog párból alakult ki. A végtagok a plantigrad vagy digitigrad járáshoz alkalmazkodtak (az első ujj általában redukálódik). A macskaalakúak (Aeluroidea) az eocénben alakultak ki. A macskafélék koponyája lekerekített, fejlett térlátással, fejlett szemfogakkal, törőollós fogpárral, digitigrad járással és visszahúzható karmokkal. Jellegzetes fogképletük:

3. 1. 3-2. 1.

3. 1. 2. 1.

Az eocén végén és az oligocénben több ágra különülnek el. a *Machairodus* a miocénre, a *Smilodon* a pliocénre jellemző. A hiénafélék (Hyaenidae) felső és alsó harmadik előzáfoga is törőolló szerepet kap. A miocénben jelentek meg és a virágkoruk a pliocénben volt. A pleisztocénben a barlangi hiéna (*Crocota spelaea*) gyakorinak számított hazánkban. A kutyaszerűek (Cynoidea) koponyája megnyúlt, elől kihegyesedő, a végtagjaik megnyúltak és a karmok nem húzhatók vissza. A legidősebb leletek Észak-Amerika alsó oligocénjéből ismeretesek. Az Arctoidea alrend legjelentősebb családját a medvefélék alkotják (az oligocénben jelennek meg), amelyeket plantigrad járásmód jellemz. Többségük mindenevő. A barlangi medve (*Ursus spalaeus*) kizárólag növényekkel táplálkozott. A Musteloidea (menyészerűek) alrendjébe húsevő és mindenevő ragadozó és mindenevő állatok tartoznak. Az oligocénben jelentek meg, a virágkoruk pedig máig tart. Az úszólábúak (Pinnipedia) az úszókká alakult rövid ötujjú végtagjaikról kapták. Fogazatuk leegyszerűsödött, a zápfogak több-kevésbé egyformák. A fülesfókafélék (Otariidae) koponyája elől kihegyesedő, nyakuk hosszú, fogaik egyszerűek és kúp alakúak, míg a rozsmárfélék (Odobenidae) családját folyton növekvő fejlett szemfog jellemzi. A fókafélék (Phocidae) hátsó úszói hátranyúlnak, nyakuk rövid, végtagjaik járásra alkalmatlanok. A fóka (*Phoca*) a felső miocéntól máig él.

Ungulata csapat

A patások nevüket a szaru anyagú patáikról kapták. Vízi életmódhoz alkalmazkodott formák is ismeretesek. Az ősi alakoknak teljes és zárt fogazatuk volt, de az állkapocs megnyúlásával tágas hézagok keletkeztek. A metszőfogak vésőszerűvé alakulnak, a szemfogak visszafejlődhetnek, míg az előzáfogak zápfog alakot ölthetnek. A zápfogak az állandó koptatás ellensúlyozásá-

ra magas koronájúak lesznek, a rágófelület kiszélesedik, a gumók taréjjá válnak. Az ősi patásoknak rövid, zömök, ötujjú végtagjaik voltak, amelyeknél a plantigrad járást a digitigrad vagy unguligrad (ujjhegyen) járásmód válthatja fel. A felső krétában jelennek meg és néhány rendjük ma is virágzik. Földtani szempontból a páratlan és páros ujjú patások és az ormányosok jelentősek. Mára a nemzetségek 87%-a kihalt.

A **Protoungulata** főrend ősi patásszerű állatok tartoznak, ötujjú, karmokban vagy patákban végződő végtagokkal. A **Condylarhtrák** a felső krétától a felső miocénig éltek. Alkatilag közel álltak az ősi ragadozókhöz (astragalus). Az *Arctocyon* (felső paleocén) mindenevő lehetett, míg a nagytermetű *Phenacodus* növényevő volt. A **Tillodontia** rendbe (felső paleocén – középső eocén) brachiodont zápfogú növény- vagy mindenevő alakok tartoztak, míg a **Pantodontákhoz** (paleocén – oligocén) közepes vagy nagytermetű patások tartoztak (pl. *Pantolambda* – Észak-Amerika, középső paleocén). A **Tubulidentata** rendbe (csöves fogúak) sajátos fogszerkezetű alakok tartoznak (csövecskék húzódnak a dentinben), kitűnő szaglással és halással. Koponyájuk megnyúlt, metsző- és szemfogaik hiányoznak, a zápfogak hypsodontak. Jelenleg a Szaharától délre élnek (*Orycteropus* – földimalac).

A **Meridiungulata** főrendbe csaknem kizárólag Dél-Amerika területén élt (paleocén-pleisztocén) patások tartoznak. Ide sorolhatók a **Liptopterna**, **Notoungulata**, **Pyrotheria**, **Astrapotheria**, **Trigonostylopoidea** és a **Xenungulata** rendek.

A **Paraxonia** főrendbe olyan patások tartoznak, amelyek végtagján a szimmetriasík a 3. és 4. ujj között halad át. Ide tartozik a páros ujjú patások (**Arctiodactyla**) rendje. A testsúlyt viselő harmadik és negyedik ujj megerősödik és két egységes metapódium lábközépcsonttá (kánoncsonttá) nőhet össze. Az ugrócsont alakja is jellegzetes (szimmetrikus felépítésű). A koponya megnyúlt (foghézagok jöhetnek létre az állkapocsban), hátratólódott szemüregekkel, amely mögött szarvak és agancsok alakulhatnak ki. A Bunodontia alrend ősi Artiodactylák tartoznak bunodont vagy bunoselenodont fogakkal és elkülönült metapodiumokkal. A ma élő Suoideák nemké-

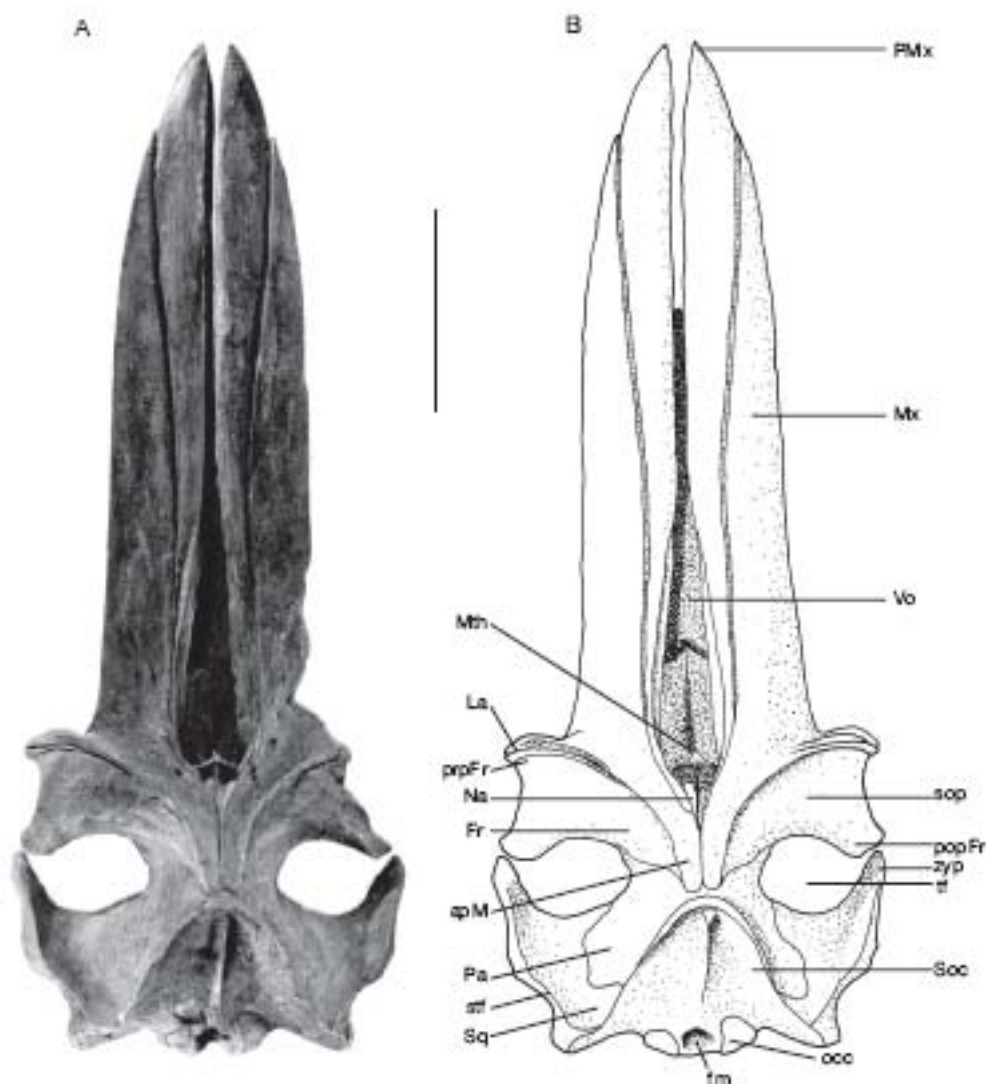


rődzők és egyszerű gyomrúak. A Suidaek óvilágiak (pl. *Sus*), míg

Hippopotamus

a pekarifélék a pleisztocénben jutottak el Dél-Amerikába. Az Anthracotherioideák az alsó eocéntól máig élnek. Az *Anthracotherium* európai oligocénre volt jellemző. A *Hippopotamus* a pliocénben és pleisztocénben Dél-Európában is elterjedt volt. A Tylopodák (párnás talpúak) alrendjébe selenodont vagy bunoselenodont zápfogú, négyrekeszes gyomrú és kérődző alakok tartoznak. A Cameleoidea képviselői az eocéntól máig élnek. A tevéfélék törzsfajlódása Észak-Amerika területére korlátozódott. A felső eocénben jelentek meg és a miocénben élték virágkorukat (pl. *Alticamelus* 3,5 m magas volt, egyformán hosszú végtagokkal). Óriási formáik (*Titanotylopus*, *Camelops*) a pleisztocén végén illetve az óholocénben pusztultak ki. A Ruminantia alrendbe a legfejlettebb párosujjú patások a kérődzők tartoznak. A felső eocénben jelentek meg és a miocéntól kezdve fokozatosan háttérbe szorították a páratlan ujjú patásokat. A Cervoideák az oligocénben jelentek meg. A pészmaállatfélék nem viselnek agancsot, egy lacrimalis nyílásuk van, felső szemfoguk agyarszerű (*Moschus*). A szarvasfélék hímjei általában agancsot viselnek (a frontale csontkinövései), két lacrimalis nyílásuk van. A legidősebb szarvas maradványok (*Procervulus*) Eurázsia miocén rétegeiből kerültek elő. A 3,7 m agancsszélességű *Megaloceras giganteus* a

felső pleisztocénben élt. A zsiráf-félék koponyája üreges szerkezetű, amelyen állandó csontcsapok vannak. A középső miocénben jelentek meg. A tülkös-szarvúak állandó szaruanyagú tülköt viselnek. Általában pászitfűfélékkel táplálkoznak és nagy csoportokban járnak. Legidősebb képviselőik az alsó miocénből ismertek (*Eotragus* – Franciaország). A valódi szarvasmarhafélék a dél-ázsiai pliocén *Proleptobos*-tól származnak. A kecskealakúak a középső



sziláscet koponyája

miocénben jelentek meg.

A **Cete** főrendbe a vízi életmódhoz alkalmazkodott patások tartoznak. A Cetacea rendbe állandóan vízben élő, orsó alakú testű emlősök tartoznak. Orrnyílásuk a fejtetőre tolódott, hallásuk fejlett, medencéjük csökevényes, farokúszójuk vízszintes. A fogascetek ragadozók, míg a sziláscetek planktonevők. Feltehetően a középső eocénben alkalmazkodtak a vízi környezethez.

A **Mesaxonia** főrendbe olyan patások tartoznak, amelyek végtagjain a szimmetriasík a középső ujjon halad át. A **Perissodactyla** (páratlan ujjú patások) rendbe tartozó alakoknak a harmadik metapodiuma kiszélesedik (az első és az ötödik elcsökevényesedik). A legősibb alsó eocén formák erdőlakó, lombevő állatok voltak. Az evolúció a méretnövekedés, a fogazat differenciálódása és az ujjredukció irányában követhető. A Ceratomorpha alrendbe tartozó orrszarvúalakúak fogazata brachiodont, lophodont típusú, a mellső végtagok négyujjúak, a hátsók háromujjúak. A Tapiroideák az alsó eocénben jelentek meg. A *Protapirus* az oligocénben élt. A Rhinoceroideák koponyája megnyúlt, a nasalen és esetleg a frontalen tülökszarvak alakulhatnak ki. A pleisztocén folyamán hazánkban is éltek (*Dicerorhinus*, *Coelodonta*). A Hippomorpha alrendbe (lóalakúak) progresszív páratlan ujjú patások tartoznak. Törzsfelődési tempójuk gyors volt

(a genusok átlagos élettartama 8,4 millió év, a fajoké kb. 3,3 millió év volt). Az Equidaek az alsó eocéntól máig élnek. A Marsh (1874) által javasolt fejlődési sor: *Orohippus* - *Miohippus* - *Anchitherium* - *Anchippus* - *Hippotherium* - *Protohippus* - *Pliohippus* - *Equus*. A fejlődési sor nem tekinthető azonban egyirányú sorozatnak, hanem különböző fejlődési szinteken ment át miközben különböző jellegbeli változások következtek be: méretnövekedés, a koponya átalakulása, a fogazat átalakulása, a végtagok átalakulása. Az



Tapirus



Rhinoceros

Embrithopoda rendbe nagytermetű, nehézkesen mozgó, orrszarvúszerű patások tartoztak, a koponyatetőn két pár szarvval, antilopszerű végtagokkal.

A **Tethytheria** főrendbe fejletlen patájú, négy vagy ötujjú (esetleg úszókká módosuló) végtagokkal rendelkező patások tartoznak. Nagy részük afrikai eredetű (nevüket a Tethys tengerről kapták). A Hyracoidea (előpatások) rendbe ősi patások tartoznak több ősi bélyeggel (pl. interparietale, kis lacrimale, teljes fogazat, amely redukálódhat). A középső eocénben jelentek meg és a Fayum környéki területeken csapatokban éltek. Dél-Afrika pleisztocénjéből ismeretes a *Gigantohyrax*. A Proboscidea (ormányosok) rendbe fejlett metszőfogú, hiányzó szemfogú és első előzáfogú alakok tartoznak. Koponyájuk légkamrákkal könnyített, végtagjaik oszlopszerűek, rövid patákban végződő ujjai szétterülőek. Félig ujjonjáró növényevők. Törzsfajlásukat a méretnövekedés, az orrnyílás hátrahúzódnak, a bunodont fogazat polylophodonttá válása jellemzi. A leírt 352 faj közül mára 350 kihalt. A *Moeritherium* tapír nagyságú, kételtű életmódot folytató állat volt (Észak-Afrika, középső eocén – alsó oligocén). A *Dinotherium* az európai felső miocénre volt jellemző. A legidősebb elefántfélék az egyiptomi alsó oligocénből ismertek (*Phiomia*, *Palaeomastodon*). A *Mammuthus* a pleisztocén elj-



Halitherium

gesedési időszakaihoz ki-
válóan alkalmazkodott. A
Sirenia rendbe orsó alakú
testű, uszonná alakult
végtagú, vízszintes fa-
rokúszójú alakok tartoz-
nak. Orrnyílásuk a kopo-
nyatetőre toldott, rágógyomruk összetett, csontozatuk tömör. Záfogaik
bunolophodont típusúak. A ma is élő családok az oligocénben különültek el. A *Halitherium* az alsó
oligocéntól az alsó miocénig élt.