

MEZOZOÓS TENGERI GERINCTELENEK PALEOBIOGEOGRÁFIÁJA: MÓDSZERTANI ALAPELVEK

Palaeobiogeography of Mesozoic marine invertebrates:
principles of methods

GÉCZY BARNABÁS

ÖSSZEFOGLALÁS

A mezozoikum geográfiája messzemenően eltért a jelenétől. Ennek ellenére a paleogeográfiai egységek kijelölhetők, ha figyelembe vesszük a tengeri gerinctelenek kiemelt taxonjainak tartós jelenlétét, evolúciós változásait és elkülönítjük az ökológiai tényezőket a történeti geográfiai tényezőktől. A Tethys egykori paleogeográfiai kereteit az utólagos lemeztektonikai mozgások jelentős mértékben módosították.

ABSTRACT

The geography of the Mesozoic substantially differs from that of the Recent. However, palaeogeographic units can be outlined, considering the permanent presence of selected marine invertebrate taxa and their evolutionary changes, while distinguishing between ecological and historical geographical factors. The ancient palaeogeographic framework of Tethys has been significantly modified by subsequent plate tectonic movements.

KLASSZIKUS ÉS MODERN BIOGEOGRÁFIA

Ahhoz, hogy a tengeri gerinctelenek segítségével a mezozoikum biogeográfiáját megközelíthessük, mindenekelőtt figyelembe kell venni azt a különbséget, amely a DARWIN-ig visszanyúló klasszikus biogeográfiát a modern "dinamikus" biogeográfiától elválasztotta. A klasszikus biogeográfia fixista földtani alapokra épült. Elismerte a lassú földtani változásokat, különösen a klímaváltozást, de a kontinensek és az óceánok elrendeződését állandónak tekintette. Ennek megfelelően a biogeográfiai változásokat elsősorban biológiai tényezőkre vezette vissza.

DARLINGTON - aki a klasszikus biogeográfia egyik legrepresentatívabb képviselője - adott taxon és adott terület viszonyát a következő lehetőségekben foglalta össze:

- a taxon megőrzi eredeti areaját
- a taxon elhagyja areaját és periodikusan oda visszatér /migrál/
- a taxon végleg elhagyja eredeti areaját /emigrál/
- a taxon bevándorol az adott területre /immigrál/
- a taxon áthalad az adott területen /nomád/
- a taxon kibővíti elterjedési területét /expanszió/
- a taxon beszűkíti korábban lakott területét /kontrakció/
- a taxon az adott területen evolúciós változáson megy át

- a taxon az adott területen kihal

A felsorolt lehetőségek közül kimaradt az adott terület mélyreható változása!

A hetvenes évek elején a lemeztektonika térhódítása megváltoztatta a klasszikus biogeográfiai szemléletet. A földtani tényezők jelentősége megnövekedett és az evolúciós biogeográfia mellett nagyobb szerephez jutott a filogenetikus, illetve a vikarians biogeográfia.

Az evolúciós biogeográfia a fejlődést lassú, graduális szétterjedéssel hozta kapcsolatba /"diszperziós iskola"/, amely evolúciós centrumból indul ki. Az evolúciós centrum kétféle módon értelmezhető:

- a hagyományos felfogás szerint /DARWIN, DARLINGTON/ a centrum = species-gyár, ahonnan az új fajok minden irányban szóródhatnak szét. Ennek megfelelően:

- a centrumban a legmagasabb a taxon diverzitása, tehát itt a legnagyobb a genus fajsza
- a centrumban élnek a legfejlettebb formák, míg a centrumtól távolodva a fiatalabb, fejletlenebb csoportok találhatók
- a legősibb formák előkerülése a centrum közeléből várható. Innét kiindulva az egyre fiatalabb fosszilis formák a centrumtól való eltávolodást jelzik /SIMPSON/

- a filogenetikus iskola /HENNIG, BRUNDIN/ az evolúciós centrumnak új értelmezést ad. E szerint a centrumban keletkezett species párok /"sisterpair"/ közül az ősi, primitív /plesiomorph/ bélyegekkel ellátott csoport a centrumban marad, míg a fiatal, fejlett /apomorph/ bélyegekkel ellátott csoport a peremi területeken helyezkedik el /"progresszió szabály"/. Az egymás mellett elhelyezkedő rokon csoportoknak önálló biogeográfiai történetük van.

A diszperziós iskolával ellentétben a vikarians biogeográfia az evolúciós centrumot illuzórikus fogalomnak tartja. A fajképződés legfontosabb tényezőjének a földrajzi elkülönülést /"allopatrikus speciáció"/ tekinti. Az eredeti területen végbemenő /"sympatrikus"/ fajképződés jelentéktelen. Ez a biogeográfia nem az area fokozatos kiterjedésével foglalkozik, hanem az eredeti area feldarabolásával, amely a vikarians csoportok kialakulásához vezet /CROIZAT, ROSEN, PLATNICK/.

A mai élővilág elterjedése mindhárom iskolának nyújt példát. A vikarians biogeográfia térhódítása egyrészt annak köszönhető, hogy jól kapcsolható a kladisztikus /filogenetikus/ rendszertani iskolához, másrészt jobban összhangba hozható a földtani-lemeztektonikai eredményekkel. A diszperzió tényét azonban a vikarians biogeográfia sem tagadhatja.

A BIOGEOGRÁFIA EGYSÉGEI

Az általános felfogás szerint a biogeográfiai egységeket elsősorban meghatározott biológiai tartalom, tehát meghatározott taxon jellemez, nem pedig a pillanatnyi fizikogeográfiai határ. A flórák és a faunák taxonomiai összetétele adott területen jellemző, és eltér a szomszédos területekétől. A legfontosabb egységek hierarchikus rendje a nagyobb területtől a szűkebb felé haladva a következő:

regnum /birodalom/
regio /flóra- illetve faunaterület/
provincia /tartomány/

Az egységek minőségi bélyegekkel is jellemezhetők. Minél magasabb kategóriaszintre tartoznak az adott terület endemikus taxonjai, annál valószínűbb, hogy hosszabb időn át lakták az adott területet, tehát a biogeográfiai egység annál korábban alakult ki /EKMAN/. A mai kontinensek regnumjai és régiói legjobban a szárazföldi emlős családok alapján jellemezhetők. Eltekintve néhány kozmopolita családtól /pl. denevérek, rágcsálók, ragadozók stb./, minden nagyobb biogeográfiai egységnek megvan a maga emlős-családja. Hosszabb távon az emlősrendek is felhasználhatók a kontinensek élővilágának jellemzésére. Mennyiségi szempontból a kisebb egységek jellemzésére az endemikus genusok százalékos aránya adhat felvilágosítást. Mivel ez utóbbi módszer a fosszilis tengeri Invertebraták esetében eredményesnek tűnik, indokolt a kérdést a későbbi fejezetben tárgyalni.

A TENGER BIOGEOGRÁFIÁJA

Az óceánok biogeográfiai szempontból lényegesen eltérnek a szárazföldről:

A tenger:

- háromdimenziós
- kontinuum
- fluidum állandó sótartalommal és alacsony fajhővel
- állandóan mozgásban van
- vegetációja apró szervezetekből áll
- a primer produktörök /fitoplankton/ méretük miatt sem alkothatnak több szintű, összetett struktúrát
- a növényekkel ellentétben az állatvilág trophikus szintjei gazdagabbak
- az állatvilág magasabb kategóriájú taxonszáma nagyobb, mint a szárazföldön
- az állatvilágban a lárvaállapot /különösen a planktotroph lárva/ speciális elterjedésre nyújthat lehetőséget
- a partvonaltól távolodva az áthatolhatatlan és mozdulatlan barrier hiányában széles biogeográfiai határok elmozdognak
- a kozmopoliták száma viszonylag magasabb, mint a szárazföldön

Mind ezek figyelembevételével érthető, hogy a tenger biogeográfiai tagolása összetettebb feladat, mint a szárazföldeké.

Az ökológiai alapokon álló biogeográfiai/pl. COX/ a tengerben mindössze három biómát, azaz nagy flóra- és faunaegyüttest ismert el:

- óceáni bioma, ahol a partvonal közvetlen hatása nem érvényesül, és amely tovább bontható planktoni, nektoni és benthosz szubbiomákra
- sziklás partok biomája
- iszapos vagy homokos partok biomája

Klimatikus szempontból az óceáni bioma három pelagikus régióra:

- equatorialis
- arktikus
- antarktikus

valamint öt abisszikus régióra osztható:

- pacifikus
- atlanti
- indiai óceáni
- arktikus /borealis/
- antarktikus /antiborealis/

A self régió számos provinciúra osztható, kontinensenként is eltérő egységekkel. A self provinciák elkülönülésében a klimatikus tényezők döntő szerepet játszanak. A tengeri gerinctelenek poikilothermek, meghatározott fokú hőmérsékleti toleranciával. Ezek alól bizonyos kivételt jelenthetnek a fajon belül lévő kisebb egységek /rassz, kline/.

VALENTINE szerint a jelenben a sekélytengeri provinciákat a legpontosabban faj szintű különbségek figyelembevételével lehet rögzíteni, bár a biogeográfiai egységek jellemzésére a családok is felhasználhatók. A szárazföldek esetében - mint láttuk - a különbségek magasabb kategória szinten jelentkeznek.

A mai selfek két alaptípusba tartoznak:

- lineáris, lényegében "egydimenziós" selfek, amelyek a kontinenseket É-D irányban szegélyezik, mindössze 50-60 km szélességgel, de több száz, esetleg több ezer km hosszúsággal. Ezen a sávon a provinciák kiterjedtek és határaikat általában klimatikus barrierék alkotják
- "kétdimenziós", diszkontinuous areákkal jellemzett self területek számos elszórt szigettel és keskeny kontinentális szegéllyel, amelyek között kis óceáni medencék húzódnak, nagyobb vízmélységgel. Ezt a típust a magasfokú endemizmus jellemzi, amelynek a fizikogeográfiai barrieréken kívül történeti okai is lehetnek. Jelenleg ebbe a típusba tartozik az Indopacifikum

A mezozoikumban a két, egymástól szélsőségesen eltérő self típus mellett még egy köztes típus is jellemző volt, széles területeket borító sekélytengerekkel és tengeralatti hátságokkal tagolt óceáni medencékkel.

A mai biogeográfiai térképek számolnak azzal, hogy a fizikai barrierék egy része rövid távon is fluktuál. A kivételes, szélső előfordulásokat a biogeográfiai térképek általában nem tüntetik fel, hanem a faj leírásakor jelzik az ilyen előfordulások helyét és időpontját. Az ősföldrajzi térképeknél fokozott mértékben számolni kell a térkép pontatlanságával. Targyszerűbb az előfordulási helyeket térképre vinni, ahelyett, hogy az area körvonalát is vázolnánk. A határok már csak azért is pontatlanok, mivel az ősföldrajzi térkép meghatározott, többségében évmilliókat magában foglaló időintervallum eseményeit ábrázolja, nem pedig egyetlen pillanatnyi helyzetet tükröz. Mivel sem a paleontológia, sem a geológia a múlt egyidejű idősíkjával nem rendelkezik, a térképen ábrázolt elterjedés valóságtartalma viszonylagos. SIMPSON az állatvilág alapján készült ősföldrajzi térképek legtöbbjét papírporcsékolásnak tekintette! Ez az állítás felülvizsgálatra szorul. A paleobiogeográfia és a paleomágnese vizsgálatok együttesen nagyon értékes segítséget nyújtanak a kisebb fragmentált lemeztektonikai egységek utólagos elmozdulásának feltárásánál. Az észak-amerikai kraton peremén a paleozoós és mezozoós faunaegységek anomális elrendeződését előbb tulajdonították utólagos tektonikai mozgások eredményének, még mielőtt a lelőhelyek allochton voltát a paleomágnese mérések alátámasztották volna. Mivel a Tethys mindkét peremén a lateralis mozgásokkal ugyanúgy számolni lehet, mint a Pacifikum keleti peremén, és ezeknek a mozgásoknak a kimutatására latitudinális irányuk miatt a paleomágnese módszer sokkal kevesebb sikerrel kecsegtet, remélhető, hogy a paleobiogeográfiai térképek jelentősége a jövőben fokozódni fog.

Az összehasonlító biogeográfiában nagy fejlődést jelentett a mennyiségi módszerek bevezetése a hasonlósági koefficiensok kidolgozásával és ezek számítógépes alkalmazásával. Ezeket a módszereket MAPLES és ARCHER /1988/ foglalta össze. Mivel ez a munka a hazai könyvtárakból tudomásom szerint hiányzik, indokoltnak tűnt a Jelentéshez a publikációt Mellékletként csatolni. Általános a fel-fogás, hogy a különböző koefficiensok közül a SIMPSON koefficiens inkább a hasonlóságot, a JACCARD koefficiens a különbséget fejezi ki. Ha az összehasonlított minták taxonszáma nagyon eltérő, a különbségek kifejezésére általában a JACCARD koefficiens ajánlják, FALLAW 1979-ben az Észak-Atlantikum mezozoós és kainozoós tengeri invertebrata faunáinak elkülönülését kilencféle korrelációs index segítségével próbálta kifejezni és azt találta, hogy a SIMPSON koefficiens jobban tükrözi az óceán keleti és nyugati selfjén végbement lemeztektonikai változásokat, így a közös kagylógenusok számának fokozatos csökkenését.

A taxongazdagságon /diverzitás/ kívül minden faunát az egyedszám /densitas/ eloszlása is jellemez. A különböző taxonokba tartozó egyedek százalékos megoszlása kördiagrammal ábrázolható. A kördiagramok összehasonlítása elősegíti a faunák összehasonlító értékelését. ELMI 1985-ben az egyedszám-eloszlás kifejezésére a következő csoportosítást javasolta:

kizárólagos	/ 95% fölött/
uralkodó	/ 75% fölött/
fő	/50-75%/
jelentős	/25-50%/
kísérő	/10-25%/
járulékos	/ 3-10%/
tanú	/ 3% alatt/

Ezek a jelzők többet mondhatnak a fauna-összetételről, mint az őslénytani munkákban általában használt "gyakori", "ritka", "hiányzik" megjelölések.

Az endemikus taxonok mennyiségi megoszlása felhasználható a paleobiogeog-

gráfiai és biogeográfiai egységek jellemzésére. A kisebb biogeográfiai egységeknek kevesebb, a nagyobbaknak több endemikus taxonjuk van. Ennek alapján javasolta KAUFFMAN 1973-ban a következő beosztást:

endemikus centrum	/ 5-10 % end. genus/
szubprovincia	/10-25 % end. genus/
provincia	/25-50 % end. genus/
régió	/50-75 % end. genus/
birodalom	/75% feletti end.g./

KAUFFMAN az endemikus centrum példájának a Vörös-tengert és a Tanganyika tavat említette, provinciának az Észak-Atlantikum tropikus régióját /Florida/. Régióknak az Észak-Atlantikumot és birodalomnak /realm, gaea/ az Atlantikumot vagy az egykori Tethyst.

Maga KAUFFMAN is hangsúlyozza, hogy egyes esetben el kell térni a mesterséges határoktól.

A MEZOZOÓS INVERTEBRATÁK

PALEOBIOGEOGRÁFIÁJA

A mintegy 160 millió évet magában foglaló mezozoikum fizikogeográfiai és biológiai szempontból egyaránt eltért a jelenlegi viszonyoktól. Ezért az aktualisztikus megközelítésnek akadályai vannak.

A mezozoikumban fizikogeográfiai szempontból jellemző, hogy:

- a kontinensek többé-kevésbé összefüggő /alsó triász/, vagy keskenyebb tengerekkel elválasztott /felső kréta/ egységet alkottak
- a poláris jégsapkák hiányoztak
- a Tethys óceán aequatorialis irányú volt
- a Tethyst szegélyező kratonok nagy részét epikontinentális sekélytenger borította. Ezért a szupralitorális öv és a termokline közt a határ kiszélesült anélkül, hogy a kratonokon jelentősebb reliefkülönbségek lettek volna. A kétdimenziós selftípus kiterjedtebb volt a mainál, de az indopacifikumi viszonyoknak megfelelő sekélytenger-typus hiányzott
- a Tethysen belül a riftesedéssel együttjáró kelet-nyugati irányú medencékkel és tenger alatti hátságokkal számolhatunk

Biológiai szempontból figyelemre méltó, hogy:

- a mezozoikum több jellegzetes Invertebrata csoportja kihalt.
HALLAM /1973/ paleobiogeográfiai atlasza hat mezozoós Invertebrata csoportot emelt ki:

- nagyforaminifera
- hermatipikus korallok
- kagylók
- ammoniteszek
- belemniteszek
- brachiopodák

Ezek közül a nagyforaminiferáknak, ammoniteszeknek és belemniteszeknek nincs ma élő képviselője, így értékelésüknél a morfofunkcionális elemzés elengedhetetlen. Másrészt a mai óceánok víztömegeinek jellemzésére felhasznált pelágikus csoportok /pl. Chaetognatha, Polychaeta/ nem választanak el szilárd vázat, és így paleobiogeográfiai szempontból értékelhetetlenek.

A mezozoikum fizikogeográfiai adottságaiból következik, hogy az Invertebraták provincializmusának foka alárendeltebb lehetett. Mivel a kelet-nyugati irányú áramrendszer nem keresztezte az éghajlati öveket, és a lárvák, vagy a felnőtt állatok elterjedését topográfiai akadályok sem gátolták, a Tethys északi és déli peremén az alárendelt latitudinális izolációt helyi környezeti diszkontinuitásokra /ökológiai barrier, szubsztratum eltérés, sótartalom ingadozás stb./ vezethetjük vissza. A klimatikus hatás a Tethys és a boreális régió eltérésében jelentkezik.

KITEKINTÉS

Módszertani szempontból a klasszikus biogeográfiának három kutatási területe van:

- leíró /descriptiv, narrativ, fenetikus/
- összehasonlító /comparativ/
- oknyomozó /causalis, interpretáló, szintetizáló/

Újabban az összehasonlító biogeográfiát a leíró, vagy az oknyomozó biogeográfia részének tekintik. A leíró és az oknyo-

mozó biogeográfia között szoros a kapcsolat. Mindkettő a minél gazdagabb információs anyagra épül, a biogeográfiai szempontból jellegzetes taxonok kiválasztásával, és a különböző szempontok szerint történő értékelésével. A paleobiogeográfiában hasonló a helyzet.

Az oknyomozó biogeográfiának két ága van:

- ökológiai, amely általában individuális vagy deme szinten a diszperziót vizsgálja és a közösségek hierarchizálásánál elemzi az ökológiai összefüggéseket. Az ökológiai biogeográfia kisléptékű, UDVARDY szerint 100 km-es és 100 éves nagyságrendben

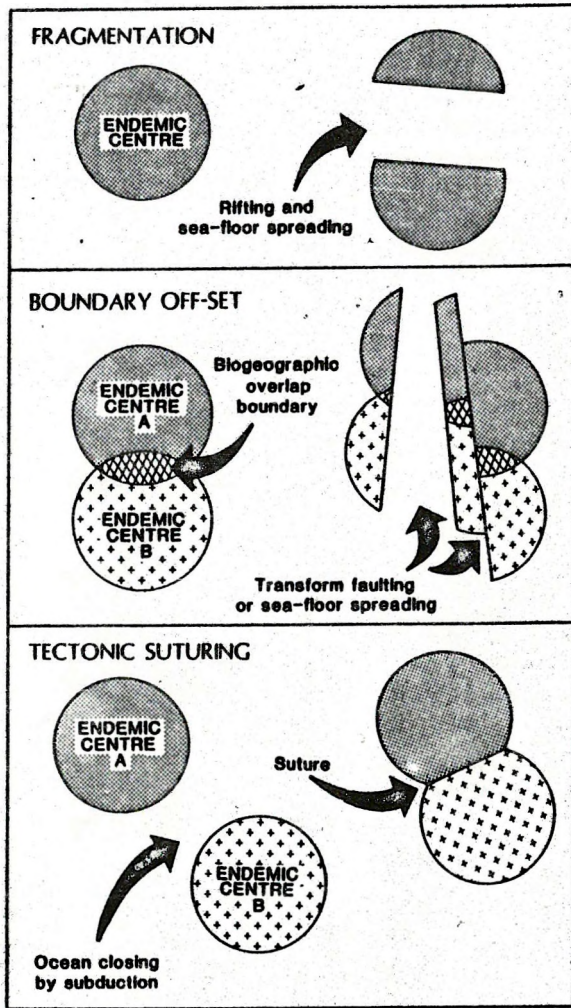
- a történeti biogeográfia nagyléptékű, ezer kilométeres távolságokkal és évmilliókkal számol

Ez a megkülönböztetés a paleobiológia számára azért fontos, mivel szinkron idősíkokkal nem rendelkezik, és a rövid-hatósugarú folyamatok megnehezítik a leíró biogeográfia adatainak szintézisbe foglalását. A paleobiogeográfiánál fokozott mértékben figyelembe vehető a jellegzetes taxon elterjedésének tartóssága az adott ösföldrajzi egységben. Ez a karakterisztikum egyetlen ösföldrajzi térképre sem vihető át, de a térképsorozatra már igen. Az ökológiai és a történeti tényezők különválasztása ugyanolyan lényeges a paleobiogeográfiában, mint a biogeográfiában.

TÁJÉKOZTATÓ IRODALOM

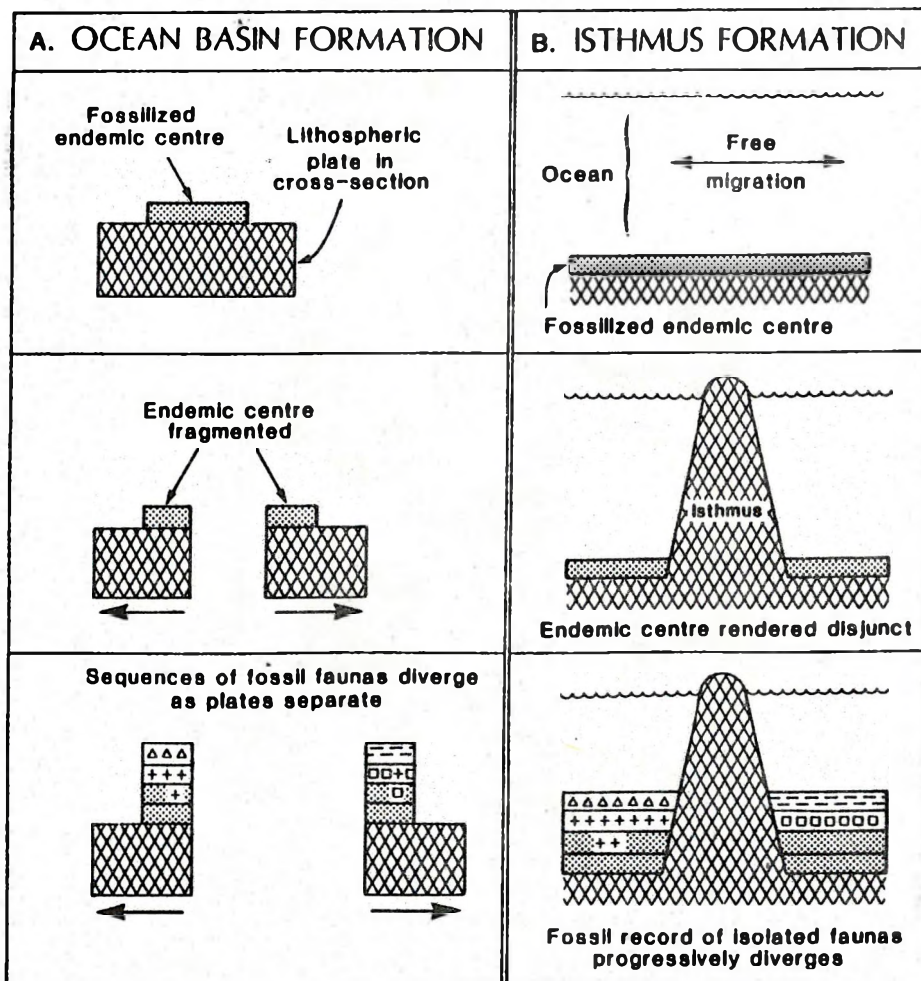
- COX, C.B. - MOORE, P.D. /1985/: Biogeography. Blackwell Sci. Publ. 244.p.
- DARLINGTON, P.J. /1957/: Zoogeography: The geographical distribution of animals. Wiley and Sohns, New York 675.p.
- DODD, J.R. - STANTON, R.J. /1981/: Paleoecology. Wiley and Sohns, New York 559.p.
- DOMMERMUES, J.-L. - MARCHAND, D. /1988/: Paléobiogéographie historique et écologique. In: WIEDMANN, J. - KULLMANN, J. /eds./: Cephalopoda. Schweizerbart'sche Verlag. Stuttgart p.351-364.
- EKMAN, S. /1953/: Zoogeography of the Sea. Sidgwick and Johnson, London 417.p.

- HALLAM, A. /1973/: Atlas of Palaeobiogeography. Elsevier, Amsterdam 531.p.
- JONES, R.L. /1980/: Biogeography. Hulton 192.p.
- NELSON, G. - PLATNICK, N. /1980/: Systematics and Biogeography. Columbia Univ. Press, New York 567.p.
- NELSON, G. - ROSEN, D.E. eds. /1981/: Vicariance Biogeography. Columbia Univ. Press, New York 593.p.
- PIELOU, E.C. /1979/: Biogeography. Wiley and Sohns, New York 351.p.
- SIMPSON, G.G. /1953/: Evolution and Geography. Oregon State System, Eugene 64.p.
- SMITH, P.L. /1989/: Palaeobiogeography and Plate Tectonics. Geosci, Canada 15/4:261-279.
- TARLING, D.H. - RUNCORN, S.K. /1973/: Implication of Continental Drift to the Earth Sciences. Academy Press, New York 622.p.
- UDVARDY, M. /1983/: Dinamikus állatföldrajz. Budapest 496.p.
- VALENTINE, J.W. /1973/: Evolutionary Paleocology of the Marine Biosphere. Prentice Hall Inst. 511.p.
- WILEY, E.O. /1981/: Phylogenetics. Wiley and Sohns, New York 439.p.



1. ábra A lemeztektonikai változások /fragmentáció, transzformális vető, kollízió/ hatása azonos és különböző endemikus centrumú faunák elterjedésére /SMITH 1989/. A középső modell a mediterrán lemeztektonikai mozgások figyelembevételével az alp-kárpáti rendszer paleobiogeográfiájának térképezésénél különösen figyelemreméltó.

Fig. 1. Effects of plate tectonic changes /fragmentation, transcurrent faulting, collision/ on the distribution of faunas of identical or different endemic centres /SMITH 1989/. The middle model has a special importance for palaeobiogeographic mapping of the Alpine-Carpathian region.



2. ábra Az eredeti endemikus centrum elkülönülése és a faunák önállósulása az óceáni lemez szétnyílása következtében /A/, illetve az eredeti endemikus centrum szétkülönülése és új endemikus centrumok kialakulása az óceáni medencében létrejött barrier /földszoros/ következtében /B/ /SMITH 1989/.

Fig. 2. Temporal patterns: schematic representation of /A/ plate-mediated transport of living biotas causing faunal divergence in the fossil record and /B/ faunal divergence caused by the formation of a physical barrier /SMITH 1989/.