

## Kutatási zárójelentés

a „A mezozoós tengeri forradalom kezdeti szakasza és a középső-triász radiatív evolúció összefüggéseinek vizsgálata”

című, K 81298 számú OTKA téma kutatási eredményeiről

2015

Készítette: **Vörös Attila** témavezető, *Monostori Miklós, Ozsvárt Péter, Pálfy József, Sente István* és *Tóth Emőke* résztanulmányainak felhasználásával.

### Bevezetés

Kutatásaink során a tengeri ökoszisztémákban a perm-végi bioszféra katasztrófa után végbement újraépülési folyamat egy szakaszát vizsgáltuk. A változatos kora-triász újraépülési folyamat a középső-triászban felgyorsult: számos állatesoport radiatív evolúciót mutatott. A mezozoós tengeri forradalom eme középső-triász kezdeti szakaszáról igen jelentős őslénytani adatmennyiséget ismerünk Magyarország területéről is; ez volt témaválasztásunk legfőbb indoka.

Kutatásaink a Radiolaria, Ammonoidea, Bivalvia, Ostracoda és Brachiopoda faunák részletes vizsgálatára irányultak. Adatbázisaink alapja a Balaton-felvidéki anisusi és ladin lelőhelyekről (részletesen begyűjtött szelvényekből) rendelkezésre álló, igen gazdag ősmaradvány anyag volt, melyet kisebb kiegészítő gyűjtésekkel tettünk teljessé.

Vizsgálatainkba bevontuk az alpi-mediterrán térségből ismert faunákat is; az általános faunaváltozások megismeréséhez globális adatbázist használtunk. A fenti állatcsoportok radiatív evolúciója a középső-triász során eltérő időben és eltérő módon jelentkezett. Ennek részletes elemzését két csoport: a radioláriák és az ammonoideák esetében végeztük el

Eredményeinkről rendszeresen beszámoltunk hazai és külföldi konferenciákon. Néhány kisebb terjedelmű dolgozatot publikáltunk; emellett egy leíró jellegű monográfia előkészületben van.

Célkitűzéseink nem minden esetben valósultak meg, és eredményeink publikálása sem haladt kellő ütemben. A tervektől és a kitűzött céloktól való eltérések okai közül kettőt kívánunk kiemelni.

(1) A kutatási téma kidolgozását team jellegű munkaként terveztük, alapvetően a Magyar Természettudományi Múzeumban működő MTA-MTM Paleontológiai Kutatócsoport munkatársainak szoros együttműködésével. Az évek során azonban – nem várt módon – három kulcsfontosságú résztvevő kutató távozott a befogadó intézményből. A fizikai távolság ellenére mindhárman folytatták kutató munkájukat az adott OTKA kutatás keretében, de a megváltozott munkakörükből adódó leterheltségük és a távolság miatt a közös munkához való hozzájárulásuk erősen korlátozottá vált.

(2) Külföldi tanulmányútjaink egy része (Padova, Milano, Bécs) – szervezési nehézségek miatt – nem valósult meg.

Mindezek miatt, a szerződésben foglalt kutatási terv alábbi néhány pontját nem tudtuk teljesíteni:

- A középső-triász Ammonoidea fauna monografikus dokumentálása;
- A Balaton-felvidéki ladin kagylófauna monografikus leírása;

**A kutatási terv legfontosabb pontjai azonban teljesültek; jelentősebb eredményeinket – melyeknek publikálása előkészületben van – a a zárójelentés további részében részfejezetek (esettanulmányok) formájában foglaljuk össze.**

# 1. Középső triász radiolária evolúció és radiáció dinamika a Tethys nyugati medencéiben

Ozsvárt Péter

## Bevezetés

Az elmúlt közel három évtized a középső triász radioláriák taxonómiai és biosztratigráfiai vizsgálatában rengeteg új és egyben jelentős eredményt hozott. A részletes taxonómiai leírások száma a hetvenes évek végétől napjainkig folyamatosan gyarapodnak, ugyanis egy-egy szerencsés lelőhely gyakran több tucat új faj leírását is lehetővé teszi (Dumitrica, 1978a; Dumitrica, 1978b; Dumitrica, 1982; Dumitrica et al., 1980; Kozur et al., 2007a; Kozur et al., 2007b; Kozur et al., 2007c; Kozur et al., 2009; Kozur and Mostler, 1979; Kozur and Mostler, 1981; Kozur and Mostler, 1994; Kozur et al., 1996; Kozur and Mostler, 1996a; Kozur and Mostler, 1996b; Kozur and Mostler, 2006). A középső triászra vonatkozó első biosztratigráfiai értékelések (Kozur and Mostler, 1994; Kozur, 2003; Kozur et al., 1996) az egykori Tethys nyugati részmedencéinek részletes vizsgálataiból születtek. A legjelentősebb alpi (Göstling, Grossreifling, Recoaro) radiolária lelőhelyek mellett kiemelkednek a balaton-felvidéki középső (és részben felső) triász szelvények is (Felsőörs, Köveskál, Mencshely, Száka-hegy, Palóznak-1), amelyek alapján született eredmények (De Wever et al., 2003; Kozur and Mostler, 1994; Kozur, 2003; Kozur et al., 1996; O'Dogherty et al., 2011) mára integrált részét képezik az elsősorban ammonitesz és conodonta alapú triász rétegtannak. A részletes taxonómiai és sztratigráfiai vizsgálatok mellett sokkal kevesebb kutatás fókuszált a radiolária közösségek diverzitás dinamikájának, radiációjának és evolúciós kapcsolatainak a feltérképezésére és megértésére. Manapság elegendő paleontológiai adat áll rendelkezésre erről az időszakról ahhoz, hogy kísérletet tegyünk ennek problémának a megoldására. Ehhez elengedhetetlen a középső triász radiolária közösségek legkorszerűbb eredményeinek rövid ismertetése mellett a Tethys nyugati részmedencéinek általános földtani bemutatása is, amivel öskörnyezeti keretet kívánunk adni az egykori óceánban lezajlott folyamatoknak.

## A triász radiolária közösségek és biosztratigráfiai problémák

A teljes bioszférát érintő legjelentősebb, perm végi krízist követően a radiolária családok száma földtani értelemben viszonylag rövid idő alatt (10 millió év) közel megduplázódott és a

triász végére meghatszorozódott (De Wever et al., 2003). A triász korai szakaszán a néhány permii túlélő mellett megjelentek az első primitív monocyrtid (*Tripedocorbis*) és dicyrtid (*Triassospongocyrtis*) Nassellariák valamint ekkor kezdődik az Entactinariák gyors diverzifikációja is (megjelennek a primitív valamint túszerű Eptingiidaek). Az olenyoki – anisusi határon végképp eltűnnek a tipikus paleozoós formák (Follicucullida, Latentifistulidae) és annak ellenére, hogy az anisusi korai szakasza jóval kevésbé dokumentált mint a kora triász, mégis kimutatható, hogy ekkor jelentek meg a középső triász legfontosabb Eptingiidae (*Eptingium*, *Cryptostephandium*) és Nassellaria (*Planispinocyrtis* és *Triassocampe*) formái (O'Dogherty et al., 2010). A középső anisusitól kezdődött egyértelműen a radioláriák evolúciójának és diverzifikációjának a legfontosabb időszaka: a legtöbb mono-, di- és multicyrtid Nassellaria család (Poulpidae, Naboellidae, Spongosilicarmigeridae, Tetraspinocyrtidae, Bulbocyrtidae, Ruesticyrtidae) ekkor jelent meg és vált gyakorivá. Tömegesen jelentek meg új Entactinaria formák és ez a csoport ekkor érte el a diverzitási maximumát is (Pentactinocarpidae, Hindeosphaerinae). A korábban alárendelt Spumelláriák a középső anisusitól váltak gyakorivá és ha diverzifikációjuk el is maradt az Entactinariák és a Nassellariák mögött, a mezozoikum fiatalabb valamint a kainozoikum leggyakoribb formái (Pyloniacea) már ebből a csoportból kerültek ki (De Wever et al., 2003). A legfontosabb diverzifikációs időszak kezdeti fázisa jól definiálható az anisusiban (illyr alemelet): a *Paraceratites trinodosus* ammonitesz zóna alsó részén (*Trinodosus* – *Camunum* szubzóna határán) a balaton-felvidéki Felsőörsi szelvényben (*Spongosilicarmiger italicus* radiolária zóna). A diverzitás maximuma az anisusi – ladin határ környékétől (illyr – fassai) a késő karni (alsó tuval) időszakig tartott. Az *Oertlisponus* genus megjelenése (*Oertlisponus inaequispinosus* radiolária zóna) és diverzifikációja az egyik legfontosabb eleme a radiolária zonációnak. A recoaroi szelvény, amely a legteljesebben tartalmazza a *Spongosilicarmiger italicus* és *Oertlisponus inaequispinosus* radiolária zónákat egybeesik a *Reitzi* ammonitesz zóna bázisával azonban a szelvény fiatalabb része nem tartalmaz adekvát ammonitesz közösséget. Tovább nehezíti a problémát, hogy a ratifikált anisusi – ladin GSSP szelvény (Brack et al., 2005) viszont nem tartalmaz értékelhető radiolária közösséget, ami nagyban megnehezíti a korrelációt az ammonitesz adatokkal (Stockar et al., 2012). A másik fő probléma, hogy az „új” anisusi-ladin határ az *Eoprotrachyceras curionii* ammonitesz zóna bázisán lett kijelölve, amiből az a sajnálatos probléma következik, hogy két korábban említett radiolária zónán kívül összesen négy radiolária zóna már a ladin emeletbe került, ami megnehezíti illetve enyhén szólva zavarossá teszi a 2005 előtti irodalmi adatok interpretációját (1. ábra).

Mts	Középső triász onokohéziós zónák	Tethys Ammonoidea zónatársulása	Tethys Radiolária zónatársulása (Kozur, 2003)	UAZ (Densit, 2008)	Középső triász-ladin határ magassága	
238	Ladin	Longobard	<i>Tritortis kretaensis</i>		Ladin	
			<i>Protrachyceras neumayri</i>	<i>Muelleritortis cochleata</i>		UAz9
239		<i>Protrachyceras longobardicum</i>				
		<i>Eotrachyceras "gredleri"</i>	<i>Muelleritortis firma</i>			
240	Fassai	<i>Protrachyceras margitosum</i>			Fassai	
241		<i>Eoprotrachyceras curionii</i>	[un-named]	UAz8		
	Anizuszi	Nevadites secedensis	<i>Cheseceras chesense</i>	<i>Ladinocampe multiperforata</i>	<i>Ladinocampe vicentinaensis</i>	UAz7
242			<i>Reitzites reitzi</i>	<i>Spongosilicar. italicus</i>	<i>Ladinocampe annuliferiformis</i>	UAz6
		<i>Kellnerites felsoboerensis</i>	<i>Kellnerites felsoboerensis</i>	<i>Spongosilicar. transitus</i>	<i>Oertlispongosus primiflorus</i>	UAz5
243		<i>Paraceratites trinodosus</i>	<i>Paraceratites trinodosus</i>	<i>Tetraspinocyrtilis laevis</i>	<i>Yeharais annulata</i>	UAz4
		<i>Schreyerites binodosus</i>	<i>Schreyerites binodosus</i>	(no dated radiolarians)	<i>Thomai fraxia</i>	UAz3
244		Pelsoi	<i>Balogites balatonicus</i>	<i>Parasepsagon robustus</i>		UAz2
			<i>Balogites balatonicus</i>	<i>Barantuna cristianensis</i>		
245		Bithyniai	<i>Acrocardiceras ismidicus</i>	<i>Paroertlispongosus diacanthus</i>		Anizuszi
			<i>Nicomedites osmani</i>			
246			<i>Lanotropiles caurus</i>			
	<i>Siberlingites mullen</i>					
247	Aegeai	<i>Pseudokeyserlingites quexi</i>	<i>Hozmadia gifuensis</i>		Aegeai	
		<i>Japonites welten</i>				

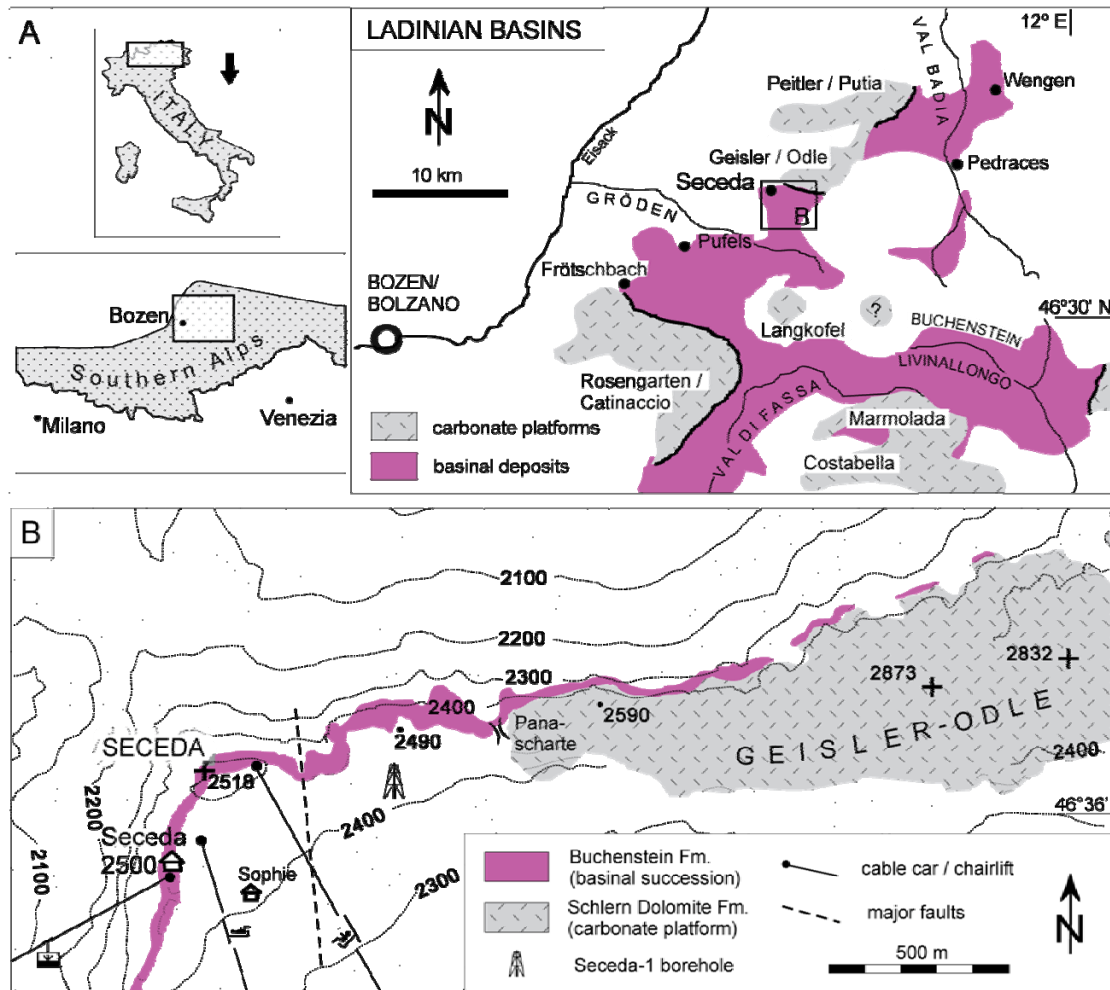
1. ábra A középső triász Ammonoidea és Radiolária zonációi

A korábbi vizsgálatok azt mutatták, hogy a jelenlegi anizuszi – ladin határ szűk környékén (*N. secedensis* – *E. curionii* ammonitesz zónák) a radiolária közösségekben nem történt jelentős változás, a következő markáns diverzifikáció a *Protrachyceras gredleri* ammonitesz zóna bázisán figyelhető meg (Kozur, 2003). Az új, részletes balaton-felvidéki radiolária alapú kvantitatív biokronológiai vizsgálatok azonban rámutattak arra, hogy az említett *N. secedensis* – *E. curionii* ammonitesz zónák határaihoz is köthetők és kimutathatók jelentősebb változások (Ozsvárt, 2012). A ladin időszakban tovább folytatódik a diverzifikáció, megjelennek a látványosan és változatosan díszített Oertlispongidaek (*Pterospongosus*, *Steigerispongosus*, *Scutispongosus*, *Spongoserulla*), valamint újabb multicyrtilid Nassellariák (Pseudodictyomitridae, Canoptidae) és nagyon jelentős változás az Entactinariák erősen csavart tuskéjú formáinak a megjelenése (*Tritortis*, *Muelleritortis*) is. A korai karnban a Spumellariák robbanásszerű változása figyelhető meg, változatos és sajátos csoportok jelennek meg (*Capnuchosphaera*, *Sarla*, *Spongotortilispinus*, *Kahlerosphaera*), valamint gyakorivá válnak a saggitális gyűrűt viselő Saturnalidaek is. Az Oertlispongidaek teljesen eltűnnek, ugyanakkor megjelennek a többszörös gyűrűt viselő Entactinariák. A késő karnban jelennek meg a Pantanelliidae család legkorábbi képviselői, melyek a mezozoikum fiatalabb részén már az egyik leggyakoribb csoportot képviselik. A noritól kezdve folyamatosan csökken a diverzitás,

de ugyanakkor megjelennek a jura leggyakoribb formáinak is a korai képviselői (Canoptidae, Livarellidae, Ultraporidae). A késő noriban egy ismételt jelentős felvirágzás és markáns diverzifikáció figyelhető meg, amit a rhaetiben diverzitás csökkenés, a triász/jura határon pedig tömeges kihalás jellemzi a radiolária közösségeket (Longridge et al., 2007).

### **Középső triász környezetek a Tethys nyugati részmedencéiben**

Jó megtartású, nagy diverzitású radiolária közösségek elsősorban a Tethysen belüli intraplatform medencéket kitöltő üledéksorokban (Buchensteini képződmények – alpi területeken) maradtak meg. A triász időszakban a Tethys nyugati területein (Déli-Alpok) egy alapvetően passzív kontinentális perem alakult ki, amelyet segélytengeri karbonátplatformok tagoltak (Brack et al., 1999). A középső triász folyamán transzteniós és transzpressziós tektonikai folyamatok hatására, és alapvetően egy transzgressziós folyamattal jellemezhető környezetben jöttek létre a különböző sekélytengeri és mélyebb vízi üledékes összletek, amelyek a folyamatos süllyedéssel lépést tartva helyenként akár több száz méteres vastagságot is elérhetnek (Brack and Rieber, 1993). A sekélyvízi karbonátplatformokon kialakuló árapályövi területet és lagúnákat kisebb, de egyértelműen mélyebb, szűk medencék, félárkok tagolták (2. ábra), melyben sziliciklasztos-karbonátos üledékképződés folyt (Daonellás márga, Buchensteini képződmények). A Buchensteini Formáció a Dolomitokon kívül az Északi-Mészköalpok kisebb részmedencéiben (Reifling, Hallstatt), a Balatonfelvidéken (Budai and Vörös, 1992), a Dinaridákban és a Hellenidákban (Angiolini et al., 1992) is nyomozható. A késő anisusitól meginduló intenzívebb tektonikai folyamatok következtében eróziós felszínek jöttek létre a kiemelkedő hátakon, és helyenként több száz méter vastag üledék erodálódott le a, főként az ún. werfeni képződményekből. Az intraplatform medencékben továbbra is pelágikus, sziliciklasztos-karbonátos üledékképződés folyt, helyenként vastag vulkáni törmelékanyaggal (Buchensteini képződmények), helyenként vörös Hallstatt típusú, tűzköves mészkövel, illetve a disztális, teljesen elzárt medencékben szerves anyagban dús agyagos, illetve a karbonátplatformról származó törmelékes, átülepített képződményekkel.



2. ábra A Dél-alpi középső triász karbonátplatformok és medencék elhelyezkedése (A térkép).

A Seceda-1 fúrás és a felszíni feltárások elhelyezkedése (B térkép).

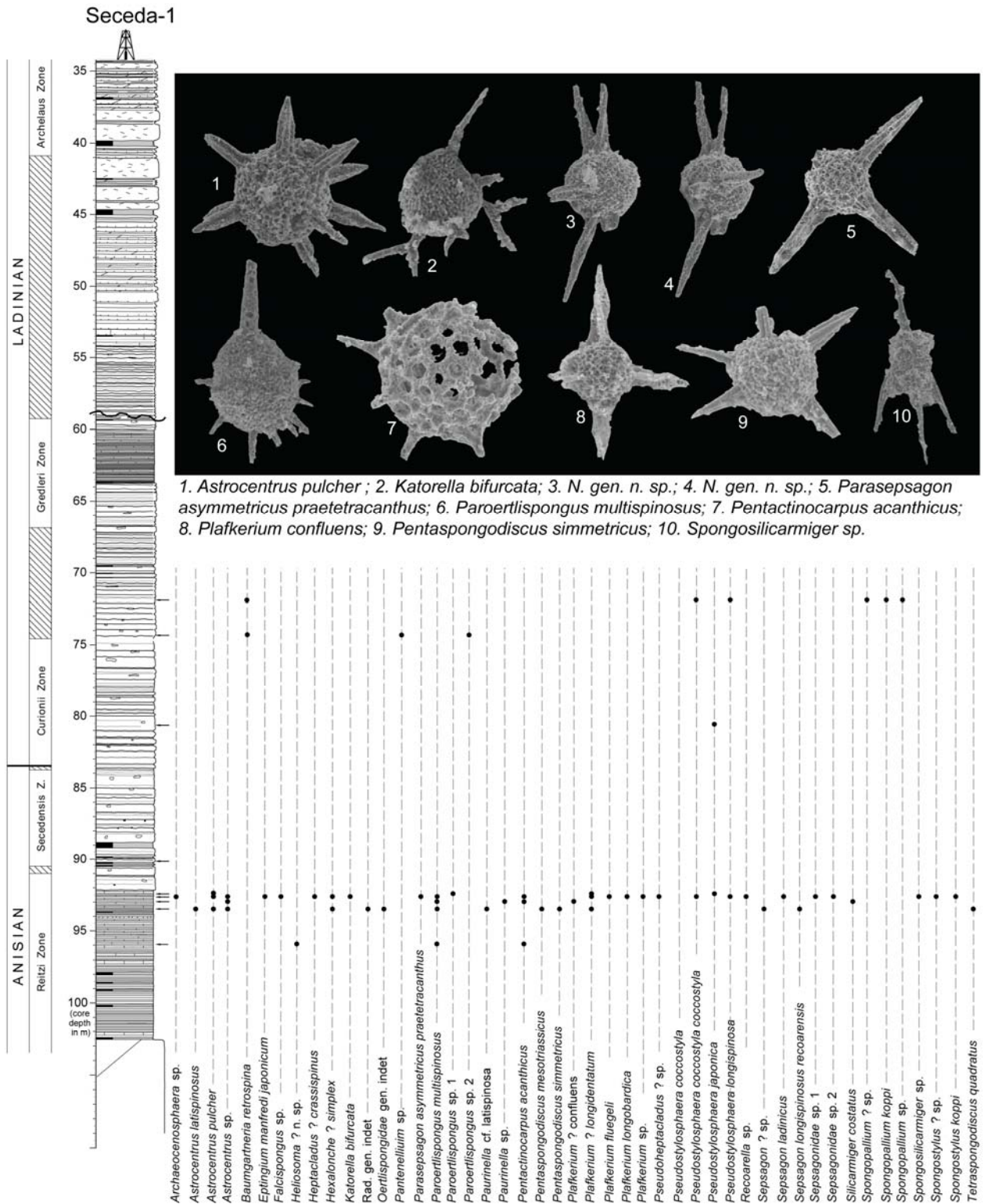
Amíg a késő ladin – kora karniban felújuló tektonikai mozgások következtében a medencékben gravitációs üledékáthalmazás folyt, megabreccsák és olisztolitok megjelenésével, addig a sekélyebb kiemelkedő karbonátplatformokon szubaeरिकus karsztosodás a jellemző (Blendinger, 1985). Ezzel egyidejűleg, egyes kisebb medencékben bázisos magmatitok jelennek meg, majd erre már újgenerációs karbonátplatformok épülnek (Bosellini, 1984). Ezeken belül, a radiolária közösségek megőrződése szempontjából azok a medencerészek voltak a legkedvezőbbek, ahol a karbonátos üledékképződéshez vulkanoklasztikus betelepülések is kapcsolódnak. Sajnos azonban a meglévő adatokból az is világosan kitűnik, hogy nincsenek folyamatos, radioláriákat is tartalmazó olyan adatsorok, amelyek folyamatosan reprezentálnák ezt az időszakot. Kivétel nélkül egy-egy pontszerű adathoz köthetők a leírt radiolária közösségek, ami megnehezíti a radioláriák fejlődéstörténetének pontos felállítását. Talán az egyik legfontosabb de legnehezebben megválaszolható kérdés, hogy a radiolária közösségek valóban hirtelen bekövetkezett,

földtani értelemben pillanatszerű felvirágzást mutatnak (egy-egy szelvényen belül legtöbbször egy, esetleg csak néhány minta tartalmaz nagy gazdagságú és jó megtartású faunát) vagy megőrződésbeli anomáliák tükröződnek a vizsgált rétegsorokban. Fontos kérdés továbbá az is, hogy a megőrződésben milyen szerepe van a befoglaló kőzetnek. Schlager (2003; 2005) részletes tanulmányai alapján az alpi triász (anisusi – karni) karbonátplatformok közül a dél-alpi Dolomitok mészsanyaga hozzávetőleg fele részben abiotikus és fele részben biogén eredetű, azonban a szervezetek által nem kontrollált mennyiségű karbonátból áll (M típusú). Szemben a északi-mészkőalpi illetve felső triász (nori – rhaeti) karbonátplatformokkal, amelyek zömében biogén eredetűek az élő szervezetek által kontrollált (C, T típusú) karbonátokból épülnek fel (Schlager, 2007). Ezek a platformok szemben a mai trópusi karbonátplatformok geometriájával, jellemzően szabálytalan alakú és kiterjedésű karbonátiszap dombokból és medencékből épültek fel (Schlager, 2007).

## **Vizsgált szelvények**

### **Seceda-1 fúrás**

A project keretében feldolgoztuk a Seceda-1 fúrás radiolária anyagát (3. ábra). A közel 100 méter hosszúságú fúrást aprólékosan (kb. 5-10-15 cm-es mintavételezéssel) végigelemezve összesen 8 minta tartalmazott határozható és sztratigráfiailag fontos radiolária illetve conodonts közösséget. Összesen 47 fajt sikerült meghatározni, amelyből 1 új genust és 3 új fajt lehetett elkülöníteni. Hasonlóan más tethysi mezozoós (elsősorban középső és felső triász) szelvényekhez, a Seceda-1 fúrásban is felismerhető a radiolária közösségek anomális megjelenése, ahogy korábban említettük ez jellemző a tethysi szelvényekre, hogy egy-egy rétegsoron belül, általában egy vagy két minta (időpillanat) tartalmaz gazdag és általában magas diverzitású radiolária közösségeket. A nyolc mintából itt összesen egy tartalmazott gazdag faunát, amely a *Spongosilicarmiger italicus* radiolária zónába tartozik (Avisianum szubzóna felső része), a vastag tufaszintek megjelenése alá, ahol jellemzően magas szerves anyag tartalmú képződmények találhatóak a fúrási rétegsorban. Egyelőre nehezen értelmezhető a radiolária közösségek robbanásszerű diverzifikációja, de az biztosan állítható, hogy több változó (pl. vulkáni működés, magas szerves anyag beáramlás, jelentős tengerszintcsökkenés, speciális paleogeográfiai konfiguráció) együttes hatása kell a radiolária közösségek diverzitásának extrém mértékű növekedéséhez.



3. ábra A Seceda-1 fúrás radiolária faunája



## Felszíni szelvények

### Frötschbach

A frötschbachi felszíni szelvény (Buchenstein Formáció) anyagát Hans Rieber és Peter Brack gyűjtötte a kilencvenes évek közepén. A mintákat Heinz Kozurnak küldték feldolgozásra, aki az oldáson túl elkészítette a radiolária fauna SEM felvételeit, azonban a határozást és biosztratigráfiai interpretációt nem közölte. 2013-ban bekövetkezett halála után az anyag hozzám került feldolgozásra. 9 mintából összesen négy tartalmazott gazdag, jó megtartású és rendkívül diverz faunát, azonban ezek mind egy rétegből származnak (4. ábra). A szelvény a korábbi magnetosztratigráfiai és biosztratigráfiai vizsgálatok alapján tökéletesen korrelálható a Seceda-1 fúrással. Ebben a szelvényben is a gazdag radiolária fauna megjelenése a *Spongosilicarmiger italicus* radiolária zóna felső (*Oertlisponus inaequispinosus* szubzóna) részébe tartozik (Avisianum szubzóna felső része).

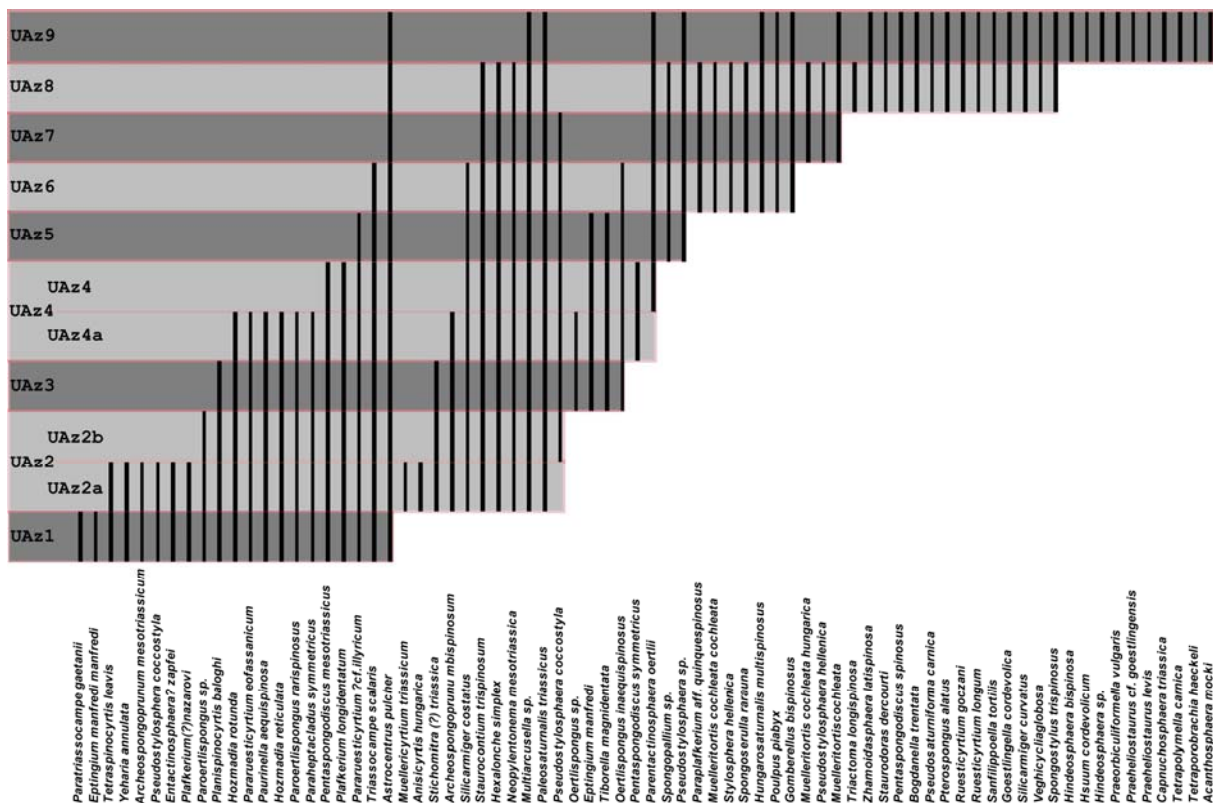
### Seceda

Megvizsgáltam a secedai felszíni szelvények (Brack and Rieber, 1993) radiolária anyagát is. A mintákat szintén Hans Rieber és Peter Brack gyűjtötte a kilencvenes évek közepén, azonban ez az anyag is Heinz Kozurnál volt feldolgozatlanul. A 31 minta közül összesen 5 tartalmazott határozható radiolária közösséget. Ezek közül 3 rendkívül rossz megtartású (A8, A18, A22, 4. ábra), szegényes faunát tartalmaz. Egyetlen mintában (Se1) gazdag és jó megtartású radiolária faunát találtunk, amely szintén a *Spongosilicarmiger italicus* radiolária zónába tartozik, ezen belül a *Oertlisponus inaequispinosus* szubzónába. Egy minta (A26) gazdag, azonban rendkívül rossz megtartású faunát tartalmaz, amely viszont már a jóval fiatalabb *Muelleritortis firma* radiolária zónába tartozik (4. ábra).



## Balaton-felvidéki szelvények

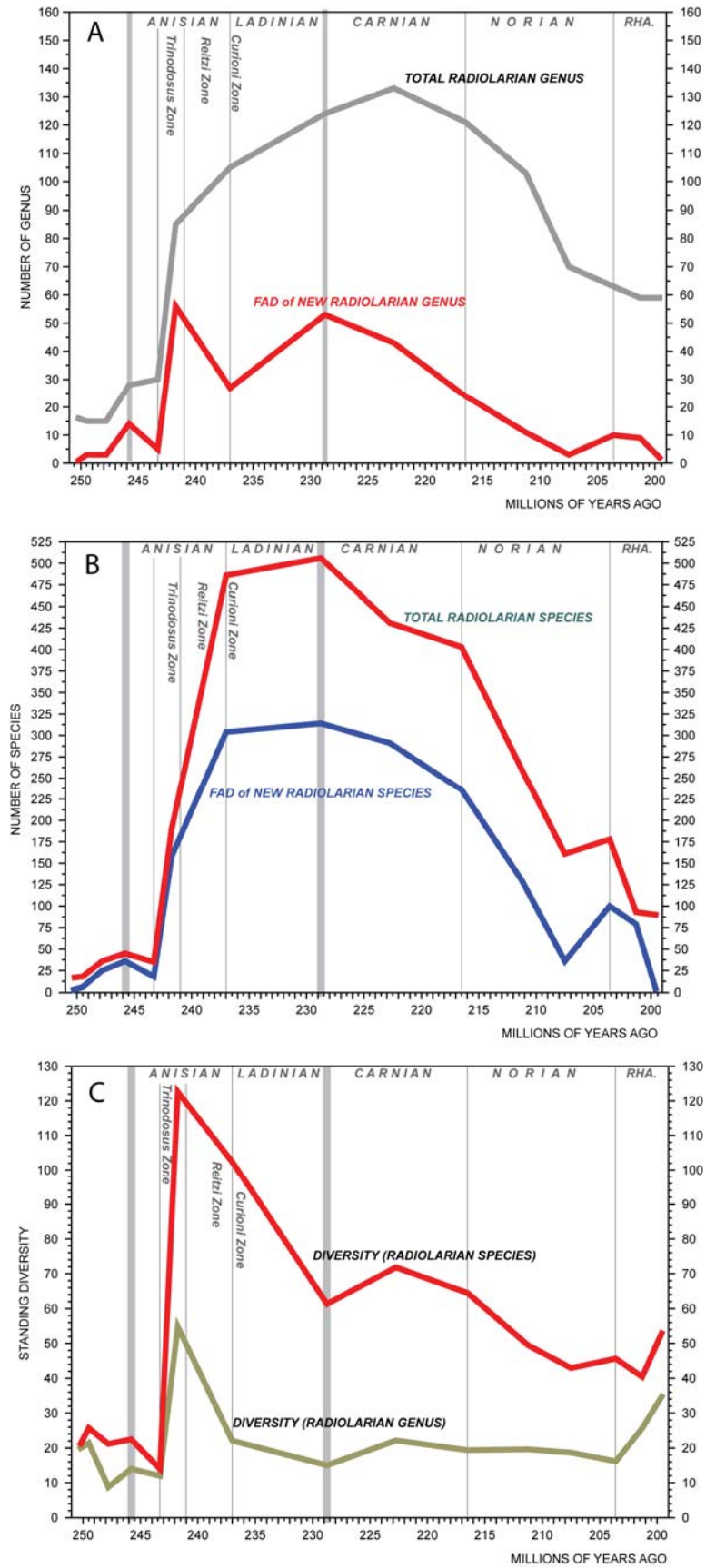
Az elmúlt évek során elvégeztem a mára klasszikusnak mondható balaton-felvidéki középső és felső triász szelvényének radiolária faunájának újvizsgálatával illetve az egyes lelőhelyek újragyűjtésével a késő anisusitól a kora karni-ig tartó időszak radiolária alapú kvantitatív biokronológiai (UAZ) értékelését. A megvizsgált 363 különböző faj alapján a korábbi 4 biozónát 9 zónára lehetett felbontani (5. ábra). Tehát a korábban a ladin bázisának gondolt radiolária felvirágzás és fauna kicserélődés már a Trinodosus Zóna mélyebb részén megkezdődött. A legjobb korrelációt az ammonites biozónációval az UAZ5 Zóna mutatja, ez egybeesik a Reitzites reitzi Szubzóna alsó határával (5. ábra). A legmarkánsabb változás a radiolária közösségben az UAZ8 zóna bázisán figyelhető meg. Itt a korábbiakhoz képest szignifikánsan különböző morfológiájú és összetételű csoportok jelennek meg. Majd felfelé haladva egyre újabb és diverzebb radiolária közösségek bukkannak fel. Mivel a vizsgált szelvényekből nem kerültek elő ammoniteszek így nehezen korrelálható a felállított radiolária zónáció. Azonban az egyértelműen látható, hogy az UAZ8 zóna felett, ami tartalmazza már a Curionii Zóna bázisát (GSSP anisusi – ladin határa) jóval karakterisztikusabb zónahatárok jelölhető ki a radioláriák alapján. Ezt az időszakot lehet tekinteni a tethysi területek radiolária faunájának fő kicserélődési időszakának.



5. ábra Radiolária alapú kvantitatív biokronológiai (UAZ) zónáció a Balaton-felvidékre. Az UA zónák ammonioidea korrelációja az 1. ábrán látható.

### **Radiolária diverzitás dinamika a középső triászban**

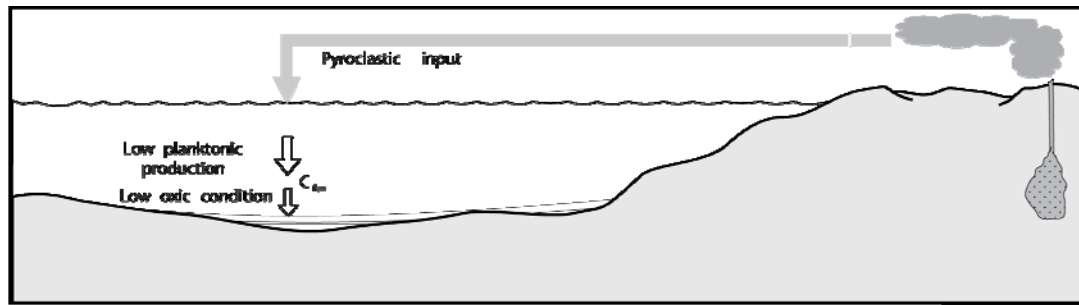
A triász radiolária közösségek diverzitásának változásait a 6. ábrán lehet nyomon követni. Mindhárom ábrán egyértelműen látható, hogy a legjelentősebb diverzitásváltozás - a teljes triász időszakot tekintve és ez eddig ismert összes genus és fajt figyelembe véve - a középső anisusiban kezdődött (illyr). Az újonnan megjelent genusok száma (6A. ábra) közel megtízszereződött, az újonnan megjelent fajok száma pedig rövid idő alatt meghétszereződött (6B. ábra). A hirtelen bekövetkezett robbanásszerű növekedést a késő anisusiban már egy visszafogottabb, csökkenő tendenciájú növekedés jellemez, csökken az újonnan megjelenő genusok száma, ugyanakkor további növekedést mutat az újonnan megjelent fajok száma. Az anisusi – ladin határon (Curionii zóna bázisán) ismét jelentős diverzitásnövekedés figyelhető meg genus szinten, ugyanakkor az újonnan megjelenő fajok száma, kiegyenlítetté válik. Ez azonban még mindig azt jelenti, hogy ebben az időszakban továbbra is nagyon magas az újonnan megjelent fajok száma, csak további diverzitás növekedés nem tapasztalható. A ladin – karni határt követően folyamatos csökkenés figyelhető meg az újonnan megjelent genusok és fajok számában, ami a triász végére megközelíti a 0-t. Addigra azonban egy annyira változatos és gazdag radiolária közösség alakult ki a világóceánban, hogy a triász-jura határt átlépő genusok és fajok száma abszolút értékben megközelíti a középső anisusi maximumot. Azonban ha a standardizált diverzitás görbét (6C. ábra) vizsgáljuk, ami egy adott időegység (pl. alsó anisusi) alatt az ismert és az újonnan megjelent genusok illetve fajok számát jelenti, azt láthatjuk, hogy a középső anisusitól kezdve folyamatosan csökken a diverzitás mind genus mind pedig faj szinten. A ladin – karni határt követően még egy enyhe növekedés figyelhető meg, köszönhetően a páratlanul gazdag alsó tuval radiolária közösségnek (Kozur et al., 2007a; Kozur et al., 2007b; Kozur et al., 2007c; Kozur et al., 2009; Kozur et al., 2007d), de a késő karnitól már folyamatosan csökken a diverzitás, az újonnan megjelenő genusok és fajok száma már nem tud lépést tartani az eltűnő csoportokkal. Összefoglalva azt láthatjuk, hogy a legjelentősebb növekedés a középső anisusiban figyelhető meg, genus és fajszínten egyaránt. Genus szinten a diverzitási maximum a késő karniban (alsó tuval) tapasztalható, fajszínten a ladin – karni határ környékén.



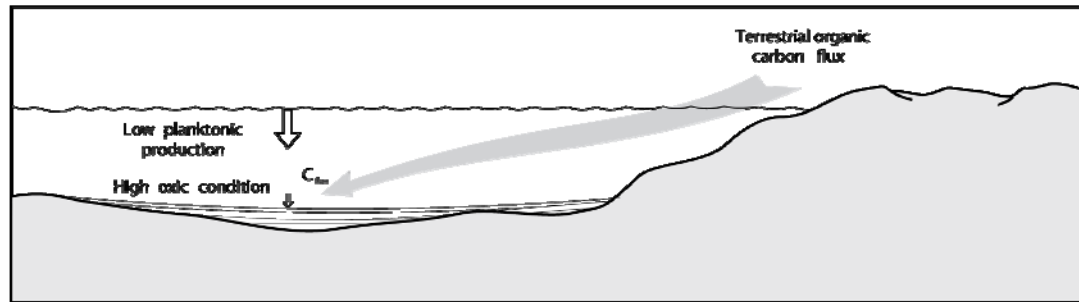
6. ábra A triász radiolária közösségek diverzitásváltozásai a triász folyamán

## Összefoglalás

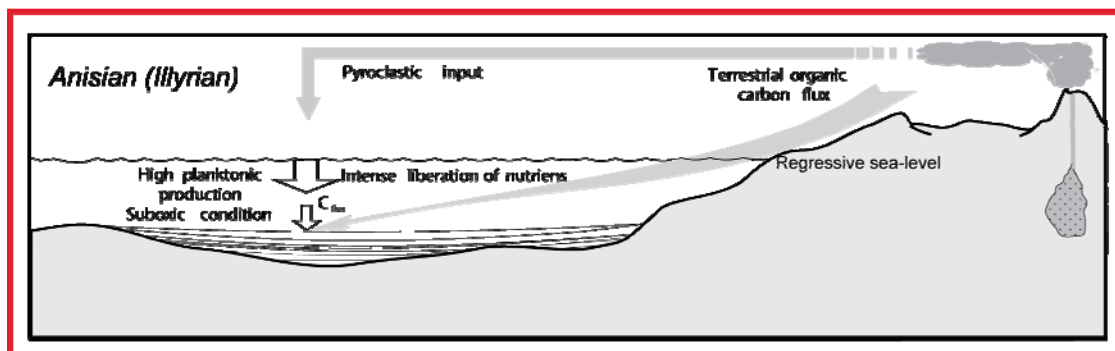
Megismerve a középső triász radioláriák diverzitás dinamikáját, ezt összevetve a Tethys nyugati részmedencéinek földtani felépítésével, arra a következtetésre jutottunk, hogy a radioláriák felvirágzása a jelenlegi ismereteink alapján nem magyarázható meg egyetlen paraméterrel (változóval). Mivel a radioláriák vázának az anyaga amorf opál (opal-A), ahhoz, hogy meginduljon egy intenzív felvirágzás, elengedhetetlenül fontos, hogy a tengervíz, amely normál állapotában termodinamikailag telítetlen kovára nézve, hirtelen túltelítetté váljon a kovatartalma, ami lecsökkentheti a váz kiválasztásához illetve annak növekedéséhez felhasznált energiamennyiséget. Ennek legegyszerűbb módja, ha aktív, savanyú vulkáni tevékenység kapcsolódik a medencéhez. Ez szükséges, de önmagában még nem elégséges feltétele egy robbanásszerű felvirágzásnak. További lényeges szerepe van az élő szervezetek metabolizmusában a különböző mikronutrienseknek, amelyek energiát szolgáltatnak a szervezet különböző működési folyamataihoz. A magas plankton produktiváshoz, elengedhetetlen a magas tápanyag fluxus is, amelynek forrása egyrészt származhat a vulkáni tevékenységből (szervetlen vegyületek, különböző ásványi anyagok), másrészt a szárazföldről beáramló mállástermékekből. Feltételezhetően a kettő együttes hatásának a következménye a robbanásszerű felvirágzás, ugyanakkor nehéz megmagyarázni, hogy az eddig megismert gazdag radiolária közösségeket miért csak egy, vagy néhány mintában találhatunk egy-egy rétegsoron belül. Ez feltehetően azzal volt összefüggésben, hogy a savanyú vulkanitokat produkáló magmatizmus működése földtani értelemben pillanatszerű, annak ellenére, hogy általában ehhez nagy tömegű vulkáni produktivás köthető. Szembetűnő az is, hogy a tufás közbetelepüléseket tartalmazó szelvényekben általában a korai fázisban, az elsőként megjelenő tufarétegekhez köthetők a nagy gazdagságú radioláriaközösségek megjelenése, majd a későbbiekben a fiatalabb részekben már alig találunk radioláriákat. A bemutatott ábrákon (7. ábra) látható modellek alapján feltételezzük, hogy középső triász radiolária közösségek felvirágzását a jelenlegi ismereteink alapján a C. modellel lehet a legjobban közelíteni.



**Low terrestrial organic carbon flux (high sea-level)**



**Lacking volcanic activity and high terrestrial organic carbon flux**



**Intense volcanic activity and high terrestrial organic carbon flux involved the radiolarian bloom during the Middle Anisian**

7. ábra A radiolária közösségek felvirágzásának paleoceanográfiai modellje

## Felhasznált irodalom

- Angiolini, L., Dragonetti, L., Muttoni, G. and Nicore, A., 1992. Triassic stratigraphy in the island of Hydra (Greece). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 98(2): 137-181.
- Blendinger, 1985. Middle Triassic strike-slip tectonics and igneous activity of the Dolomites (southern Alps). *Tectonophysics*, 113: 105-121.
- Bosellini, A., 1984. Progradation geometries of carbonate platforms: examples from the Triassic of the Dolomites, northern Italy. *Sedimentology*, 31: 1-24.
- Brack, P. and Rieber, H., 1993. Towards a better definition of the Anisian/Ladinian boundary : New biostratigraphic data and correlations of boundary sections from the Southern Alps. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 79(1): 415-527.
- Brack, P., Rieber, H., Nicore, A. and Mundil, R., 2005. The Global Boundary Stratotype Section and Point (GSSP) of the Ladinian Stage (Middle Triassic) at Bagolino

- (Southern Alps, Northern Italy) and its implications for the Triassic time scale. *Episodes*, 28(4): 233-244.
- Brack, P., Rieber, H. and Urlichs, M., 1999. Pelagic successions in the Southern Alps and their correlation with the Germanic Middle Triassic. In: Bachmann, G.H. & Lerche, I. (Eds.): *Epicontinental Triassic*. *Zentralblatt für Geologie und Paläontologie*, 1: 853-876.
- Budai, T. and Vörös, A., 1992. Middle Triassic history of the Balaton Highland: extensional tectonics and basin evolution. *Acta Geologica Hungarica*, 35: 237-250.
- De Wever, P., O'Dogherty, L., Caridroit, M., Dumitrica, P., Guex, J., Nigrini, C. and Caulet, J.P., 2003. Diversity of radiolarian families through time. *Bulletin de la Société Géologique de France, Série VIII*, 174(5): 453-469.
- Dumitrica, P., 1978a. Family Eptingiidae n. fam., extinct Nassellaria (Radiolaria) with sagittal ring. *Dari de Seama ale Sedintelor, Institutul de Geologie si Geofizica, Bucuresti*, 64: 27-38.
- Dumitrica, P., 1978b. Triassic Palaeoscenidiidae and Entactiniidae from the Vicentinian Alps (Italy) and eastern Carpathians (Romania). *Dari de Seama ale Sedintelor, Institutul de Geologie si Geofizica, Bucuresti*, 64: 39-54.
- Dumitrica, P., 1982. Triassic Oertlisponginae (Radiolaria) from Eastern Carpathians and Southern Alps. *Dari de Seama ale Sedintelor, Institutul de Geologie si Geofizica, Bucuresti*, 67: 57-74.
- Dumitrica, P., Kozur, H. and Mostler, H., 1980. Contribution to the radiolarian fauna of the Middle Triassic of the Southern Alps. *Geologisch Paläontologische Mitteilungen Innsbruck*, 10(1): 1-46.
- Kozur, H., Moix, P. and Ozsvárt, P., 2007a. Characteristic Nassellaria of the lower Tuvalian Spongortilispinus moixi Zone of the Huğlu Unit in the Mersin Mélange. *Bulletin de Géologie, Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles*, 90(3): 151-173.
- Kozur, H., Moix, P. and Ozsvárt, P., 2007b. Further new Nassellaria of the lower Tuvalian (Upper Triassic) Spongortilispinus moixi Zone of the Huğlu Unit in the Mersin Mélange. *Bulletin de Géologie, Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles*, 90(3): 195-213.
- Kozur, H., Moix, P. and Ozsvárt, P., 2007c. Stratigraphically important Spumellaria and Entactinaria from the lower Tuvalian of the Huğlu Unit in the Mersin Mélange, southeastern Turkey. *Bulletin de Géologie, Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles*, 90(3): 175-195.
- Kozur, H., Moix, P. and Ozsvárt, P., 2009. Additional new Spumellaria (Radiolaria) from the Spongortilispinus moixi Zone of the Huğlu Unit in the Mersin Mélange (southeastern Turkey), with some remarks on the age of this fauna. *Jahrbuch der Geologischen Bundesanstalt* 149(1): 25-59.
- Kozur, H. and Mostler, H., 1979. Eine neue Radiolariengattung aus dem höheren Cordevol (Unterkarn) von Göstling (Österreich). *Geologisch Paläontologische Mitteilungen Innsbruck*, 9(4): 179-181.
- Kozur, H. and Mostler, H., 1981. Beiträge zur Erforschung der mesozoischen Radiolarien. Teil IV: Thalassosphaeracea HAECKEL, 1862, Hexastylacea HAECKEL, 1862 emend. PETRUŠEVSKAJA, 1979, Sponguracea HAECKEL, 1862 emend. und weitere triassische Lithocycliacea, Trematodiscacea, Actinommacea und Nassellaria. *Geologisch Paläontologische Mitteilungen Innsbruck, Sonderband*, 1: 1-208.
- Kozur, H. and Mostler, H., 1994. Anisian to middle Carnian radiolarian zonation and description of some stratigraphically important radiolarians. *Geologisch Paläontologische Mitteilungen Innsbruck, Sonderband*, 3: 39-255.



- Kozur, H.W., 2003. Integrated ammonoid, conodont and radiolarian zonation of the Triassic and some remarks to stage/substage subdivision and the numeric age of the Triassic stages. *Albertiana*, 28: 57-83.
- Kozur, H.W., Krainer, K. and Mostler, H., 1996. Radiolarians and Facies of the Middle Triassic Loibl Formation, South Alpine Karawanken Mountains (Carinthia, Austria). *Geologisch Paläontologische Mitteilungen Innsbruck, Sonderband*, 4: 195-269.
- Kozur, H.W., Moix, P. and Ozsvárt, P., 2007d. Characteristic Nassellaria of the lower Tuvalian (Upper Triassic) Spongortilispinus moixi Zone of the Huğlu Unit in the Mersin Mélange, southeastern Turkey. *Bulletin de la Société vaudoise des Sciences naturelles*, 90(3): 151-173.
- Kozur, H.W. and Mostler, H., 1996a. Longobardian (Late Ladinian) Muelleritortiidae (Radiolaria) from the Republic of Bosnia-Herzegowina. *Geologisch Paläontologische Mitteilungen Innsbruck, Sonderband*, 4: 83-103.
- Kozur, H.W. and Mostler, H., 1996b. Longobardian (Late Ladinian) Oertlispongidae (Radiolaria) from the Republic of Bosnia-Herzegovina and the stratigraphic value of advanced Oertlispongidae. *Geologisch Paläontologische Mitteilungen Innsbruck, Sonderband*, 4: 105-193.
- Kozur, H.W. and Mostler, H., 2006. Radiolarien aus dem Longobard der Dinariden. *Hallesches Jahrbuch für Geowissenschaften*, 28: 23-91.
- Longridge, L.M., Carter, E.S., Smith, P.L. and Tipper, H.W., 2007. Early Hettangian ammonites and radiolarians from the Queen Charlotte Islands, British Columbia and their bearing on the definition of the Triassic-Jurassic boundary. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 244(1-4): 142-169.
- O'Dogherty, L., Carter, E.S., Gorican, S. and Dumitrica, P., 2010. Triassic radiolarian biostratigraphy. In: S.G. Lucas (Editor), *The Triassic Timescale. Special Publications of the Geological Society of London*, pp. 163-200.
- O'Dogherty, L., De Wever, P., Gorican, S., Carter, E.S. and Dumitrica, P., 2011. Stratigraphic ranges of Mesozoic radiolarian families. *Palaeoworld*, 20(2-3): 102-115.
- Ozsvárt, P., 2012. Blooming and accelerated evolution of radiolarians during the Middle Triassic (Anisian – Ladinian radiolarians from the Seceda core). In: L. O'Dogherty (Editor), *13th Internat. Radiolaria Newsletter, Cadiz*, pp. 98.
- Schlager, W., 2003. Benthic carbonate factories of the Phanerozoic. *International Journal of Earth Sciences*, 92: 445-464.
- Schlager, W., 2005. Carbonate sedimentology and aequence stratigraphy. *SEPM Concepts Sedimentology Paleontology*, 8: 1-208.
- Schlager, W., 2007. Microbes into atolls - Triassic carbonate production and accumulation in the Dolomites. *Bull. angew. Geol.*, 12(2): 17-22.
- Stockar, R., Dumitrica, P. and Baumgartner, P., 2012. Early Ladinian radiolarian fauna from the Monte San Giorgio (Southern Alps, Switzerland): Systematics, biostratigraphy and paleo(bio)geographic implications. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 118(3): 375-437.

## 2. A középső-triász ammonoidea felvirágzás elemzése időben és térben

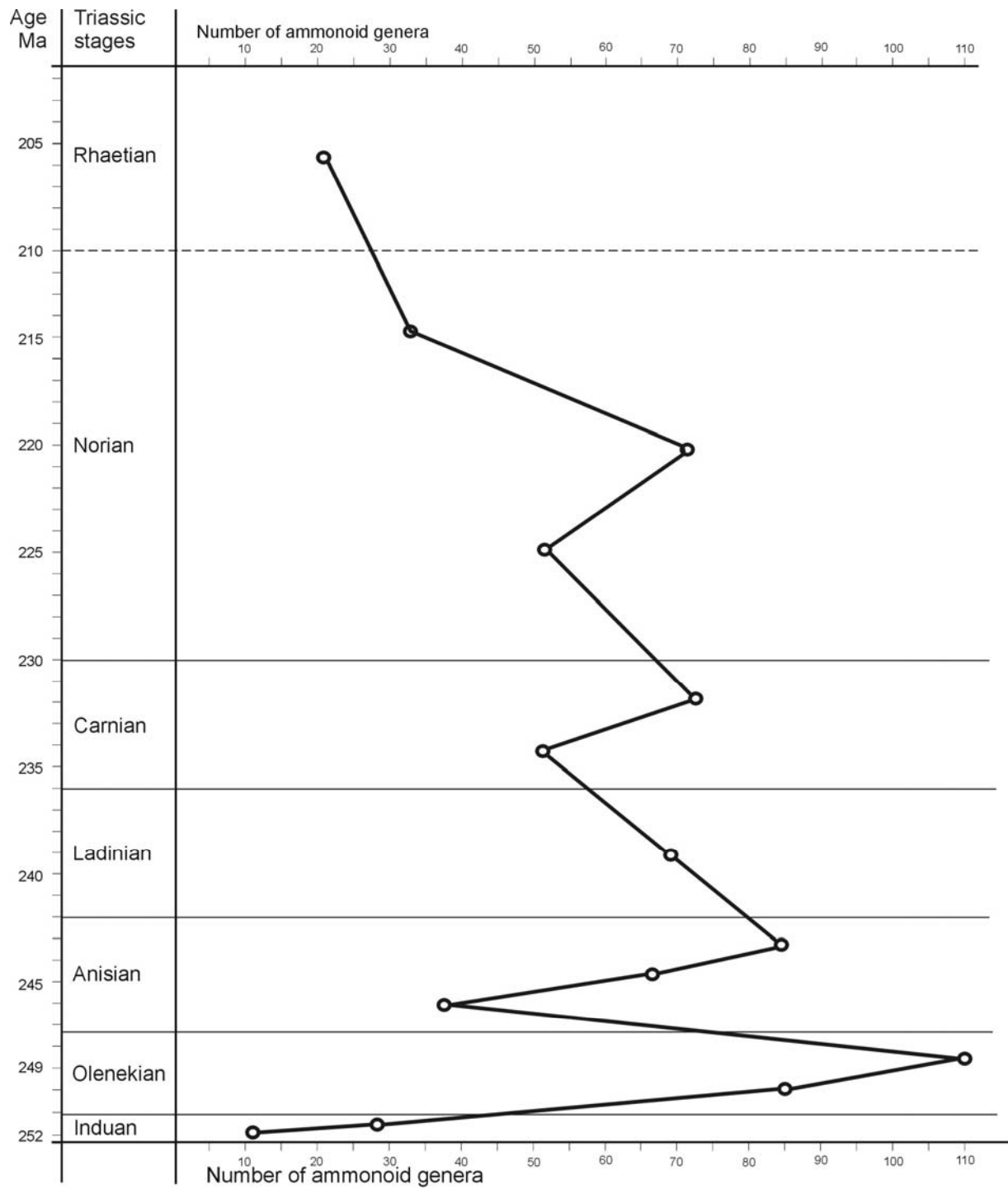
Vörös Attila

### Bevezetés

Az ammonoideák csaknem kihaltak a perm/triász határon, de – sok más ősmaradvány csoporttól eltérően – gyorsan kiheverték a biotikus katasztrófát, és csakhamar a mezozoos tengerek egyik legjelentősebb állatcsoportjává váltak. Az ammonoideák mezozikumi történetében két alapvető evolúciós ciklus ismerhető fel: egy a triászban és egy második a jura-kréta idején (Arkell et al. 1957; House 1988). A triász radiáció és diverzifikáció főként a Ceratitida rend keretében zajlott; ezt a folyamatot Tozer (1981); Dagys (1988) és újabban Brayard et al. (2009) és Balini et al. (2010) elemezték.

A triász elejétől a középső-olenyokiig, 2,5 millió év alatt, az ammonoidea családok száma kettőről tizenötre nőtt. Két kisebb kihalási és kicserélődési esemény ellenére (az indusi végén és a középső-olenyokiban), a diverzifikáció fokozódott az olenyoki végéig, amikor az ammonoidea családok száma elérte a huszonkilencet (Brayard et al. 2006, 2009). A gyors kicserélődések a hatalmas perm-végi vulkanizmus (szibériai trap-bazaltok) utóöngéinek és ebből adódóan a szénkörforgás fluktuációinak, valamint a tengervíz időszakos savasodásának tudhatók be (Galfetti et al. 2007a, 2007b; Brühwiler et al. 2010). Az egyenlítő-közeli zónában végbemenő faunaváltozások a diverzitás-növekedés szakaszaiban a boreális régióban is jelentkeztek (Zakharov and Popov 2014). A triász ammonoideák első, igazi kihalási eseménye az olenyoki/anisusi határra tehető, ám a túlélő családok gyors radiációjának köszönhetően a genuszok száma 37-ről 84-re emelkedett a késő-anisusira (1. ábra).

Az anisusi diverzifikáció a triász ammonoideák történetének második legmagasabb csúcsát jelenti. A jelen kutatás célja ennek a diverzitási csúcsnak a dokumentálása és – főként ökoszisztémái szempontú – értelmezése.



1. ábra. A triász ammonoidea genuszok számának időbeli változása. Brayard et al. (2009) adatai alapján; az időskála Mundil et al. (2010) szerint

## Anyag és módszerek

A világ számos pontjáról, főként a tethysi és a cirkumpacifikus régiókból ismerünk gazdag anisusi ammonoidea faunákat. Számos fontos publikációban azonban a rétegtani tagolás nem eléggé részletes, vagy az ammonoidea dokumentáció rétegtani szempontból hézagos (Krystyn et al. 2004, Stiller és Bucher 2008, Dagys 2001, Tozer 1994). A vizsgálataink számára alkalmas, a középső-anisusitól a kora-ladinig folyamatos és rendszertanilag jól dokumentált ammonoidea faunákat az alpi területekről, valamint Nevadából ismerünk. Az alábbi három terület, illetve az onnan született publikációk szolgáltatták a jelen kutatás adatbázisát:

- (1) Kelet Lombardia/Giudicarie régió (a Dolomitok nélkül) (Déli \_Alpok, Olaszország); 51 genusz, 85 faj (Balini 1992a, 1992b, 1998; Mietto et al. 2003; Brack et al. 1999, 2005; Monnet et al. 2008).
- (2) Balaton-felvidék (Magyarország); 42 genusz, 84 faj (Vörös 1998, 2003).
- (3) Északnyugat Nevada (USA); 47 genusz, 81 faj (Silberling és Nichols 1982; Bucher 1992; Monnet és Bucher 2005).

A fenti területek, illetve szelvények részletes rétegtani korrelációját Monnet et al. (2008); Vörös et al. (2009) és Balini et al. (2010) végezte el. A vizsgált területek ösföldrajzi helyzete (kettő a nyugat-Tethysben, egy a Panthalassa keleti részén) lehetővé teszi, hogy a távoli óceáni területekben végbement diverzitás-változásokat összehasonlíthassuk.

Az ammonoidea faunák diverzitás-változásait a vizsgált területek egyes szubzónáiban meglévő genuszok számával fejeztük ki. A három lelőhelyen összesen 89 genusz fordult elő. A fajgazdagságot is vizsgáltuk, de ez, a taxonómiában jelentkező szerzői szubjektivitás miatt kevésbé látszott alkalmas megközelítésnek. Az ammonoidea genuszok előfordulását a kelet-lombardiai, a balaton-felvidéki, illetve a nevadai szelvények egyes szubzónáiban a 2., 3. és 4. ábra mutatja. Az előfordulási adatokból - Brühwiler et al. (2010) módszerét követve – a kicserélődés (turnover) is kiszámítható. A kicserélődés értékét a megjelenések (originations) és kihalások (extinctions) összege adja egy adott szubzóna határon. Esetünkben (helyi adatbázisokkal dolgozván) az első megjelenés, illetve az utolsó megjelenés kifejezés a korrekt. A kicserélődési adatot elosztva a két szomszédos szubzónában előforduló genuszok számával, megkapjuk a kicserélődési ráta értékét.

Ages	Anisian											L.				
	Middle			Late								E.				
Subzones	Balatonic	Balatonic	Baloghian	Rieppelites cimexianus	Judicariites euryomphalus	Schreyerites abichi	Paraceratites trinodosus	"Asseretoceras"	"Lardaroceras"	"Kellnerites"	Hyparpadites bagolinensis	Reitziites reitzi	Aplococeras avisianum	Ticinites crassus	Nevadites secedensis	Eoprotrachyceras curtonii
Genera	Balatonic	Balatonic	Baloghian	Rieppelites cimexianus	Judicariites euryomphalus	Schreyerites abichi	Paraceratites trinodosus	"Asseretoceras"	"Lardaroceras"	"Kellnerites"	Hyparpadites bagolinensis	Reitziites reitzi	Aplococeras avisianum	Ticinites crassus	Nevadites secedensis	Eoprotrachyceras curtonii
Balatonic	■	■	■													
Ismidites	■	■	■													
Acrochordiceras	■	■	■													
Ptychites	■	■	■													
Proavites				■	■											
Beyrichites				■	■	■	■	■	■							
Bulogites				■	■											
Norites				■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
Proavites				■	■											
Rieppelites				■	■											
Judicariites					■											
Semiornites						■	■									
Longobardites						■	■									
Schreyerites						■	■									
Megaceratites							■	■	■	■	■	■	■			
Ronconites							■	■								
Lanceoptychites							■	■	■	■	■	■	■			
Asseretoceras								■	■	■	■	■	■			
Lardaroceras								■	■	■	■	■	■			
Flexoptychites								■	■	■	■	■	■	■		
Pisaites									■	■	■	■	■			
Kellnerites									■	■	■	■	■			
Hungarites									■	■	■	■	■			
Hyparpadites									■	■	■	■	■			
Parakellnerites									■	■	■	■	■	■	■	■
Reitziites										■	■	■	■			
Aplococeras											■	■	■	■	■	■
"Semiornites"											■	■	■	■	■	■
Epigymnites												■	■	■	■	■
Latemarites												■	■	■	■	■
Lecanites												■	■	■	■	■
Megaphyllites												■	■	■	■	■
Monophyllites												■	■	■	■	■
Proarcestes												■	■	■	■	■
Sageceras												■	■	■	■	■
Sturia												■	■	■	■	■
Tropigastrites												■	■	■	■	■
Cellites												■	■	■	■	■
Esinoceras												■	■	■	■	■
Halilucites												■	■	■	■	■
Japonites												■	■	■	■	■
Nevadites												■	■	■	■	■
Parasturia												■	■	■	■	■
Procladiscites												■	■	■	■	■
Stoppaniceras												■	■	■	■	■
Ticinites												■	■	■	■	■
"Detoniceras"												■	■	■	■	■
Chieseiceras												■	■	■	■	■
Paranevadites												■	■	■	■	■
Eoprotrachyceras												■	■	■	■	■
Falsanolcites												■	■	■	■	■

2. ábra. Az ammonoidea genuszok időbeli elterjedése a középső-anisusitól a kora-ladinig Kelet-Lombardiában L.: ladin, E.: kora-. (Balini 1992a, 1992b; Mietto et al. 2003; Brack et al. 2005; Monnet et al. 2008 alapján)

Ages	Anisian											L.			
	Middle				Late							E.			
Subzones															
Genera	Balatonites ottonis	Balatonites balatonicus	Beyrichites cadoricus	Bulogites zoldianus	Schreyerites ? binodosus	Paraceratites trinodosus	Asseretoceras camunum	Lardaroceras pseudohungaricum	Kellnerites felsocersensis	Hyparpadites iepoldti	Reitziites reitzi	Aplococeras avisianum	Ticinites crassus	Nevadites secedensis	Eoprotrachyceras curtonii
Acrochordiceras															
Balatonites															
Noetlingites															
Ismidites															
Norites															
Proavites															
Discoptychites															
Alanites															
Beyrichites															
Schreyerites															
Bulogites															
Semiornites															
Judicarites															
Paraceratites															
Megaceratites															
Ptychites															
Flexoptychites															
Asseretoceras															
Lardaroceras															
Longobardites															
"Hungarites"															
Kellnerites															
Hungarites															
Hyparpadites															
Parakellnerites															
Reitziites															
Japonites															
Latemarites															
Aplococeras															
Proarcestes															
Halilucites															
"Detoniceras"															
Ticinites															
Paranevadites															
Epigymnites															
Stoppaniceras															
Repossia															
Celtites?															
Chieseiceras															
Nevadites															
Eoprotrachyceras															
Falsanolcites															

3. ábra. Az ammonoidea genuszok időbeli elterjedése a középső-anisusitól a kora-ladinig a Balaton-felvidéken. L.: ladin, E.: kora-. (Vörös 1998, 2003 alapján)

Ages	Anisian															L.			
	Middle					Late										E.			
Subzones																			
Genera	Favretceras rieberi	Favretceras ransomei	Favretceras wallacei	Proteusites fergusoni	Bulogites mojsvari	Billingsites cordeyi	Rieberites transformis	Dixieceras lawsoni	Marcouxites spinifer	Brackites vogdesi	Gymnotoceras blakei	Frechites nevedanus	Parafrechites meeki	Parafrechites dunni	Nevadites hyatti	Nevadites humboldtensis	Nevadites furlongi	Nevadites gabbi	Eoprotrachyceras subasperum
<i>Eogymnotoceras</i>																			
<i>Gymnotoceras</i>																			
<i>Ismidites</i>																			
<i>Constrigymnites</i>																			
<i>Nevadisculites</i>																			
<i>Ussurites</i>																			
<i>Epachrochordiceras</i>																			
<i>Intornites</i>																			
<i>Acrochordiceras</i>																			
<i>Ptychites</i>																			
<i>Favretceras</i>																			
<i>Amphipopanoceras</i>																			
<i>Balatonites</i>																			
<i>Platycuccoceras</i>																			
<i>Guexites</i>																			
<i>Proteusites</i>																			
<i>Proarcestes</i>																			
<i>Bulogites</i>																			
<i>Chiratites</i>																			
<i>Sageceras</i>																			
<i>Billingsites</i>																			
<i>Discoptychites</i>																			
<i>Longobardites</i>																			
<i>Jenksites</i>																			
<i>Rieppelites</i>																			
<i>Tropigymnites</i>																			
<i>Oxylongobardites</i>																			
<i>Rieberites</i>																			
<i>Anagymnites</i>																			
<i>Dixieceras</i>																			
<i>Marcouxites</i>																			
<i>Brackites</i>																			
<i>Ceccaceras</i>																			
<i>Silberlingia</i>																			
<i>Eutomoceras</i>																			
<i>Metadinarites</i>																			
<i>Gymnites</i>																			
<i>Aplococeras</i>																			
<i>Parafrechites</i>																			
<i>Frechites</i>																			
<i>Tropigastrites</i>																			
<i>Tozerites</i>																			
<i>Epigymnites</i>																			
<i>Humboldtites</i>																			
<i>Nevadites</i>																			
<i>Thanamites</i>																			
<i>Eoprotrachyceras</i>																			

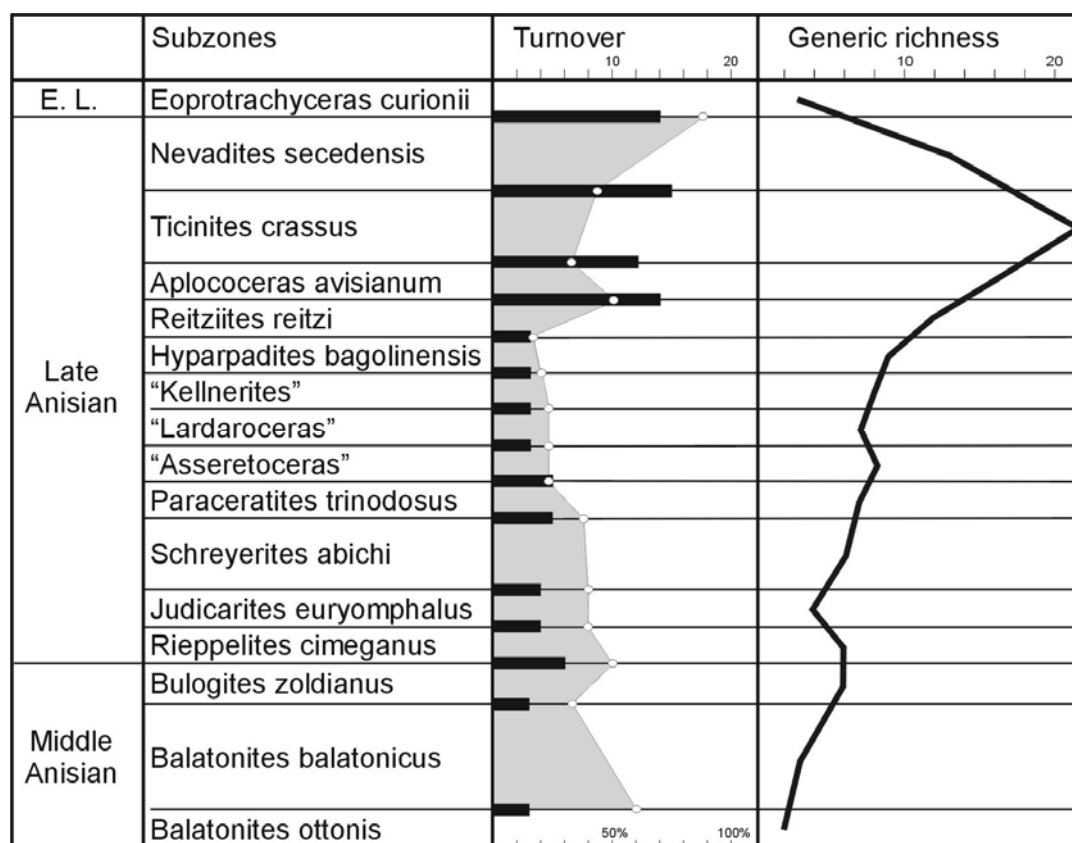
4. ábra. Az ammonoidea genuszok időbeli elterjedése a középső-anisusitól a kora-ladinig Nevadában. L.: ladin, E.: kora-. (Silberling és Nichols 1982; Bucher 1992; Monnet és Bucher 2005 alapján)

## Eredmények

Az ammonoidea genuszok összegzett száma a három lelőhelyen (középső-anisusi: 30, késő-anisusi 67, kora-ladin: 5) határozott növekedést mutat az anisusi során és jól egyezik az 1. ábrán látható globális diverzitási görbével.

A genusz-diverzitás szubzónánkénti változásának értékeit az 1., 2. és 3. táblázatok mutatják (a dolgozat végén, függelékként). Ezekben a diverzitás-dinamika más mutatói, így az első, illetve utolsó megjelenések és az ezekből számított kicserélődési értékek is szerepelnek. Mindezen adatokat az 5., 6. és 7. ábrán látható diagramokban is ábrázoltuk.

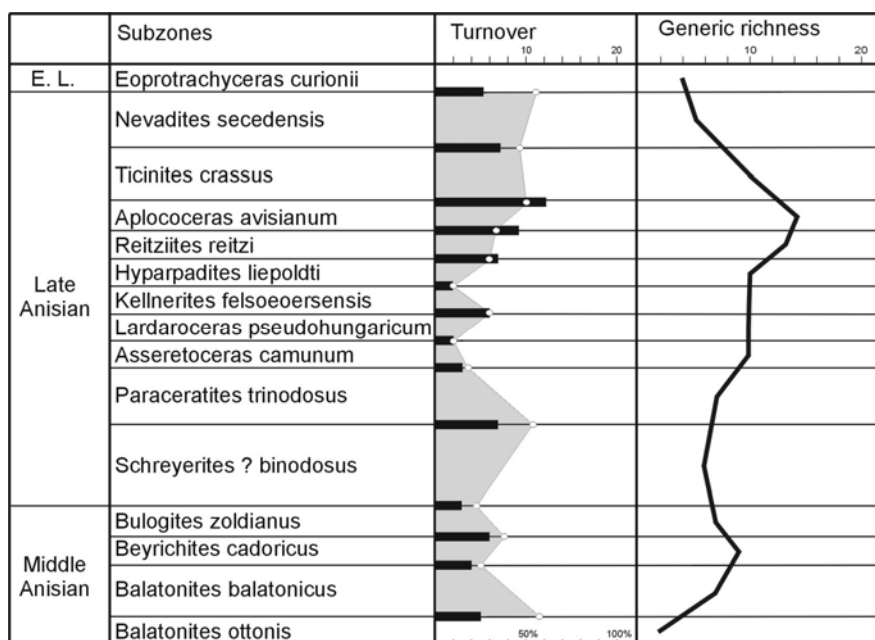
A késő-anisusi (késő-illyr) ammonoidea diverzifikáció kitűnően látható a két alpi területen. Kelet-Lombardiában (2. táblázat, 5. ábra) az ammonoidea genuszok száma a középső-anisusiban alacsony és lassan növekszik 2-ről 6-ra. Rendkívül magas érték (22) mutatkozik a késő-anisusi vége felé, a *Ticinites crassus* szubzónában, és hirtelen csökkenés látható a kora-ladinban. A kicserélődés különösen nagy mértékű az *Aplococeras avisianum* és a *Ticinites crassus* szubzónák bázisán.



5. ábra. A középső-anisusi–kora-ladin ammonoidea genuszok száma és kicserélődése Kelet-Lombardiában. A kicserélődés (turnover) adata (fekete oszlop) és százaléka (árnyékolt terület). E. L.: kora-ladin

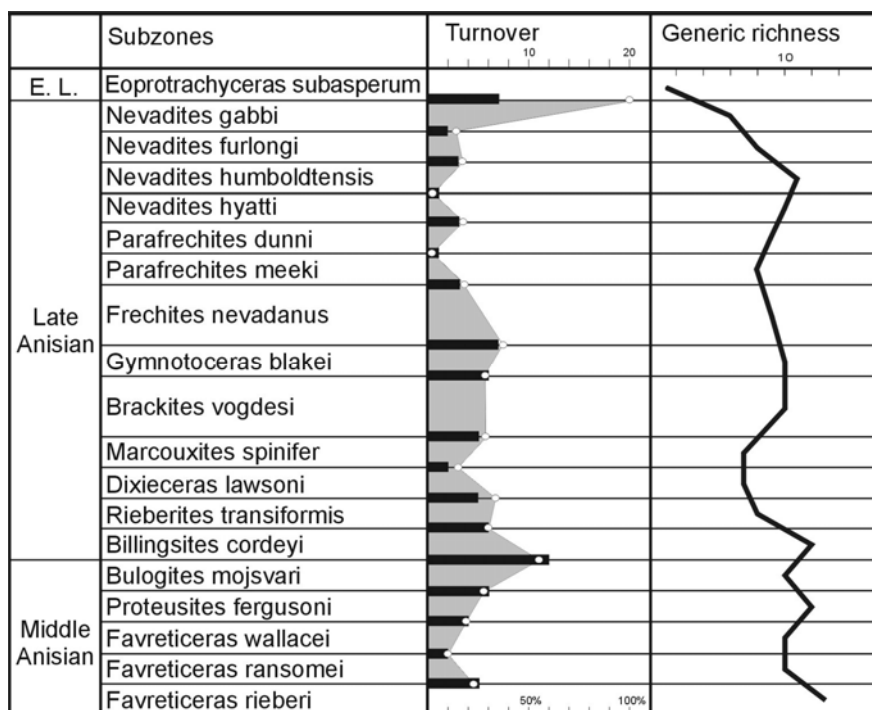
A Balaton-felvidéken hasonló a változások menete (3. táblázat, 6. ábra), bár a középső-anisusiban (*Beyrichite cadoricus* szubzóna) jelentkezik egy kisebb diverzitási csúcs, a késő-anisusi maximum (14) kisebb, és kissé korábban jelentkezik, mint Kelet-Lombardiában.





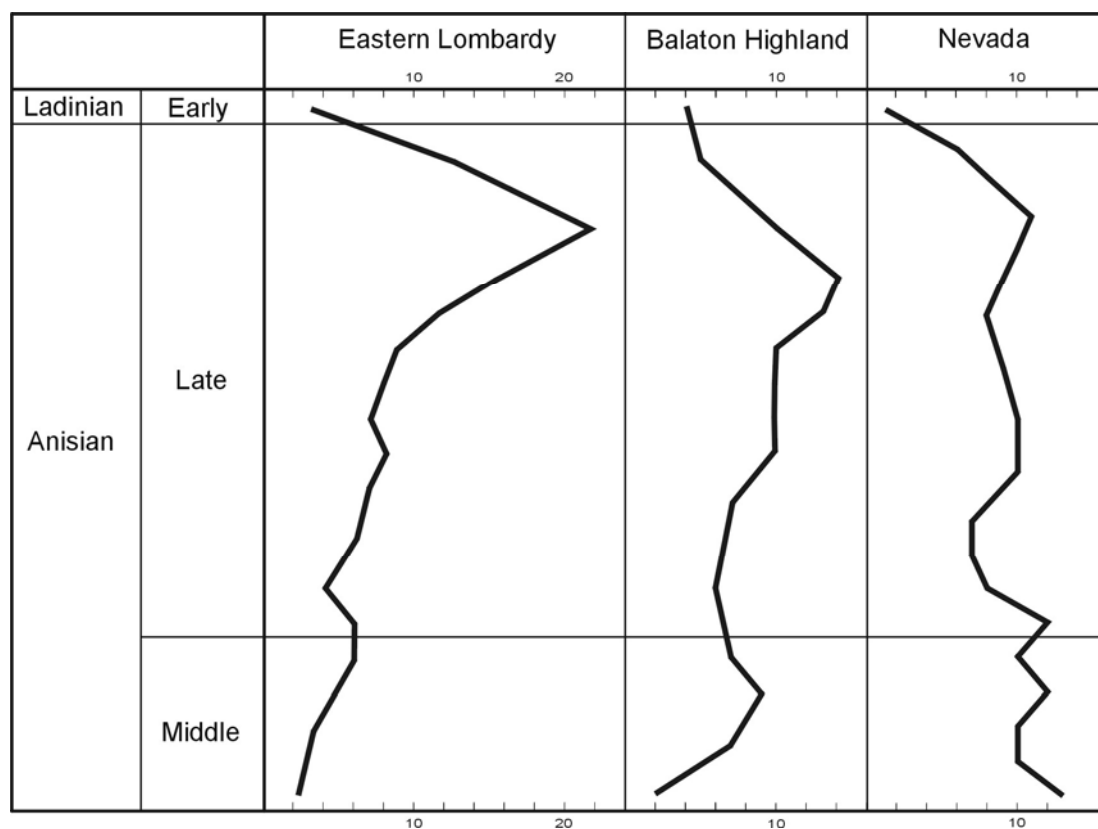
6. ábra. A középső-anisusi–kora-ladin ammonoidea genuszok száma és kicserélődése a Balaton-felvidéken. A kicserélődés (turnover) adata (fekete oszlop) és százaléka (árnyékolt terület). E. L.: kora-ladin

Nevadában a genusz diverzitás – a középső-anisusiban (Favreticeras rieberi szubzóna) mutatkozó kisebb maximumtól eltekintve – alig mutat időbeli változást, és határozott tendencia sem ismerhető fel a görbében (4. táblázat, 7. ábra).



7. ábra. A középső-anisusi–kora-ladin ammonoidea genuszok száma és kicserélődése Nevadában. A kicserélődés (turnover) adata (fekete oszlop) és százaléka (árnyékolt terület). E. L.: kora-ladin

A könnyebb összehasonlítás érdekében a három vizsgált terület diverzitási görbéit közös ábrában is feltüntettük (8. ábra).



8. ábra. A három vizsgált terület ammonoidea diverzitási görbéje

## Értékelés

### *Globális felvirágzás a pelsoiban*

A pelsoiban (*Balatonites balatonicus/shoshonensis* szubzónák) mutatkozó ammonoidea felvirágzási fázis globális jelenség. A Tethysben és Nevadában egyaránt felismerhető, és – a kozmopolita *Ptychites* és *Proarcestes* mellett a *Balatonites*, *Acrochordiceras*, *Bulogites* és *Ismidites* együttes fellépésével jellemezhető. Emellett, hasonló korú és összetételű ammonoidea faunákat írtak le számos alacsony-szélességű lelőhelyről, pl. Törökországból (Fantini Sestini 1988), Izraelből (Parnes 1986), a Himalájából (Krystyn et al. 2004), Tibetből (Gu et al. 1980) és délkelet-Kinából (Stiller & Bucher 2008). A *Balatonites* genusz még Thaiföld (Kummel 1960), Vietnam (Khuc 2000) és Japán (Bando 1964) területéről is ismert.

Ez a csaknem világméretű elterjedés az ammonoideák gyors migrációjára utal a Tethys és a Panthalassa óceánokban. A középső-anisusi (pelsoi) diverzifikáció és elterjedés valószínűleg az egyidejű globális tengerszint-emelkedés (Haq et al. 1988) és az ezzel járó meggyorsult óceáni cirkuláció hatását tükrözi. A korábban elzárt medencék megnyílása fokozhatta a taxonómiai diverzitást és az ammonoideák migrációs lehetőségeit. Újabb szárazföldi területek tengerivé válása új ökológiai fülkéket teremthetett és elősegíthette a tengeri ökoszisztémák gazdagodását.

### *Kora-illyr diverzitáscsökkenés*

Az ammonoidea genuszok számának határozott csökkenése látható mind a tethysi, mind a nevadai diverzitás-görbén (8. ábra). Ez egybeesik, és talán magyarázható is az akkor lezajlott globális tengerszint-csökkenéssel (Haq et al. 1988). A diverzitási minimum az endemizmus maximumával esik egybe: a *Longobardites* és a kozmopolita *Proarcestes* és *Discoptychites* kivételével, a tethysi és a nevadai ammonoidea faunák összetétele teljesen eltérő.

A középső-illyrben létezett ammonoidea migráció a Tethysen belül, amit a nyugat tethysi *Reitziites* genus előfordulása jelez a Himalájában (Krystyn et al. 2004) és Japánban (Bando 1964). Az endemizmus azonban jelentős maradt a tethysi és a nevadai faunák között, és ez az ammonoideákon alapuló korrelációt is nehezíti. Az anisusi végén kisebb mértékű migráció ismét lehetséges volt; ekkor az *Aplloceras*, *Epigymnites* és a *Nevadites* a nyugati Tethysben és Nevadában egyaránt megjelent.

### *Késő-illyr felvirágzás*

A nevadai rétegsorokban a késő-anisusi diverzitási csúcs igen alacsony, a nyugat-tethysiekhez viszonyítva. Az alig fluktuáló nevadai diverzitási görbe a helyi üledékes környezet monoton jellegét tükrözi. A Prida és Favret Formációkat agyagos-aleurolitos, valamint finomszemű mészkő rétegek váltakozása alkotja, melyek euxin jellegű aljzati környezetre utalnak (Monnet és Bucher 2005).

A nevadaiakkal szemben, a nyugat-tethysi faunákban az ammonoidea genuszok számának lassú, fokozatos növekedése mutatkozik az illyr során (8. ábra).

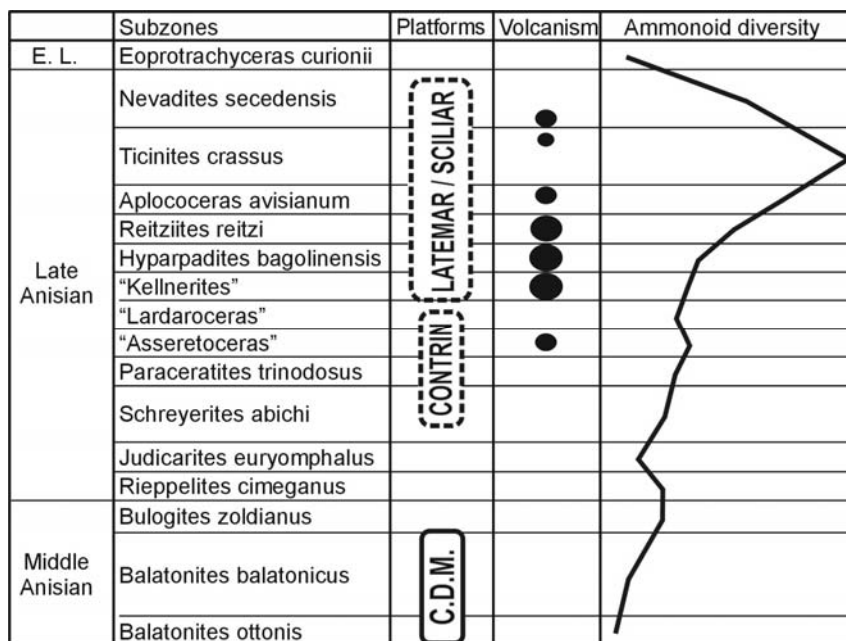
### *Kiugróan magas késő-illyr diverzitási csúcs a Tethys nyugati részén*

Az anisusi-végi (késő-illyr) ammonoidea felvirágzás Kelet-Lombardiában és a Balaton-felvidéken egyaránt igen szembetűnő (5., 6. és 8. ábra). Nemcsak az ammonoidea genuszok száma, hanem a kicserélődési ráta is magas; ráadásul a nagy fokú kicserélődés főként az újonnan megjelenő genuszoknak köszönhető. A jelentősebb globális változások hiányában ez a jelentős csúcs a regionális környezeti tényezők változásával hozható összefüggésbe.

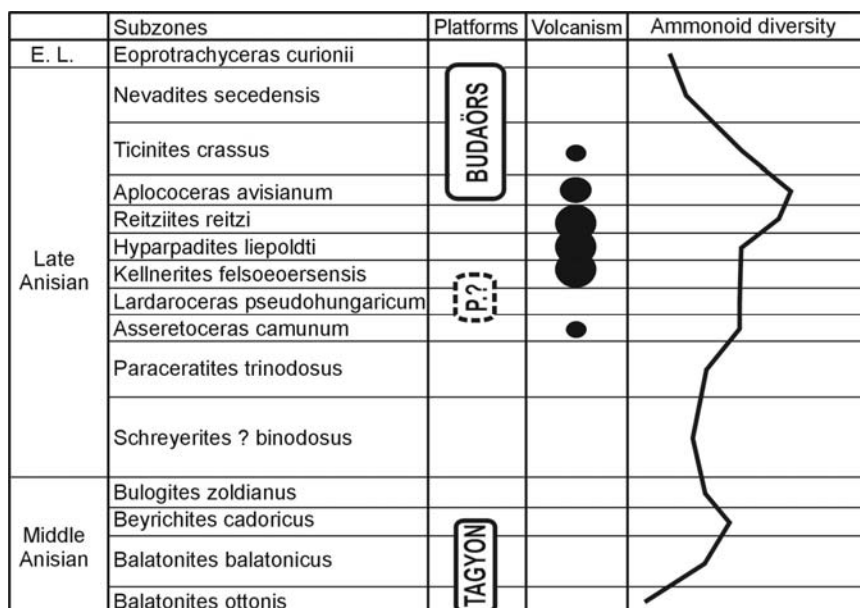
A földtani szempontból jól megfigyelhető öskörnyezeti tényezők közül (melyek az ammonoidea dúsulásokat előidézhették) a következők vehetők számításba: (1) az egyidejű vulkáni tevékenység, és (2) a karbonát-platformok növekedése a környező területeken. Ezeknek a geológiai hatóknak az időbeli elterjedését és nagyságrendjét Kelet-Lombardia és a Balaton-felvidék környékén a 9. és a 10. ábra mutatja.

### *Anisusi vulkánosság*

Vulkáni tufa rétegek gyakran alkotnak változó vastagságú közbetelepüléseket a pelágikus, medence faciesű mészkő rétegsorokban, Kelet-Lombardiában és a Balaton-felvidéken egyaránt (Mundil et al. 1996; Brack et al. 2005; Cros and Szabó 1984; Pálfy et al. 2003). A két terület szoros rétegtani korrelációja alapján tudjuk, hogy az explozív vulkáni események szinkronba hozhatók (Brack et al. 2005; Vörös et al. 2009). Az első agyagos tufa rétegek a középső-illyr "Asseretocerasos rétegekben" jelentkeznek; a piroklasztikus anyag mennyisége a Reitzi Zónában kulminál, és az illyr végén csökken.



9. ábra. A vulkánosság intenzitásának és a karbonát-platformok fejlődésének változása és ezek összefüggése az ammonoidea diverzitással Kelet-Lombardiában. Közvetlen hatású (folyamatos körvonal) és áttételes hatású (szaggatott körvonal) karbonát-platformok. C.D.M.: Camorelli-Dosso dei Morti karbonát-platform



10. ábra. A vulkánosság intenzitásának és a karbonát-platformok fejlődésének változása és ezek összefüggése az ammonoidea diverzitással a Balaton-felvidéken. Közvetlen hatású (folyamatos körvonal) és áttételes hatású (szaggatott körvonal) karbonát-platformok. P.?: Píramita karbonát-platform

Jól ismert, hogy a vulkánosság, különösen a piroklastikus anyag, jelentős nutriens-szolgáltató, és a biokémiailag fontos vas forrásaként is alapvető a nyílt tengeri területeken (Watson 1997; Pálffy 2003; Langman et al. 2010). Vizsgálatunk szempontjából, a tápanyag-

szolgáltató modell bizonyítékát adják a késő-anisusi radiolaria felvirágzási események a Déli Alpokban és a Balaton-felvidéken (Dosztály 1993; Kozur and Mostler 1994; Ozsvárt 2012).

Az explóziós vulkánosság mellett, a nutriens szolgáltatás szempontjából az egykori óceánközépi hátságokon végbemenő tengeralatti hidrotermális működés termékei is számításba vehetők. Ilyen források valóban működhettek a középső-triászban az alpi régióban (Stampfli és Borel 2002; Csontos és Vörös 2004), de ezek feltételezhető áttételes hatását nem tudjuk részletesen nyomon követni.

#### *Anisusi karbonát-platformok*

A sekélytengeri zátonyok és karbonát-platformok megszűntek a perm-végi katasztrófa során, és csak a középső-triászban kezdtek újraéledni; először a kora-anisusiban a Tethys keleti részén (Délkelet-Kína: Payne et al. 2006), majd a középső-anisusiban a nyugati részeken is (Senowbari-Daryan et al. 1993; Russo 2005; Velledits et al. 2011). A karbonát-platformok a mezozoos tengeri környezet újszerű elemei voltak, és így jelentősen hozzájárultak a tengeri élővilág globális fejlődéséhez. Az algák és mikróbás szövetedések által stabilizált platform-peremi üledékek meredek tengeralatti lejtőket alkottak, ahol a szilárd és tagolt aljzat új ökológiai fülkéket teremtett, nemcsak a bentosz, hanem a nekton, ezen belül a részben aljzatközeli életmódot folytató ammonoideák számára is. Emellett, a mikróbás biofilmek és a karbonát-platformokhoz kapcsolódó életközösség más tagjai, elsődleges produkálóként, finomszemű szervesanyagot és nutrienseket szolgáltattak az élelemlánc magasabb szintjei számára. Számításba veendő az is, hogy a karbonát-platformoknak a környező mély tengermedencékből meredeken kiemelkedő lejtői feláramlási zónákat alakíthattak ki, tovább növelve a szűkebb környezet nutriens-ellátását.

Terepi megfigyelések és statisztikus vizsgálatok egyaránt azt igazolták, hogy számos anisusi ammonoidea genusz képviselői a platform-peremek közelében éltek, és a házaik részben a platformok belső zónáiban, részben a környező, mélyebb medencékben halmozták fel (Brack and Rieber 1993; Vörös 2002).

A jelen vizsgálat alapját képező anisusi ammonoideák, Kelet-Lombardiában és a Balaton-felvidéken egyaránt, mikrites, tűzköves, gumós, vagy jól rétegzett, pelágikus medence fáciesű mészkő rétegsorokból kerültek elő (Brack et al. 2005; Vörös 1998, 2003). A medencéket azonban – az anisusi nagy része során – gyorsan növekvő karbonát-platformok övezték (Brack et al. 2007; Monnet et al. 2008; Budai and Vörös 2006), és a fosszilis ammonoidea asszociációk különböző, egykor eltérő környezetekben élt életközösségek összetételét tükrözhetik, azaz “ökológiailag kevert” faunák lehetnek. Kelet-Lombardiában a kora-pelsoi Camorelli–Dosso dei Morti karbonát-platform hatása jelentkezhett (Monnet et al. 2008), ami a pelsoi diverzitási értéket növelhette. Az illyr diverzitási csúcs értelmezésekor két távolibb karbonát-platform, a Contrin platform (kora-illyr) és a Latemar/Sciliar platform (késő-illyr) áttételes hatásával számolhatunk (9. ábra). Mindkét platformra igaz, hogy teljes kifejlődésük a Lombardiától keletre eső Dolomitokban ment végbe (Brack et al. 2007), de progradációs hatásuk Lombardia keleti részén is kimutatható (Brack és Rieber 1993). A Latemar platform ammonoidea faunája közismerten és mesésen gazdag, de számos eleme a lombardiai Bagolino szelvényében is megtalálható (Brack és Rieber 1993; Mietto et al. 2003; Manfrin et al. 2005).

A Balaton-felvidéken a Tagyoni platform fejlődött ki a pelsoiban, a Budaörsi platform pedig az illyrtől kezdve időnként progradált a medence területek felé (Budai és Vörös 2006). A középső-illyrben a lokális Piramita platform jelent meg a Keleti-Bakonyban (Budai et al. 2001). A Lombardiában tapasztaltakhoz hasonlóan, az időbeli összefüggés a platformok fejlődése és az ammonoidea diverzitás növekedése között a Balaton-felvidéken is megmutatkozik (10. ábra).

Ezt az összefüggést – ahogy fentebb már említettük – a karbonát-platform környezetek által nyújtott élethelyek sokaságával; a megnövekedett adaptációs lehetőséggel magyarázhatjuk. Ezt igazolja, hogy számos, a késő-anisusi Reitzi Zónában fellépő genusz (*Hungarites*, *Parakellnerites*, *Aplococeras*, *Latemarites*), ökológiai szempontból a platform-közeli környezetben gyakori (Brack and Rieber 1993; Vörös 2002). Látható, hogy a jelentős késő-illyr diverzitási csúcs a magas kicserélődési ráta mellett a nagy számú újonnan belépő ammonidea genusznak tudható be, és hogy ezt az evolúciós felvirágzást jórészt egy nagyszabású, legalább Tethys-szerte elterjedt őskörnyezeti változás: a karbonát-platformok megújult növekedése okozhatta. Más szóval, ez a diverzitási csúcs a tethysi karbonát-platformok és az ammonoideák ko-evolúciójának megnyilvánulása.

## Következtetések

A kisebb pelsoi globális diverzifikáció valószínűleg az egyidejű globális tengerszint-emelkedés hatását tükrözi.

Nevadában az ammonoideák diverzitás csekély változásokat mutat, ami a nagyobb globális változások hiányával, és az egyveretű helyi üledékes kőzetek alapján következtethető stabil környezettel magyarázható.

A Nyugati-Tethysben a kiemelkedő késő-illyr diverzitási csúcsot nagyfokú kicserélődés és az újonnan belépő ammonoidea genuszok nagy száma jellemzi. Ezt a hirtelen felvirágzást két tényező: az egyidejű, regionális vulkánosság és a közeli karbonát-platformok hatása idézhette elő.

A sűrűn ismétlődő vulkáni tufa-szórásokból származó nutriensek és vas nagymértékben fokozhatták a nyílt tengerek elsődleges produktivitását.

A karbonát-platformok peremei változatos élethelyeket nyújtottak, nemcsak a bentosz, hanem a nektonikus ammonoideák bizonyos csoportjai számára is. Emellett, a mikrobás szövetedek burjánzása jelentős mennyiségű lebegtetett szervesanyagot szolgáltatott az élelemlánc számára.

Számos, a késő-anisusiban megjelent ammonoidea genusz ökológiai szempontból a karbonát-platform peremekhez kötődött. A késő-illyr diverzitási csúcsot a tethysi karbonát-platformok és az ammonoideák együttes evolúciójának megnyilvánulásaként értelmezhetjük.

## Idézett irodalom

- Arkell W. J., B. Kummel, C. W. Wright 1957: Mesozoic Ammonoidea. – In Moore R. (ed.): Treatise on Invertebrate Paleontology. Part L, pp. L80-L490.
- Balini, M. 1992a: New genera of Anisian ammonoids from the Prezzo Limestone (Southern Alps). — Atti Ticinensi di Scienze della Terra, 35, pp. 179–198.
- Balini, M. 1992b: *Lardaroceras* gen. n., a new Late Anisian ammonoid genus from the Prezzo Limestone (Southern Alps). – Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia, 98, pp. 3–28.
- Balini, M. 1993: Preliminary report on the Pelsonian ammonoids from the Dont section (Eastern Dolomites). – Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia, 99/2, pp. 263–270.
- Balini, M. 1998: Taxonomy, stratigraphy and phylogeny of the new genus *Lanceoptychites* (Ammonoidea, Anisian). – Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia, 104/2, pp. 143–166.

- Balini M., S.G. Lucas, J.F. Jenks, J.A. Spielmann 2010: Triassic ammonoid biostratigraphy: an overview. – In Lucas, S. G. (ed.) *The Triassic Timescale*. Geological Society, London, Special Publications, 334, pp. 221-262.
- Bando, Y. 1964: The Triassic stratigraphy and ammonite fauna of Japan. – *Science Reports of the Tohoku University, Sendai, Second Series (Geology)*, 36/1, pp. 1-137.
- Brack, P., H. Rieber 1993: Towards a better definition of the Anisian/Ladinian boundary: New biostratigraphic data and correlations of boundary sections from the Southern Alps. — *Eclogae geologicae Helvetiae*, 86/2, pp. 415–527.
- Brack, P., H. Rieber, M. Ulrichs 1999: Pelagic successions in the Southern Alps and their correlation with the Germanic Middle Triassic. – *Zentralblatt für Geologie und Paläontologie, Teil I.*, 1998/7-8, pp. 853-876.
- Brack, P., H. Rieber, A. Nicora, R. Mundil 2005: The Global boundary Stratigraphic Section and Point (GSSP) of the Ladinian Stage (Middle Triassic) at Bagolino (Southern Alps, Northern Italy) and its implications for the Triassic time scale. — *Episodes*, 28/4, pp. 233–244.
- Brack, P., H. Rieber, R. Mundil, W. Blendinger, F. Maurer 2007: Geometry and chronology of growth and drowning of Middle Triassic carbonate platforms (Cenera and Bivera/Clapsavon) in the Southern Alps (northern Italy). – *Swiss Journal of Geosciences*, 100, pp. 327–347.
- Brayard, A., H. Bucher, G. Escarguel, F. Fluteau, S. Bourquin, T. Galfetti 2006: The Early Triassic ammonoid recovery: paleoclimatic significance of diversity gradients. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 239, pp. 374–395.
- Brayard, A., G. Escarguel, H. Bucher, C. Monnet, T. Brühwiler, N. Goudemand, T. Galfetti, J. Guex 2009: Good genes and good luck: ammonoid diversity and the end-Permian mass extinction. – *Science*, 325, pp. 1118-1121 (+ supporting online material).
- Brühwiler, T., H. Bucher, A. Brayard, N. Goudemand 2010: High-resolution biochronology and diversity dynamics of the Early Triassic ammonoid recovery: The Smithian faunas of the Northern Indian Margin. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 297, pp. 491–501.
- Bucher, H. 1992: Ammonoids of the Shoshonensis Zone (Middle Anisian, Middle Triassic) from northwestern Nevada (USA). – *Jahrbuch der Geologischen Bundesanstalt*, 135/2, pp. 425-465.
- Budai T., G. Csillag, A. Vörös, Gy. Lelkes 2001: Középső- és késő-triász platform- és medencefáciések a Keleti-Bakonyban. (Middle to Late Triassic platform and basin facies of the Eastern Bakony Mts. (Transdanubian Range, Hungary)). – *Földtani Közlöny*, 130/1-2, pp. 71-95.
- Budai, T., A. Vörös 2006: Middle Triassic platform and basin evolution of the southern Bakony Mountains (Transdanubian Range, Hungary). – *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 112/3, pp. 359-371.
- Cros, P., I. Szabó 1984: Comparison of the Triassic volcanogenic formations in Hungary and in the Alps. Paleogeographic criteria. – *Acta Geologica Hungarica*, 27, pp. 265-276.
- Csontos, L., A. Vörös 2004: Mesozoic plate tectonic reconstruction of the Carpathian region. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 210, pp. 1-56.
- Dagys, A. 2001: The ammonoid family Arctohungaritidae from the Boreal Lower-Middle Anisian (Triassic) of Arctic Asia. – *Revue de Paléobiologie*, 20/2, pp. 543-641.
- Dosztály, L. 1993: The Anisian/Ladinian and Ladinian/Carnian boundaries in the Balaton Highland based on Radiolarians. – *Acta Geologica Hungarica*, 36/1, pp. 59-72.
- Fantini Sestini, N. 1988: Anisian ammonites from Gebze area (Kokaeli Peninsula, Turkey). – *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 94/1, pp. 35-80.

- Galfetti, T., H. Bucher, A. Brayard, P.A. Hochuli, H. Weissert, K. Guodun, V. Atudorei, J. Guex 2007a: Late Early Triassic climate change: Insights from carbonate carbon isotopes, sedimentary evolution and ammonoid paleobiogeography. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 243, pp. 394-412.
- Galfetti, T., P.A. Hochuli, A. Brayard, H. Bucher, H. Weissert, J.O. Vigran 2007b: Smithian-Spathian boundary event: Evidence for global climatic change in the wake of the end-Permian biotic crisis. – *Geology*, 35/4, pp. 291–294.
- Gu, Qing-ge, Guo-xiong He, Yi-gang Wang, 1980: Discovery of the Late Anisian *Paraceratites trinodosus* fauna (Ammonoidea) from Doilungdeqen, Tibet and its significance. – *Acta Palaeontologica Sinica*, 19/5, pp. 343-356.
- Haq, B.U., J. Hardenbol, P.R. Vail 1988): Mesozoic and Cenozoic chronostratigraphy and cycles of sea-level change. – In: Wilgus, C.K., B.S. Hastings, C.A. Ross, H. Posamentier, J. Van Wagoner, C.G.S.C. Kendall (Eds): *Sea-level changes; an integrated approach*. SEPM Spec. Publ. 42, pp. 72–108.
- House, Michael R. (1988): Extinction and Survival in the Cephalopoda. – In: Larwood, G. P. (ed): *Extinction and Survival in the Fossil Record*. Systematics Association. Special Volume 34. Clarendon Press, Oxford, pp. 139–154.
- Khuc, Vu, 2000: The Triassic of Indochina Peninsula and its interregional correlation. – In: Hongfu Yin, J.M. Dickins, G.R. Shi, Jinnan Tong (Eds.): *Permian-Triassic Evolution of Tethys and Western Circum-Pacific*, pp. 221-233. Elsevier, 412 p.
- Kozur, H., H. Mostler 1994: Anisian to Middle Carnian radiolarian zonation and description of some stratigraphically important radiolarians. – *Geologisch-Paläontologische Mitteilungen Innsbruck, Sonderband*, 3, pp. 39-255.
- Krystyn, L., M. Balini, A. Nicora 2004: Lower and Middle Triassic stage boundaries in Spiti. – *Albertiana*, 30, pp. 40-53.
- Kummel, B. 1960: Triassic ammonoids from Thailand. – *Journal of Paleontology*, 34/4, pp. 682-694.
- Langmann, B., K. Zakšek, M. Hort, S. Duggen 2010: Volcanic ash as fertiliser for the surface ocean. – *Atmospheric Chemistry and Physics*, 10, pp. 3891–3899.
- Manfrin S., P. Mietto, N. Preto 2005: Ammonoid biostratigraphy of the Middle Triassic Latemar platform (Dolomites, Italy) and its correlation with Nevada and Canada. *Geobios*, 38, pp. 477-504.
- Mietto, P., S. Manfrin 1995: A high resolution Middle Triassic ammonoid standard scale in the Tethys Realm. A preliminary report. – *Bulletin de la Société géologique de France*, 166/5, pp. 539-563.
- Mietto, P., P. Gianolla, S. Manfrin, N. Preto 2003: Refined ammonoid biochronostratigraphy of the Bagolino section (Lombardian Alps, Italy), GSSP candidate for the base of the Ladinian Stage. – *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 109/3, pp. 449–462.
- Monnet, C., H. Bucher 2005: New Middle and Late Anisian (Middle Triassic) ammonoid faunas from northwestern Nevada (USA): taxonomy and biochronology. – *Fossils and Strata*, 52, pp. 1-121.
- Monnet, C., P. Brack, H. Bucher, H. Rieber 2008: Ammonoids of the middle/late Anisian boundary (Middle Triassic) and the transgression of the Prezzo Limestone in eastern Lombardy-Giudicarie (Italy). – *Swiss Journal of Geosciences*, 101, pp. 61-84.
- Mundil, R., P. Brack, M. Meier, H. Rieber, F. Oberli 1996: High resolution U–Pb dating of Middle Triassic volcanoclastics: Time-scale calibration and verification of tuning parameters for carbonate sedimentation. – *Earth and Planetary Science Letters*, 141, pp. 137-151.
- Mundil, R., J. Pálffy, P.R. Renne, P. Brack 2010: The Triassic time scale: new constraints and a review of geochronological data. – In: Lucas, S.G. (Ed.): *The Triassic Timescale*.



- Geological Society, London, Special Publications, 334, pp. 41–60.
- Ozsvárt, P., 2012: Blooming and accelerated evolution of radiolarians during the Middle Triassic (Anisian–Ladinian radiolarians from the Seceda core and from Balaton Highland, Hungary). – In: O'Dogherty, L. (Ed.): 13th Interrad. Radiolaria Newsletter, Cadiz (Abstract), p. 98.
- Pálffy, J. 2003: Volcanism of the Central Atlantic Magmatic Province as a potential driving force in the end-Triassic mass extinction. – In: Hames, W., J.G. Mchone, P. Renne, C. Ruppel (Eds): The Central Atlantic Magmatic Province: insights from fragments of Pangea. Geophysical Monograph, 136, pp. 255-267.
- Pálffy, J., R.R. Parrish, K. David, A. Vörös 2003: Mid-Triassic integrated U–Pb geochronology and ammonoid biochronology from the Balaton Highland (Hungary) – Journal of the Geological Society, London, 160, pp. 271–284.
- Parnes, A. 1986: Middle Triassic cephalopods from the Negev (Israel) and Sinai (Egypt). — Geological Survey of Israel, Bulletin, 79, pp. 1–59.
- Payne, J.L., D.J. Lehrmann, S. Christensen, Jiayong Wei, A.H. Knoll 2006: Environmental and biological controls on the initiation and growth of a Middle Triassic (Anisian) reef complex on the Great Bank of Guizhou, Guizhou Province, China. – *Palaios*, 21/4, pp. 325-343.
- Russo, F. 2005: Biofacies evolution in the Triassic platforms of the Dolomites, Italy. – *Annali dell'Università degli Studi di Ferrara*, volume speciale (2005), pp. 33-44.
- Senowbari-Daryan, B., R. Zühlke, T. Bechstädt, E. Flügel 1993: Anisian (Middle Triassic) buildups of the Northern Dolomites (Italy): The recovery of reef communities after the Permian/Triassic crisis. – *Facies*, 28, pp. 181-256.
- Silberling, N.J., K.M. Nichols 1982: Middle Triassic Molluscan fossils of biostratigraphic significance from the Humboldt Range, northwestern Nevada. – Geological Survey Professional Paper, 1207, pp. 1-77.
- Stampfli, G., G. Borel 2002: A plate-tectonic model for the Paleozoic and Mesozoic constrained by dynamic plate boundaries and restored synthetic oceanic isochrons. – *Earth and Planetary Science Letters*, 196, pp. 17– 33.
- Stiller, F., H. Bucher 2008: Anisian ammonoids from Qingyan, southwestern China: Biostratigraphical implications for the age of the Qingyan Formation. – *Swiss Journal of Geosciences*, 101, pp. 547-562.
- Tozer, E.T. 1981: Triassic Ammonoidea: classification, evolution and relationship with Permian and Jurassic forms. – In: House, M.R., J.R. Senior (Eds.): The Ammonoidea. Systematics Association Special Volume, 18, pp. 65–100.
- Tozer, E.T. 1994: Canadian Triassic ammonoid faunas. – *Geologic Survey of Canada Bulletin*, 467, pp. 1-663.
- Velledits, F., Cs. Péró, J. Blau, B. Senowbari-Daryan, S. Kovács, O. Piros, T. Pocsai, H. Szügyi-Simon, P. Dumitrică, J. Pálffy 2011: The oldest Triassic platform margin reef from the Alpine–Carpathian Triassic, Aggtelek, NE Hungary. – *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 177/2, pp. 221-268.
- Vörös, A. 1998: A Balaton-felvidék triász ammonoideái és biosztratigráfiája (Triassic ammonoids and biostratigraphy of the Balaton Highland). – *Studia Naturalia*, 12, pp. 1-105.
- Vörös, A. 2002: Paleoenvironmental distribution of some Middle Triassic ammonoid genera in the Balaton Highland (Hungary). – *Abhandlungen der Geologischen Bundesanstalt*, 57, pp. 479-490.
- Vörös, A. (Ed.) 2003: The Pelsonian Substage on the Balaton Highland (Middle Triassic, Hungary) – *Geologica Hungarica*, series Palaeontologica, 55, pp. 1-195.
- Vörös, A., T. Budai, I. Szabó 2009: The base of the Curionii Zone (Ladinian, Triassic) in

- Felsőörs (Hungary): improved correlation with the Global Stratotype Section. – Central European Geology, 51/4, pp. 325-339.
- Walker, T.D., J.W. Valentine 1984: Equilibrium models of evolutionary species diversity and the number of empty niches. – American Naturalist, 124, pp. 887–899.
- Watson, A.J. 1997: Volcanic iron, CO<sub>2</sub>, ocean productivity and climate. – Nature (Scientific correspondence), 385, pp. 587–588.
- Zakharov, Y.D., A.M. Popov 2014: Recovery of brachiopod and ammonoid faunas following the end-Permian crisis: additional evidence from the Lower Triassic of the Russian Far East and Kazakhstan. – Journal of Earth Science, 25/1, pp. 1–44.

## Függelék

**1. táblázat.** Az ammonoidea genuszok száma, az első (F. a.), és utolsó megjelenéseik (L. a.), valamint kicserélődési adataik szubzónánként Kelet-Lombardiában

Szubzóna	Genusz	F. a.	Kicserélődés	Kicserélődés %
		L. a.		
Eoprotrachyceras curionii	3	2	14	88
Nevadites secedensis	13	12	15	43
Ticinites crassus	22	12	12	32
Aplococeras avisianum	16	3	9	14
Reitziites reitzi	12	5	3	16
Kellnerites bagolinensis	9	0	2	3
"Kellnerites"	8	1	2	3
"Lardaroceras"	7	1	1	3
"Asseretoceras"	8	2	3	5
Paraceratites trinodosus	7	2	3	5
Schreyerites abichi	6	2	3	4
Judicarites euryomphalus	4	1	1	4
Rieppelites cimeganus	6	3	3	4
Bulogites zoldianus	6	3	3	6
Balatonites balatonicus	3	0	2	3
Balatonites ottonis	2	1	1	3

**2. táblázat.** Az ammonoidea genuszok száma, az első (F. a.), és utolsó megjelenéseik (L. a.), valamint kicserélődési adataik szubzónánként a Balaton-felvidéken

Szubzóna	Genusz	F. a.	Kicserélődés	Kicserélődés %
		L. a.		
Eoprotrachyceras curionii	4	2	5	55
Nevadites secedensis	5	3		
Ticinites crassus	10	6	7	47
Aplococeras avisianum	14	4		
Reitziites reitzi	13	8	12	50
Hyparpadites liepoldti	10	5		
Kellnerites falsoeoersensis	10	4	9	33
Lardaroceras pseudohungaricum	10	5		
Asseretoceras camunum	10	2	7	30
Paraceratites trinodosus	7	1		
Schreyerites ? binodosus	6	1	2	10
Bulogites zoldianus	7	3		
Beyrichites cadoricus	9	3	6	30
Balatonites balatonicus	7	1		
Balatonites ottonis	2	0	3	18
		3		
		0	7	54
		4		
		3	3	23
		1		
		2	6	38
		2		
		4	4	25
		3		
		1	5	56
		5		
		0		

<b>3. táblázat.</b> Az ammonoidea genuszok száma, az első (F. a.), és utolsó megjelenéseik (L. a.), valamint kicserélődési adataik szubzónánként Nevadában				
Szubzóna	Genusz	F. a.	Kicserélődés	Kicserélődés %
		L. a.		
Eoprotrachyceras subasperum	1			
		1		
Nevadites gabbi	6	6	7	100
		0	2	14
Nevadites furlongi	8	2		
		0	3	16
Nevadites humboldtensis	11	3		
		1	1	1
Nevadites hyatti	10	0		
		2	3	16
Parafrechites dunni	9	1		
		1	1	1
Parafrechites meeki	8	0		
		1	3	18
Frechites nevadanus	9	2		
		3	7	37
Gymnotoceras blakei	10	4		
		3	6	29
Brackites vogdesi	10	3		
		4	5	29
Marcouxites spinifer	7	1		
		1	2	14
Dixieceras lawsoni	7	1		
		2	5	33
Rieberites transformis	8	3		
		1	6	30
Billingsites cordeyi	12	5		
		7	12	55
Bulogites mojsvari	10	5		
		2	6	27
Proteusites fergusoni	12	4		
		3	4	18
Favreticeras wallacei	10	1		
		1	2	10
Favreticeras ransomei	10	1		
		1	5	22
Favreticeras rieberi	13	4		

### 3. A *Daonella* MOJSISOVICS, 1874 genus (*Bivalvia*, *Mollusca*) radiációja a középső-triász folyamán a magyarországi faunák tükrében

Szente István

A *Daonella* a paleozoikumban és mezozoikumban elterjedt, vitatott életmódú „laposkagylók” vagy „papírpectenek” egyike. Olykor kőzetalkotó mennyiségű maradványai a peri-platform eredetű karbonátoktól a mélyebb vízi, nem ritkán dysoxikus környezetben lerakódott üledékekig számos kőzettípusban megtalálhatók és a világon szinte mindenünnen ismeretesek, ahol középső-triász tengeri üledékek fordulnak elő. Egyes fajok előfordulásának adott fácieshez való kötődése arra utal, hogy a korábban elterjedt értelmezésekkel szemben a *Daonella* egyik teknőjén heverő (pleurotetikus), epibenthosz életmódot folytatott, és az ún. „hócipő-stratégiát” képviselte (SCHATZ 2005). Teknői szinte kizárólag finomszemcséjű, gyakran pelites üledékekben fosszilizálódtak, így a maradványok gyakran deformáltak. Az intraspecifikus változékonyságot kevéssé figyelembevevő korábbi taxonómiai szemlélet mellett a rossz megtartásnak, valamint a teknők alakjában és díszítésében az egyedfejlődés folyamán bekövetkező, ám nehezen felismerhető változásoknak köszönhető, hogy több mint 120 fajnév áll rendelkezésre a *Daonella*-példányok besorolására. A fajok megkülönböztetése még jó megtartású példányok esetén, biometriai módszerek alkalmazásával sem mindig egyszerű (SCHATZ 2001). A *Daonella* nemzetséget övező érdeklődés részben egyes fajok nagy földrajzi és rövid földtörténeti elterjedésének köszönhető, ami jó index-fossziliává teszi őket (lásd pl. BRACK & RIEBER 1993; BRÜHWILER et al. 2007; RIEBER 1969), részben pedig annak, hogy a középső-triász a tengeri benthosz nagyarányú diverzitás-növekedésének az időszaka volt a permvégi tömeges kihálás után (lásd pl. BATTEN 1973; ROS et al. 2011)

Magyarország, pontosabban a Balaton-felvidék a *Daonella*-kutatás egyik „szülőföldjének” mondható. MOJSISOVICS (1874) a nemzetség bevezetését is magában foglaló, a triász „laposkagylóiról” írott első összefoglaló munkában számos új fajt a BÖCKH JÁNOS által a területen gyűjtött példányokra alapozva írt le. A következő, még nagyobb lélegzetű áttekintés (KITTL 1912) pedig a „Balaton-monográfia” sorozatában jelent meg. A *Daonella* a Magyar-középhegységben a Balaton-felvidéktől az Aggtelek-Rudabányai hegységig (SCHOLZ 1972) számos helyen előfordul. Megjegyzendő, hogy az utóbbi területen előforduló és a *D. moussoni* (MÉRIAN, 1853) fajba sorolt formák inkább a *D. sturi* (BENECKE, 1868) fajt látszanak képviselni, míg a DETRE (1989) által a Bükk-fennsík déli pereméről jelzett „*D. cassiana* MOJSISOVICS 1874” a *Halobia* genusba tartozik, ld. például LEVERA (2012). Daonellás kőzetek a Középhegységen túl az Alföld pre-kainozóos aljzatából is ismertek, ahonnan a Tótkomlós-6 számú fúrásból, a Codru-zóna „daonellás palájából” a *D. cf. pichleri* MOJSISOVICS, 1874 néhány példánya került elő (BOGSCH 1950, SZENTE, publikálatlan).

#### A *Daonella* megjelenése és viszonya a rokon formákhoz

A *Daonella* első megjelenéséről az irodalomban ellentmondásos vélekedések olvashatók. MOJSISOVICS (1874) szerint rétegtani elterjedése az „alsó kagylósmészektől a karni emelet kezdetéig” tart. SCHATZ (2005) szerint a *Paraceratites trinodosus* Zóna felső részével korrelálható késő-anisusi *Daonella sturi* Zónában jelent meg. Más részről viszont, CHEN & STILLER (2010) a középső-anisusi Balatonicus Zónából jelzi a genus (*D. fengshanensis* CHEN & STILLER, 2010) előfordulását. A középső-anisusi a csoport adaptív radiációjának az időszaka volt (ld. még pl. HOPKIN & MCROBERTS 2005). Az először a

Balaton-felvidékről leírt *D. (D.) boeckhi* minden esetre a genus egyik legkorábbi képviselője, amely a későbbi alakoktól viszonylag kifejezett kommarginális díszítésével és a lapos felszínű radiális bordák hiányával különbözik. Az ide sorolható formák különösen gyakoriak a pelsoiban (SZENTE & VÖRÖS 2003). A fajnak a „wengeni posidoniás palákban való, LÓCZY (1913) által említett előfordulását, csak úgy, mint az *Enteropleura guembeli* fajét (lásd lentebb) a jelen kutatás során nem sikerült megerősíteni, és az a szóban forgó halobiidák rétegtani elterjedéséről rendelkezésre álló adatok fényében valószínűtlennek is tűnik. Az ugyancsak LÓCZY (1913) által a „fehér mészkőből” (Tagyoni Mészkő) közölt *Daonella*-együttes ugyancsak revízióra szorul, mivel a *D. cf. pichleri* jelenléte a pelsoiban nem valószínű. Ezek a formák a *D. subtenuis* KITTL, 1912 fajt képviselik. A többi *Daonella*-fajhoz képest kis termetű alak előfordulása arra utal, hogy a *Daonella* megjelenésével gyakorlatilag egy időben meghódította a tágan értelmezett karbonátplatformok környezetét is, amelyhez később néhány, filogenetikailag fiatalabb faj (pl. *D. esinensis* SALOMON, 1895) ugyancsak konzekvensen kötődött.

Az aszófői pelsoi faunában a *D. boeckhi* együtt fordul elő a „*Posidonia*” *wengensis* (WISSMANN, 1841) faj képviselőivel. Ugyanilyen korú és összetételű együttesről („*Posidonia* assemblage”) számolt be KOMATSU et al. 2004 Kínából. Az utóbbi formát WALLER (in WALLER & STANLEY 2005) a kiterjesztett értelmezésű *Bositra* DE GREGORIO, 1886 genusba sorolta, míg MCROBERTS (2010) ennek indokoltságát kétségbe vonta. A taxonómiai problémán túl a kérdésnek azonban filogenetikai jelentősége is van, ugyanis a két említett formával egy időben élt a nagyon rövid földtörténeti elterjedésű („*Enteropleura* bittneri Zóna”, MCROBERTS 2010) *Enteropleura* KITTL, 1912 nemzetség, amely WALLER (in WALLER & STANLEY 2005) és CHEN & STILLER (2007) szerint összekötő láncszem a *Bositra* és a *Daonella* között. A Balaton-felvidék pelsoi rétegeiben MOJSISOVICS (1874) és KITTL (1912) szerint mindhárom említett „laposkagyló” előfordul, így a *Balatonites*-es rétegek ősmaradvány-együttese az evolúció páratlan „pillanatfelvételét” jelenti, két hosszú elterjedésű és sikeres genus képviselőinek, valamint az őket összekötő formának az együttéléséről tanúskodik. Az *E. guembeli* (MOJSISOVICS, 1874) fajt azonban, bár annak típuspéldányai a Balaton-felvidékről származnak, nem sikerült a rendelkezésre álló, rossz megtartású anyagban azonosítani, és ugyancsak a megőrződés tökéletlensége miatt nem volt lehetséges az említett formák anatómiai ismeretéhez hozzátenni. Annyi mindenesetre megállapítható, hogy a *Daonella* nemzetség legkorábbi képviselői a későbbi alakokhoz képest sima teknőjű formák voltak, amelyek mélyebb vizű medence-környezetekhez alkalmazkodtak.

### **A *Daonella* a későbbi középső-triászban**

A *Daonella* virágkora a ladin korszak volt, ami az ide tartozó formák Balaton-felvidéki előfordulásában is nyomon követhető, ám a genus alakgazdagsága, minden bizonnyal a kevésbé kedvező környezetek dominanciája miatt, messze elmarad a Déli-Alpokban tapasztalhatótól. A leginkább elterjedt faj a *D. (Pichlerella) pichleri*, amely SCHATZ (2005) szerint a Gredleri és Archelaus ammonitesz zónákra korlátozódik („*Daonella pichleri* Zóna”, MCROBERTS 2010), és a *D. (Arzelella) tyrolensis* MOJSISOVICS, 1874 társul hozzá. SCHATZ (2005) szerint valószínű, hogy az utóbbival konspecifikus a *D. indica* BITTNER, 1899, melynek Balaton-felvidéki előfordulását DETRE és társai (1979) dokumentálták. A Balaton-felvidéki faunák vizsgálatának eredményeként megállapítható volt, hogy a KITTL (1912) által a balatonudvari Les-hegyről, a balatonfüredi Győr-hegyről, Kádártáról, valamint a köveskáli Malom-völgyből a (karni korú) Füredi Mészkőből említett példányai valójában a Buchensteini s. l. formációból származnak, így előfordulásuk nem mond ellent a faj másutt tapasztalt rétegtani elterjedésének.

## Idézett irodalom

- BATTEN, R. L. (1973): The vicissitudes of the gastropods during the interval of Guadalupian-Ladinian time. - LOGAN, A. & HILLS, L. V. (eds.) The Permian and Triassic Systems and their mutual boundary. Canadian Society of Petroleum Geologists Memoir 2: 596-607
- BOGSCH L. (1950): Triászbeli daonellás rétegek az Alföld medencealjzatában. - Földtani Közlöny 80(2): 189-198.
- BRACK, P. & RIEBER, H. (1993): Towards a better definition of the Anisian/Ladinian boundary: new biostratigraphical data and correlations of boundary sections from the Southern Alps. - *Eclogae geol. Helv.* 86(2): 415-572.
- BRÜHWILER, T., HOCHULI, P. A., MUNDIL, R., SCHATZ, W. & BRACK, P. (2007): Bio- and chronostratigraphy of the Middle Triassic Reifling Formation of the westernmost Northern calcareous Alps. - *Swiss J. Geosci.* 100: 443-455.
- CHEN, J.-H. & STILLER, F. (2007): The halobiid bivalve genus *Enteropleura* and a new species from the Middle Anisian of Guanxi, southern China. - *Acta Palaeontologica Polonica* 52: 53-61.
- CHEN, J.-H. & STILLER, F. (2010): An Early *Daonella* from the Middle Anisian of Guanxi, southwestern China, and its phylogenetical significance. - *Swiss J. Geosci.* DOI 10.1007/s00015-010-0035-z.
- DETRE CS. (1989): Felső triász daonellás mészkő a Bükk-fennsík déli pereméről. - Magyar Állami Földtani Intézet Évi Jelentése az 1987. évről: 259-266.
- DETRE CS., PEREGI ZS. & RAINCSÁK GY. (1979): Kádártai ladini-alsókarni szelvény. - Magyar Állami Földtani Intézet Évi Jelentése az 1977. évről: 185-201.
- HOPKIN, E. K. & MCROBERTS, C. A. (2005): A new Middle Triassic flat clam (Pterioidea, Halobiidae) from the Middle Anisian of north-central Nevada, USA. - *Journal of Paleontology* 79: 796-800.
- KITTL E. (1912): Adatok a triász halobiidái és monotidái monográfiájához. - A Balaton tudományos tanulmányozásának eredményei 1(1), *Paleontológiai Függelék* 2(4): 1-203, 10 tábla.
- KOMATSU, T., CHEN, J.-H., CAO, M.-Z., STILLER, F. & NARUSE, H. (2004): Middle Triassic diversified bivalves: depositional environments and bivalve assemblages in the Leidapo Member of the Quingyan Formation, southern China. - *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 208: 207-223.
- LEVERA, M. (2012): The Halobiids from the Norian GSSP candidate section of Pizzo Mondello (Western Sicily, Italy); systematics and correlation. - *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* 118(1): 3-45.
- LÓCZY L. id.(1913): A Balaton környékének geológiai képződményei és ezeknek vidékek szerinti telepedése. - A Balaton tudományos tanulmányozásának eredményei 1(1): 617 p.
- MCROBERTS, C. A. (2010): Biochronology of Triassic bivalves. - LUCAS, S. G. (ed.) *The Triassic Timescale*. Geological Society of London, Special Publications 334: 201-219.
- MOJSISOVICS, E. v. (1874): Über die triassische Pelecypoden-Gattung *Daonella* und *Halobia*. - *Abhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Reichsanstalt, Wien*, 7(2): 1-37.
- RIEBER, H. (1969): Daonellen aus der Grenzbitumenzone der mittleren Trias des Monte San Giorgio (Kt. Tessin, Schweiz). - *Eclogae geol. Helv.* 62(2): 657-683.
- ROS, S., DE RENZI, M., DAMBORENEA, S. E. & MÁRQUEZ-ALIAGA, A. (2011): Coping between crises: Early Triassic-early Jurassic bivalve diversity dynamics. - *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 311: 184-199.

- SCHATZ, W.(2001): Taxonomic significance of biometric characters and the consequences for classification and biostratigraphy, exemplified through moussonelliform daonellas (Daonella, Bivalvia: Triassic). - *Paläontologische Zeitschrift* 75(1): 51-70.
- SCHATZ, W. (2005): Taxonomie, Paläoökologie und biostratigraphische Anwendung der Daonellen (Bivalvia, Mollusca) aus der Mitteltrias Europas. - *Schweizerische Paläontologische Abhandlungen* 125: 1-177. Basel.
- SCHOLZ, G. (1972): An Anisian Wetterstein Limestone reef in North Hungary. - *Acta Miner. Petr.* 20(2): 102-206.
- SZENTE, I. & VÖRÖS, A. (2003): The Pelsonian Bivalvia fauna of the Balaton Highland. – In: VÖRÖS, A. (Ed.): The Pelsonian Substage on the Balaton Highland (Middle Triassic, Hungary) – *Geologica Hungarica, series Palaeontologica*, 55: 123–137.
- WALLER, T. R. & STANLEY, G. D. Jr. (2005): Middle Triassic pteriomorphian Bivalvia (Mollusca) from the New Pass Range, west-central Nevada: systematics, biostratigraphy paleoecology, and paleobiogeography. - *The Paleontological Society Memoir* 61: 1-64. Supplement to *Paleontology* 79(1).



## 4. Középső-triász ostracoda felvirágzások a Balaton-felvidéken

Monostori Miklós – Tóth Emőke

A perm végi biotikus krízis után a tengeri kagylósrák fauna újraépülése komplex képet mutatott a triász folyamán. A paleozoós tengeri környezetekre jellemző egyedi morfológiai bélyegeket és díszítőelemeket felsorakoztató Palaeocopida rend kevés képviselőtől eltekintve szinte teljesen eltűnik. A kora- és középső-triász bentosz együttesekre főként a Podocopida rendbe tartozó Bairdia-félék dominanciája a jellemző, melyek morfológiai bélyegeik alapján részben paleozoós, részben “modern mezozoós” affinitást mutatnak. Ezek az eredmények főként Crasquin és társai (pl. Crasquin-Soleau et al. 2006, 2007, 2008, 2010) és Kozur (1970ab, 1971a, b, c) perm és alsó-triász képződmények tethysi együtteseinek vizsgálatán alapulnak. Fontos megemlíteni, hogy az ismeretanyag a középső-triász ostracodákról (pl. Crasquin-Soleau & Gradinaru 1996; Kozur 1970a; Kristan-Tollmann 1991) rendkívül hiányos. Ladin korú együttesekről jelen kutatásig egyáltalán nem volt publikált adat. Így a Dunántúli-középhegységi egység főként balatonfelvidéki felszíni feltárások és mélyfúrások középső-triász rétegeiből kinyert kagylósrák faunák taxonómiai feldolgozása, dokumentálása és értékelése számos új adattal szolgált a Tethys különböző tengeri környezetekben élt együttesek megismeréséhez, és a diverzitás-változások pontosabb nyomon követéséhez.

A középső-triász ostracoda faunák feldolgozottsága nagyon hézagos, mert legtöbbször a vázakat kemény mészkövekből kell kinyerni tömény ecetsavas oldással, mely folyamat során sokszor az esetleg diagnosztikus külső díszítőelemek nem tanulmányozhatók a vázon a rossz megtartás miatt, illetve kettősteknőként oldódnak ki és így a belső bélyegeik nem tanulmányozhatók. Ezért egy nagyon fontos eredménye az OTKA kutatásnak a litéri murvabánya és a bakonykúti Bút-2. számú fúrás kovás mészkőrétegeiből híg ecetsavas oldással kinyert kivételes megtartású kagylósrák faunák részletes leírása és publikálása, mely számos taxonómiai bizonytalanságot feloldott a csoporttal kapcsolatban. A vizsgált mészkőrétegek átkovásodása tengeralatti vulkáni tevékenységhez illetve a radiolária vázak utólagos visszaoldódásához köthető. Ezt a feltételezést alátámasztják a kovás mészkőrétegek között megjelenő tufás közbetelepülések mindkét szelvényben (Buchensteini Formáció) és a vizsgált litéri rétegekből előkerült rossz megtartású részben visszaoldódott radiolária vázak. A kinyert nagy mennyiségű szinte tökéletes megtartású ostracoda példány a vázak és befogadó kőzet különböző mértékű kovásodásának köszönhető, ami a különböző szervesanyag-tartalmukkal van összefüggésben. A kalcit vázak megtartása és az ammonitesz kőbelek arra utalnak, hogy ez egy korai kovásodás volt, ami az aragonit vázak eloldódása után következett be.

A továbbiakban, időbeli sorrendben tárgyaljuk fő eredményeinket a vizsgált bentosz együttesekről (a Polycopie-féléket is idesoroltuk, mert sok recens taxonra a nektobentosz életmód a jellemző).

### Az anisusi kagylósrák együttesek jellemzői

A vizsgált balatonfelvidéki lelőhelyek közül elsőként egy különleges kora-anisusi előfordulást ismertetünk. A Malom-völgyben feltárt kora-anisusi Iszkahegyi Mészkő Formáció lemezes szürke bitumenes mészkőrétegeinek kagylósrák faunáját egyetlen faj (*Lutkevichinella lata* Kozur, 1968) képviseli több százas egyedszámmal. A *Lutkevichinella* jól ismert euryhalin Cytheroidea. A monospecifikussá vált kagylósrák faunák jól jelzik a hiperszalinitás felé mutató stresszkörnyezetet, mint azt Monostori (1994) a Nosztori-völgy karni ostracoda faunáját feldolgozó cikkében is bizonyította. Ezért feltételezzük, hogy az

Iszkahegyi Mészke bitumenes mészkő rétegeinek ülepedési környezete sűrűség-rétegzett, a felszín közelében csökkentsós vagy édesvízi, az aljzathoz közel többé-kevésbé túlsós tengervíz volt. A bentosz fauna szélsőséges élethelyzetét bizonyos fokú dizoxia is jellemezte. A vízrétegződést a vertikális vízkörzés gyengesége okozhatta, ami az erre az időszakra kimutatott humidabb klímaperiódussal hozható összefüggésbe (Stefani et al. 2010).

Az anisusi normáltengeri nyíltvízi tethysi üledékképződési környezetet a vizsgált balatonfelvidéki felsőörsi, mencshelyi és vászolyi felszíni feltárások képződményei reprezentálják. Az időben legteljesebb rétegsort a felsőörsi Forrás-hegy szelvénye adja. Idősebb Trinodosus zónába tartozó rétegeinek kagylósrák faunája már korábban publikálásra került (Monostori 1995). Jelen kutatás keretében a késő-anisusi ostracoda faunák részletes taxonómiai leírására került sor a fent említett szelvényekből, mely eredmények publikálása folyamatban van. A kemény mészkő rétegekből diverz, közepes és jó megtartású kagylósrák fauna került elő a tömény ecetsavas oldás során. Összesen 23 taxont sikerült elkülöníteni, ami 10 nemzetségbe, 8 családba, 5 alrendbe (Cladocopina, Bairdiocopina, Cytherocopina, Cypridocopina és Metacopina) és két rendbe (Halocyprida és Podocopida) tartozik. A forrás-hegyi szelvény kagylósrák faunáinak változásai fokozatos tengerszint emelkedésre engednek következtetni az anisusi folyamán. A Trinodosus Zóna faunája a díszített Bairdia-félék (*Triebelina*-félék: *Nodobairdia* és *Lobobairdia*) jelenlétével sekélyebb platformközeli sekély szublitorális környezetre utal, míg a Reitzi és Secedensis Zóna kagylósrákjai (az *Urobairdia*-k, *Hungarellá*-k, *Bairdiocypris*-ek tömeges jelenlétével kísérve a psychroszférikus formák megjelenésével) egyértelműen mutatják a késő-anisusi euhalin tenger bathyális medence jellegét. A mély szublitorális környezetre jellemző *Triebelina*-k (*Ptychobairdia*-k) egyidejű jelenléte a vizsgált mintákban, pedig a kiemeltebb helyzetben levő megsüllyedt platformról való áthalmazódásra utal. Nagyon hasonló összetételű fauna együttest publikáltak Dobrudzsa (Románia) alsó-anisusi képződményeiből (Crasquin-Soleau & Gradinaru 1996).

### A ladin kagylósrák együttesek jellemzése

Diverz és kivételes megtartású ostracoda fauna került elő a litéri murvabánya ladin korú szürke kovás gumós mészkő és márga rétegeiből, illetve további mintákat vizsgáltunk meg Felsőörs és Nemesvámos (Katrabóca II szelvény) Füredi Mészke Formációba tartozó rétegeiből. Összesen 28 kagylósrák taxont sikerült elkülöníteni, ami 12 nemzetségbe, 8 családba, 5 alrendbe (Cladocopina, Bairdiocopina, Cytherocopina, Cypridocopina and Metacopina) és két rendbe (Halocyprida and Podocopida) tartozik. Négy új faj is leírásra került. A vizsgált kagylósrák fauna morfológiai jellemzői és ökológiai igénye alapján a legfiatalabb ismert előfordulása a paleozoikumban gyakori Thüringiai típusú együtteseknek (*sensu* Becker in Bandel & Becker 1975). A leírt fauna nagy egyezést mutat az előbbieken ismertett felsőörsi, mencshelyi és vászolyi késő-anisusi faunákkal. A thüringiai elemekkel, simavázú *Bairdia*-félékkel és metacopidákkal jellemzett fauna paleoökológiai értékelése - kiegészítve szedimentológiai, mikrofácies és makrofauna adatokkal - nyílttengeri, több mint 200 m mély, oligotróf, kis energiájú bathyális környezetet jelez. A paleozoós típusú alakokat (*Acratia*, *Acanthoscapha*, *Nagyella* and *Praemacrocypris*) felsorakoztató Thüringiai Ökotípus megjelenése a ladin ostracoda faunában a korábbi elképzeléssel (Crasquin-Soleau et al. 2007; Crasquin et al. 2008) szemben azt sugallja, hogy a paleozoós és mezozoós faunák közötti végső váltás nem az anisusi folyamán következett be, hanem legkorábban is a ladinban. A taxonómiai és paleoökológiai eredmények publikálásra kerültek 2013-ban (Monostori & Tóth, 2013).

Az bakonykúti Bút-2. fúrás kovás mészkő rétegeiből diverz, nagy egyedszámú ostracoda fauna került elő, ami a díszített Bairdia-félék (*Ceratobairdia*, *Hiatobairdia* and *Triebelina* nemzetségek) olykor tömeges előfordulásával, a *Reubenella* és a tömzsi *Acratia*

példányok jelenlétével középső szublitorális, közepes energiájú normáltengeri környezetet jelez. Az azonos korú litéri fauna teljesen más összetételű és más nyíltvízi üledései környezetre is utal. A faunák közötti különbség a vizsgált területek eltérő ösföldrajzi helyzetével magyarázható. A litéri képződmények az ún. “Balatonfelvidéki Medence” területén, míg a bakonykúti üledékek a “Budaörsi Platform”-hoz közelebbi helyzetben rakódtak le (Haas & Budai, 1995). A mentshelyi Met-1. és a barnagi Bat-2. számú fúrás késő-ladin rétegeiből (Füredi Mészki Formáció) előkerült ostracoda együttesek rossz megtartásúak és kis egyedszámúak. A faunára a sima vázú *Bairdia*-félék, a metacopid *Hungarellá*-k, a platycopid *Reubenellá*-k és *Bairdiocypris*-félék a jellemzőek, ami normáltengeri mélyszublitorális, kisenergiájú környezetet feltételez. A mélyfúrások kagylósrák faunáit 2014-ben megjelent cikkünkben publikáltuk (Monostori & Tóth, 2014).

### **Kivételes megtartású középső-triász plankton kagylósrákok**

A plankton életmódú kagylósrákok rendkívül ritkák a fosszilis anyagban a paleozoikum után, valószínűleg a vázak nagyon gyenge meszesedési potenciálja miatt. A paleozoós alakok mellett szinte csak a recens formákat ismerjük, melyek váza szinte csak szervesanyagból áll. Így mezozoós és kainozoós evolúciójuk szinte egyáltalán nem ismert. Így a litéri murvabánya ladin korú rétegeiből előkerült kovásodott vázú, kivételes megtartású plankton kagylósrákok jelenléte a triász anyagban jelentős új adatokat szolgáltat a csoport fejlődésének megismerésében. A meghatározott példányok négy taxonba tartoznak, melyek három nemzetségbe (*Schallreuterizoe Palaeocypridina* és *Triadocypris*), három családba (*Schallreuterizoidae*, *Cylindroleberididae* és *Cypridinidae*) és két rendbe (*Entomozocopida* és *Myodocopida*) sorolhatók. A közelmúltig azt gondolták, hogy az *Entomozocopida* rend utolsó képviselői a perm elején haltak ki. A litéri előfordulást leszámítva szintén a Balatonfelvidékről Köveskál ladin rétegeiből Kozur (2004) ismert példányokat, melyeket egy új család, új fajként írt le *Schallreuterizoe groosae* Kozur néven. A litéri példányok morfológiájuk alapján szintén ebbe a fajba sorolhatók. A *Cypridinidae* családot a vizsgált faunában a *Palaeocypridina* nemzetségbe tartozó két faj példányai képviselik, melyek közül az egyik új. A nemzetség eddig csak egy dobrudzsai anisusi lelőhelyről volt ismert (Sebe, Crasquin & Grădinaru, 2013). A triász *Triadocypris* nemzetségbe tartozó példány fajszerű azonosítása a rossz megtartás miatt nem volt lehetséges.

Összefoglalva elmondható, hogy az OTKA téma keretében vizsgált balatonfelvidéki kagylósrák faunák értékelése kiszélesítette az ismeretanyagot a bentosz faunák összetételében lejátszódott változásokról a kora-mezozoós tengeri forradalom során. Az anisusi és ladin együttesek taxonómiai összetételükben nem különülnek el időben. Nincsenek csak az anisusira vagy csak a ladinra jellemző alakok. A taxonok megjelenése és eltűnése erősen fáciesfüggő a triász folyamán. A paleozoós együttesek végleges eltűnése és a “modern mezozoós” együttesek előretörése a ladin végén következhetett be a Tethy ezen régiójában, ami az élettér megváltozásával hozható összefüggésbe a középső- és felső-triász határán.

### **Idézett irodalom**

- Bandel K. & Becker G., (1975) - Ostracoden aus paläozoischen pelagischen Kalken der karnischen Alpen (Silurium bis Unterkarbon). *Senckenberg. lethaea*, 56(1): 1-83.
- Crasquin-Soleau S. & Grădinaru E. (1996) - Early Anisian ostracode fauna from the Tulcea Unit (Cimmerian North Dobrogean Orogen, Romania). *Ann. Paléont. (Vertebrate-Invertebrate)*, 82(2): 59-116.
- Crasquin-Soleau S., Galfetti T., Bucher H. & Brayard A. (2006) - Palaeoecological changes after the end-Permian mass extinction: Early Triassic ostracods from northwestern

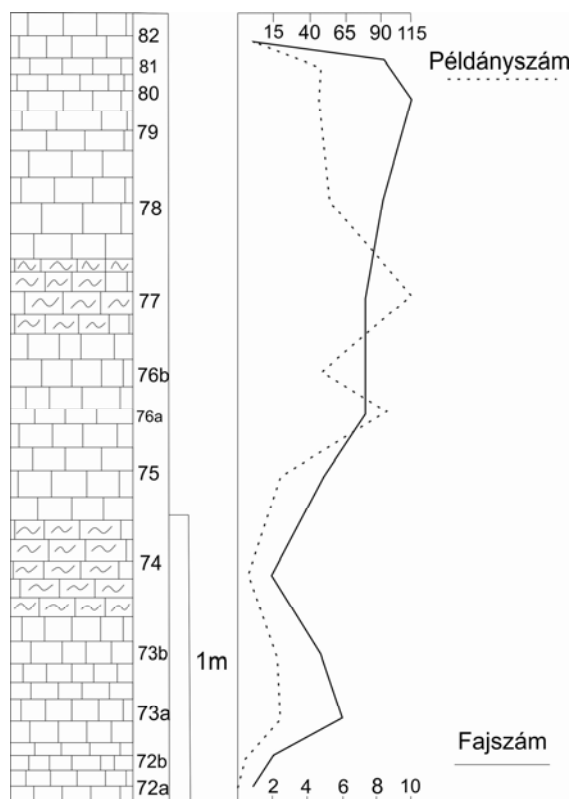
- Guangxi Province, south China. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* 112(1): 55-75.
- Crasquin-Soleau S., Galfetti T., Bucher H., Kershaw S. & Feng Q. (2007) - Ostracod recovery in the aftermath of the Permian-Triassic crisis: Palaeozoic-Mesozoic turnover. *Hydrobiologia*, 585: 13-27.
- Crasquin S., Carcione L. & Martini R. (2008) - Permian ostracods from the Lercara Formation (Middle Triassic-Carnian?), Sicily, Italy. *Palaeontology*, 51(3): 537-560.
- Crasquin S., Forel M-B., Qinglai F., Aihua Y., Baudin F. & Collin P-Y. (2010) - Ostracods (Crustacea) through the Permian-Triassic boundary in South China: the Meishan stratotype (Zhejiang Province). *J. System. Palaeont.*, 8(3): 331-370.
- Haas J. & Budai T. (1995) - Upper Permian–Triassic facies zones in the Transdanubian Range. *Rivista italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 101(3): 249–266
- Kozur H. (1970a) - Neue Ostracoden-Arten aus dem obersten Anis des Bakonyhochlandes (Ungarn). *Berichte des Naturwissenschaftlich-medizinischen Vereins in Innsbruck*, 58: 384-428.
- Kozur H. (1970b) - Neue ostracoden aus der germanischen Mittel- und Obertrias. *Geologie*, 19(4): 434-455.
- Kozur H. (1971a) - Die Bairdiacea der Trias. Teil I: Skulpturierte Bairdiidae aus mitteltriassischen Flachwasserablagerungen. *Geologisch-Paläontologische Mitteilungen der Universität Innsbruck*, 1(3): 1-27.
- Kozur H. (1971b) - Die Bairdiacea der Trias. Teil II: Skulpturierte Bairdiidae aus mitteltriassischen Tiefschelfablagerungen. *Geologisch-Paläontologische Mitteilungen der Universität Innsbruck*, 1(5): 1-21.
- Kozur H. (1971c) - Die Bairdiacea der Trias. Teil III: Einige neue Arten triassischer Bairdiacea und Bemerkungen zur Herkunft der Macrocyprididae (Cypridacea). *Geologisch-Paläontologische Mitteilungen der Universität Innsbruck*, 1(6): 1-18.
- Kozur, H. W. 2004. *Schallreuterizoe* n. g. – the first Triassic entomozoid ostracod. *Archiv für Geschiebekunde* 3(8/12): 773-778.
- Kristan-Tollmann E. (1991) - Ostracods from the Middle Triassic Sina Formation (Aghdarband Group) in NE Iran. *Abhandlungen der Geologischen Bundesanstalt*, 38: 195-200.
- Monostori M. (1994) - Ostracod evidence of the Carnian Salinity Crisis in the Balaton highland, Hungary. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 193(3): 311-331.
- Monostori M. (1995) - Environmental significance of the Anisian Ostracoda fauna from the Forrás Hill near Felsőörs (Balaton Highland, Transdanubia, Hungary). *Acta Geologica Hungarica*, 39(1): 37-56.
- Monostori M. & Tóth E. (2013) - Ladinian (Middle Triassic) silicified ostracod faunas from the Balaton Highland (Hungary). *Rivista italiana di Paleontologia e Stratigrafia* 119(3): 303-323.
- Monostori M. & Tóth E. (2014) - Additional Middle to Upper Triassic ostracod faunas from the boreholes of Transdanubian Central Range (Hungary). *Hantkeniana* 9: 21-43.
- Sebe, O., Crasquin, S., & Gradinaru, E. (2013) - Early and Middle Anisian deep-water ostracods (Crustacea) from North Dobrogea (Romania). *Revue de Paléobiologie* 32: 509-529.
- Stefani, M., Furin, S., & Gianolla, P. (2010) - The changing climate framework and depositional dynamics of Triassic carbonate platforms from the Dolomites. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 290(1): 43-57.

## 5. A középső-triász brachiopodák lokális felvirágzása

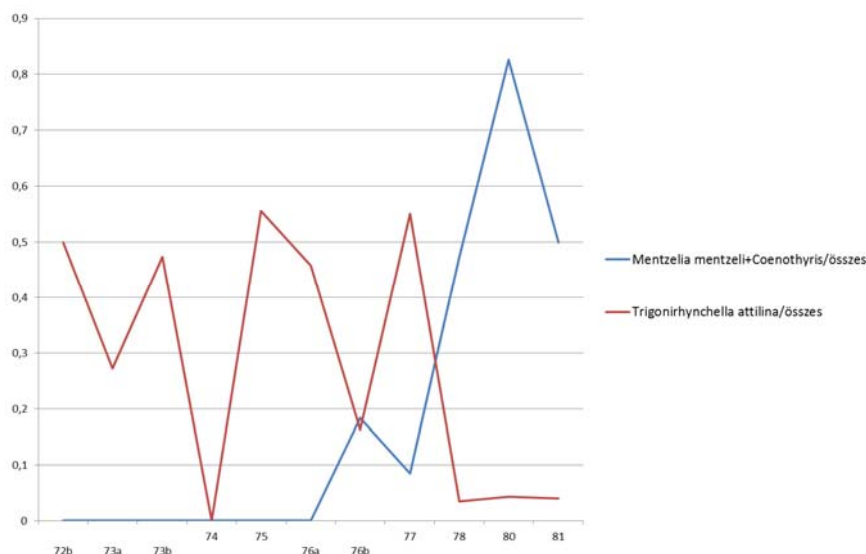
Pálfy József – Porkoláb Kristóf

A felsőörsi Forrás-hegy rétegsorának középső triász brachiopoda faunája törmelékből gyűjtött anyagból már ismert (Pálfy 1986), réteg szerinti gyűjtés alapján viszont még nem volt feldolgozva. Bár 1992-ben történt ilyen gyűjtés a feltárásból, de ez feldolgozatlanul állt a Természettudományi Múzeum Föld-és Őslénytárában. Ennek vizsgálatával a fauna időbeli fejlődését és az ezt meghatározó öskörnyezetet kívántuk feltárni a perm végi kihalást követő fő talpra állási intervallumban. A kiindulási hipotézis szerint a két domináns faj (*Caucasorhynchia altaplecta* és *Trigonirhynchella attilina*) egy társulást alkot, amely csak Felsőörsre jellemző, és feltételezhetően a sajátos környezeti feltételeknek köszönhető (Pálfy 1991). A társulás, és a fauna más elemeinek a rétegsoron belüli gyakoriság-eloszlása korábban nem volt ismert. További cél volt az új eredményeket felhasználva a Balaton-felvidéki brachiopoda fauna területi különbségeinek bemutatása, aminek segítségével a középső-triász, tagolt, sekélytengeri medence fejlődési modelljéhez (Pálfy 1991) lehet hozzájárulni.

A feldolgozást Porkoláb Kristóf OTDK dolgozat keretében végezte el Pálfy József témavezetésével. A szelvény 17 elkülönített rétegéből gyűjtött 832 brachiopoda példány 11 nemzetség 14 faját képviseli. A diverzitás változásait a mintázási egyenlőtlenség hatásait kiküszöbölő ritkítással, majd diverzitási indexek számításával, a gyakoriság-eloszlást pedig további adatelemzési módszerekkel értékeltük ki (1. és 2. ábra).



1. ábra. A brachiopoda fauna faji diverzitásának változása a felsőörsi szelvényben



2. ábra. A *Mentzelia mentzeli*–*Coenothyris* társulás és a *Trigonirhynchella attilina* mennyiségi viszonya

A felsőörsi brachiopoda fauna diverzitása növekvő tendenciát mutat az anisusi vizsgált szakaszában. Az időbeli változások azonban nem a törzs evolúciójával, hanem helyi környezetváltozásokkal, elsősorban a sekélytengeri aljzat változásával magyarázhatók, tehát globális következtetésekre nem adnak módot. A középső anisusi üledékgyűjtőben a karbonátos üledékképződés eleinte tápanyagszegény, gyenge vízmozgású környezetben, puha aljzaton folyt, ami a *Trigonirhynchella attilina*–*Caucasorhynchia altaplecta* társulásnak kedvezett. Az aljzat keményebbé válása (76b réteg) a társulás, és különösen a *T. attilina* faunán belüli szerepének visszaesését eredményezte. A rögzüléshez kedvezőbb aljzaton megjelent a *Mentzelia mentzeli*–*Coenothyris vulgaris*–*C. krafftii* társulás, és hamar jelentős arányt ért el a felsőbb rétegek faunájában. A 80. réteg faunája a legdiverzebb a rétegsorban. Valószínűleg a kedvezőbb aljzat mellett a környezet sem volt már annyira tápanyagszegény a 77. utáni rétegek lerakódásának idején.

A Balaton-felvidéki lelőhelyek (Aszófő, Köveskál, Felsőörs) faunái közti különbség szintén a vízmozgatótság, az ezzel összefüggő tápanyag-ellátottság, illetve a sekélytengeri aljzat különbségeivel magyarázhatók.

### Idézett irodalom

- Pálfy, J. 1986: Balaton-felvidéki középső-triász brachiopoda faunák vizsgálata (Investigations on Middle Triassic brachiopod faunas from the Balaton Highland (Transdanubian Central Range, Hungary)). – *Őslénytani Viták (Discussiones Palaeontologicae)*, 33: 3-52.
- Pálfy, J. 1991: Paleoecological significance of Anisian (Middle Triassic) brachiopod assemblages from the Balaton Highland (Hungary). – In: D. I. MacKinnon, D. E. Lee & J. D. Campbell (szerk.), *Brachiopods through Time*. Balkeema, Rotterdam, pp. 241-246.
- Porkoláb K. 2012. Anisusi (középső triász) Brachiopoda társulások vizsgálata a felsőörsi szelvényben (Balaton-felvidék). OTDK dolgozat, 28 p.