

A HETEROMORPH AMMONOIDEÁK ÉLETMÓD-HIPOTÉZISEINEK UJABB
ADATAI

Nagy István Zoltán^{x 1}

Szakosztályunk gyakorlata is bizonyította, hogy korunk információ-áradataiban sokszor lehet hasznos ha egy-egy tudományterület haladásának, irodalmának összefoglaló áttekintését bemutatjuk.

Csak egy példa a mennyiségre: H. HÖLDER 1975-ben alig másfél évtized irodalmát véve figyelembe, csupán a cephelopodák morfológiája területéről - a biosztratinomia és életmódhipotézisek nélkül - 111 közleményről számolhatott be.

Az élettér - életmód kapcsolatairól szóló tanulmányok közül kiemelésre méltónak találok G. SCOTT /1940/ munkáját /eltekintve most a régiektől/. A texasi krétaidőszaki lelőhelyek asszociációit kísérelte meg tartózkodási hely² és bathymetrikus³ osztályozás szerint értékelni, ill. értelmezni.

Rekonstrukcióiban / amelyekből az ősföldrajzi határok körvonalai is felvázolhatók/ a házalakok hidrodinamikai elemzése mellett a recens di- és tetrabranchiata cephelopodák életmódjának összevetése is nagy szerepet kapott.

^xPalaeontological and Geological Department of the Hungarian Natural History Museum, Budapest, H-1570; P.O.B. 330.

¹Szerző előadta az Őslénytani-Rétegtani Szakosztály 1986. január 6-i ülésén.

²planktonikus, nektonikus, nekto-planktonikus és benthonikus.

³litorális, neritikus /iszap-korallzátonyos, epineritikus, infraneritikus /bathyalis/ epibathyalis, infrebathyalis/, abyssális - régiókat véve figyelembe.

Ismeretes, hogy a kamrás cephalopoda házak többsége orthokonikus vagy planispirális. Mind a Nautiloidea, mind az Ammonoidea rendekben megtalálható - többek között - a tortikonikus /isotrophicus/ vagy helicoid felcsavarodás. Mint a csigaházak esetében, még a geometriai paraméterek is ugyan-
ugy használatosak.

Tortikonikus házformák ismeretesek Oncocerida, Discoce-
rida, Barrandeocerida nautilidákon is az ordovicium, szilur
és devon időszakokból. Legnagyobb elterjedésük a középső szilurban mutatkozik, itt az össz-nautilidáknak 7 %-át képviselik. Az utolsók a középső devonban bukkannak fel 2 genussal.

Az ammonoideák között a mezozoikumban tűnnek fel három esetben. Ilyenek a triász időszaki Cochloceras, Paracochloceras /WIEDMANN, 1973/, a doggeri heteromorfák /DIETL, 1978/, és egészen rendkívüli alak-tér-idő-beli elterjedéssel a krétaidőszaki képviselőik.

Régebben - a csiga-hasonlóság alapján - ezeket a formákat a vagilis bentosz élővilágába sorolták /DIENER, 1912; BEURLIN, 1928; BERRY, 1938; TRUEMAN, 1941; WIEDMANN, 1976; WARD, 1976; stb./.

Az ujravizsgálatok szükségességét leginkább az váltotta ki, hogy ezek a típusok is rendelkeztek azokkal az anatómiai, morfológiai komponensekkel, amelyekkel a - feltételezetten - jól mozgó, kamrázott házak életmódját magyarázták.

Az összehasonlító vizsgálatokban nagy szerepet játszó ma élő Nautilus- és Spirulára vonatkozó irodalom is alaposan megnőtt az utóbbi évtizedekben. Csupán tájékoztatásul sorolok fel néhányat az 1975 - 1985 közötti évekből /tehát csak a r e c e n s Nautilusról van szó!/:

BLIND, W. /1976/;

CARLSON, B. /1979/; CHAMBERLAIN, J. A. jr. /1978, 1980/;
- - , MOORE, W. A. /1982/; - - , WARD, P., MOORE, W. A. /1982/;
COCHRAN, J. K., LANDMAN, N. H. /1984/; - - , RYE, D. M., LAND-
MAN, N. H. /1981/; COLLINS, D., WESTERMANN, G. E. G., WARD, P.
/1978/; COLLINS, D., WARD, P., WESTERMANN, G. E. G. /1980/;

CRICK, R. E., OTTENSMAHNN, W. M. /1983/.

ERBEN, H. K., FLAJS, G. /1975/.

GREENWALD, L., WARD, P., GREENWALD, O. /1980/;

GREGOIRE, C. /1980/.

HABE, T. /1977/; HAMADA, T. /1977a, 1977b/; HAYASAKA, S.

/1983/; HAYASAKA, S. et al. /1982/; HIRANO, H. /1977/;

--, OBATA, I. /1979/; HURLEY, A. C., LANGE, G. D., HARTLINE,
P. H. /1978/.

JAPANESE expert consultation in living Nautilus, Tokyo,
/1980/.

KANIE, Y., TANABE, K. /1979/; --, FUKUDA, Y., NAKAYAMA, H.,
SEKI, K., HATTORI, M. /1980/; KAWAMOTO, N. /1978/.

LANDMAN, N. H., RYE, D. M., SHELTON, K. L. /1983/; LOWENSTAM,
H. A., TRAUB, W., WEINER, S. /1984/.

McCONNELL, D., WARD, P. /1978/; MARTIN, A. W., CATALA-STUKI,

I., WARD, P. /1978/; MIKAMI, S., YAMADA, T., FUJIWARA, SHI-

SHIDA, H., SAKAMOTO, K. /1976/; MIKAMI, S., OKUTANI, T.

/1977/; MUNTZ, W., RAJ, V. /1984/.

OKUTANI, R., MIKAMI, S. /1977/.

SAUNDERS, W. B. /1981a, 1981b, 1983, 1984a, 1984b/; --,

SPINOSA, C. /1978, 1979/; --, WEHMAN, D. A. /1977/; --,

SPINOSA, C., TEICHERT, C., BANKS, C. /1978/.

TANABE, K., HAMADA, T. /1978/; TAYLOR, B. E., WARD, P. /1983/.

WARD, P. /1979/; --, CHAMBERLAIN, J. A. jr. /1983/; --,

GREENWALD, L. /1981/; --, MARTIN, A. /1978, 1980/; --,

--, ROUGERIE, F. /1980/; --, CARLSON, B., WEEKLY, M.,

BRUMBAUGH, B. /1984/; --, STONE, R., WESTERMANN, G. E. G.,

MARTIN, A. /1977/; WEAWER, J. S., CHAMBERLAIN, J. A. jr.

/1976/; WELLS, M. J. /1983/; WESTERMANN, G. E. G. /1982/;

WOODRUFF, D. S., MULVEY, M., SAUNDERS, W. B., CARPENTER, M. P.

/1983/.

Az életmódhipotéziseket érintő vizsgálatokból

DENTON és GILSPIN BROWN /1966, 1973/ sokat foglalkoztak a kamrafolyadék oldatának fiziologiájával és funkciójával, tehát azzal a folyamattal, amikor a Na és Cl ionok transzportálódnak a kamrafolyadékból a szifó epitheliális sejtjei révén. Bevett és használt terminus már a kamrafolyadék "decouplálódással" való transzportja /tehát a nem közvetlen, direkt kontaktus a szifóval/. Élettani számítások szerint ez a módszer sokkal előnyösebb az állat számára mintha a szifó egyszerűen a folyadékba merülve szabályozná a kamrakitöltés arányát. A szifónak ez a conchiolin membránja a fosszilis ammonoideákon már nem található meg, bár többen kimutathatónak vélik /WESTERMANN, 1971; BAYER, 1975/.

Ez a decouplálódó kamrafolyadék igen előnyös adaptáció, a Nautilus és Spirula életében ugyanis elég gyakori a mélység változtatása /CLARKE, 1966; WARD és MARTIN, 1978/. Ismeretes, hogy ha az állat "belső környezete" alacsonyabb nyomású lesz, akkor lép fel a kamrából folyadékot eltávolító tendencia és ez a folyamat állítja helyre a szifó mindkét oldalán a só-grádiens, illetve a két "környezet" közötti nyomáskülönbséget. A lesüllyedéskor természetesen fordítva: a kamrába folyadék nyomul. A decoupláló "módszer" az ozmolaritás szabályozásával takarékosabb élettani funkciókat hoz létre.

Van összefüggés természetesen a szifó és a kamrák helyzete között is. A planispirál ammonoideákban a lóbak és nyergék elemei a köldök felé haladva csökkenő méretűek, de megtartják bilaterális szimmetriájukat. A tortikonikus formákon ez a helyzet aszimmetrikussá válik, a külső oldal lóbai ugyanis megnagyobbodnak, mialatt a belső, a csavarodási tengelyhez közelebb álló elemek nagysága csökken. A tortikonikus szifó a kanyarulat felső vállán található, amivel eléri a planispirális házak decouplációs lehetőségeit. A tortikonikus ház ezt a pozíciót mindig megtartja a 360°-os növekedés alatt.

/hozzáteszem még, hogy mind a Turrilitidákban, mind a Nostoceratidákban a csavarodás iránya - ti. jobbra vagy balra -, nagyjából egyenlő arányban található./

Akadnak szokatlan, ma még megoldatlan eltérések is. MATSUMOTO 1977-ben extrém felsőkréta heteromorfákat ismertett. Ezek között egy Yezoceras /= Nostoceratida/ esetében a laterális lóbák dorsális irányban voltak eltolódva, tehát a háznak dorsalis szifója volt! Nem egyedi, aberráns esetről van szó, mert az ismertetett fajok valamennyi növekedési stádiumban ezt a pozíciót mutatták /egyébként egy genus két fajáról van szó/. MATSUMOTO szerint ezek a kis evolúciós szukcesszióval bíró fajok ritkák, és időtartamukat tekintve is a hokkaidoi coniacira korlátozódnak. Viszont majdnem minden egyéb tortikonikus ammonitesz hosszabb geológiai életkoru és a generaik világszerte elterjedtek.

Szifóhelyzetük alapján a tortikonikus házak nagyobb stabilitásuak mint a planispirálisan felcsavarodottak. /A stabilitást TRUEMAN 1941-i tanulmánya szerint számítjuk, tehát az egyensúlyi és súlyponti centrumok távolsági aránya alapján./ Bár már TRUEMAN is utalt rá, RAUP /1966/ számításokkal is megerősítette, hogy az evolút formák stabilabbak mint az involutak.

Életmódfeltételezések

Figyelembevéve itt nem tárgyalt egyéb adatokat is, feltehető, hogy a tortikonikus heteromorfák lakókamráikat egy bizonyos mértékig elhagyhatták /= abból tkp. kiemelkedhettek/ és vagilis benthonikus életmódot folytattak, a mai Octopus-hoz hasonlóan /csak közben a házukat is viselni kellett/.

A másik lehetőség, hogy olyan környezethez alkalmazkodtak, amely nem kívánta meg a gyors uszási készséget mint pl. a benthonikus ugráló, szökdecselő, vagy nem mélyvizi nektonikus életmód.

Az első elképzelés valószínűbbnek látszik a középső kréta Turrilitidákra, ezek valamennyi genusának háznyílása eljzati orientációju / = radialis apertura LINSLEY /1977/

terminológiája szerint/.

A fiatalabb krétaidőszaki - tehát Nostoceratida - tortikonosus házuak bonyolultabb, változatosabb életűek lehettek. Ezek többségében a lakókamra - egyedfejlődésük utolsó lépéseként - "U" alakú formát alakít ki, az addig "normálisnak" mondható helicoid állapot után. Amint a fosszilis példák mutatják, ez a "végkifejlet" nemcsak tortikonikus házformákon is kialakulhat.

Ez a fajta kombinált összeállítás - tehát a váratlan "U" módosulat a stabilizálódott helicoiddal párosulva - az állat testét a tenger felszine felé kellett, hogy tartsa, azaz "felfelé". A talaj felszínén mászó, vagy pláne saltációs mozgást végző szervezet számára ez a megoldás nagyon kellemetlennek látszik. Ugyanakkor az elterjedési adatok - mind térben, mind időben - azt mutatják, hogy ez a formatípus egyáltalán nem korlátozta életmódjukat /WARD, 1976; WARD-WESTERMANN, 1977/, sőt, a variabilitásuk elég nagy /Scaphitidák, Hamitidák, a Nipponites pl./. Legvalószínűbb, hogy m e z o - p e l a g i k u s életmódot folytattak. Mai cephelopodák ebben az élettérben bőven találhatóak. Joggal képzelhető el, hogy egyedfejlődésük alatt megváltozott életmódjuk is /1. PACARD /1972/ fejtegetéseit/.

Ennek a tortikonikus alakból váltott formának talán legszebb példája a Dydimoceras. WARD /1976/ a Vancouver melletti Orcas szigetekről írt le ilyeneket és ebben a közleményében is vázolta a planktoni életmód lehetőségeit BERRY /1928/; DONOVAN /1964/; és PACARD /1972/ elemzéseire is hivatkozva.

Ugyancsak új elképzeléseket olvashattunk a közelmúltban a talán legjobban ismert extra-alakról, a Nipponitegről is. Minden régebbi felfogás úgy említette ezeket mint a benthonikus adaptáció legszebb példáit. Ennek az életmódnak bizonyítékként azokat a bélyegeket kellene találnunk rajtuk, amelyek a fenéklakókra volnának jellemzőek. Így tehát a hidrosztatikai szerveknek valamilyen mértékű csökevényesedését, fejletlenebb voltát, tehát egyszerűbb kivitelét, netalán a héj megvastagodását, a kanyarulatok változatosabb kialakitá-

sát, stb. /WIEDMANN, 1973/. Tipikus japán endemizmusnak látszottak. 1977-ben értesültünk amerikai előfordulásukról is /*N. occidentalis* WARD-WESTERMANN/.

A legújabb vizsgálatok /op. cit./ azt bizonyították, hogy egyáltalán nincs kamravarrat redukciójuk /már ti. annak komplexitását tekintve/ és mérsékeltnek mondható a kanyarodási variáció is. Továbbá: a *Nipponites occidentalis*-on is jól felismerhető ugyanez a felfelé tendáló " U " alakú lakókamra végződés! Számolni kell tehát planktoni jelenlétükkel is!! /TRUEMAN, 1941; RAUP & CHAMBERLAIN, 1967; HEPTONSTALL, 1970/.

IRODALOM - REFERENCES

- BAYER, U. /1975/: Organische Tapeten im Ammoniten - Phragmokon und ihr Einfluss auf die Fossilisation. - Neues Jhft. für Geol. u. Min., Mh. 1: 12-25.
- DENTON, E. J. and GILPIN BROWN, J. B. /1866/: On buoyancy of the pearly Nautilus. - J. mar. biol. Ass. U. K. 46: 723-759.
- DENTON, E. J. and GILPIN BROWN, J. B. /1973/: Flotation mechanisms in modern and fossil cephalopods. - Adv. Mar. Biol. 11: 197-268.
- DIETL, G. /1978/: Die heteromorphen Ammoniten des Dogger. - Stuttgarter Beiträge zur. Nat.-kunde, Sec. B, /Geol. u. Pal./, Nr. 33. 97 pp.
- DONOVAN, D. T. /1964/: Cephalopod phylogeny and classification. - Biol. Rev. 39: 259-288.
- HEPTONSTALL, W. B. /1970/: Buoyancy control in ammonoids. - Lethaia, 3: 317-328.
- HÖLDER, H. /1975/: Forschungsbericht über Ammoniten. - Paläont. Zeitschr. 49: 493-511.
- MATSUMOTO, T. /1977/: Some heteromorph ammonites from the Cretaceous of Hokkaido. /Studies of the Cretaceous ammonites from Hokkaido and Saghalien. XXXI./. - Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. Ser. D., Geol. 23: 303-366.
- MUTVEI, H. and REYMENT, R. A. /1973/: Buoyancy control and siphuncle function in ammonoids. - Palaeontology 16: 623-636.
- RAUP, D. M. /1966/: Geometric analysis of shell coiling: general problems. - Jour. Paleont. 40: 1178-1190.
- RAUP, D. M. /1967/: Geometric analysis of shell coiling: coilings in ammonoids. - Jour. Paleont. 41: 43-65.

- SCOTT, G. /1940/: Paleoeological factors controlling distribution and mode of life of Cretaceous ammonoids in Texas area. - Bull. Amer. Petrol. Geol. 24: 1164-1203.
- WARD, P. D. /1976/: Upper Cretaceous ammonites /Santonian - Campanian/ from Orcas Island, Washington. - Jour. Paleont. 50: 454-461.
- WARD, P. D. and MARTIN, A. /1978/: On the buoyancy of the pearly Nautilus. - J. Exp. Zool. 205: 5-12.
- WARD, P. D. and WESTERMANN, G. E. G. /1977/: First occurrence, systematics and functional morphology of Nipponites /Cretaceous Lytoceratina/ from the Americas. - Jour. Paleont. 51: 567-572.
- WESTERMANN, G. E. G. /1971/: Form, structure and function of shell and siphuncle in coiled Mesozoic ammonoids. - Roy. Ont. Mus. Life Sci. Contrib. 78: 1-39.
- WIEDMANN, J. /1973/ Upper Triassic heteromorph ammonites. - In: HALLAM, A. /edit./: Atlas of Palaeobiogeography: 235-249.
- WIEDMANN, J. /1973/: Ancyloceratina /Ammonoidea/ at the Jurassic /Cretaceous boundary/. - In: HALLAM, A. /edit./: Atlas of Palaeobiogeography: 309-316.