

# ŐSÉLETKÖZÖSSÉGTANI KUTATÁSOK AZ ALFÖLD NEOGÉNJÉBEN

ZALÁNYI BÉLA

Magyar Állami Földtani Intézet, Budapest.

(Érkezett: 1951. jún. 15.)

## BEVEZETÉS.

Az Alföld északkeleti medenceszakaszában a szénhidrogén-készletek kutatása során a tiszabereki, hajdúszoboszlói, nagyhortobágyi, karcagi, tiszaoärsi, vérvölgyi és a debreceni mélyfúrásokkal a neogén üledéksorozatot közel 2000 m vastagságban tárták fel. A részletesebb rétegtani szintezés érdekében, a mikrofossziliák újabb szempontú elemzését kíséreltem meg. A lokálisan, majd regionálisan szándékolt rétegtani szintezés reálisabb alapjául, a szokásos fauna-feldolgozásokat társulástani irányban terjesztettem ki. Vizsgálataim során arról győződtem meg, hogy a fajoknak egymástól és a környezettől függő kölcsönhatásaiban kell keresnünk azokat a támpontokat, amelyek az ősléleteri mozgalmak megismerését elősegíthetik, s ez alapon megnyugtató rétegtani kiértékelésekhez juthatunk. Mielőtt áttérnék tulajdonképeni tárgyamra, az alföldi neogén mikrofaunák társulástani összefüggéseinek vázolására, röviden tájékoztatnom kell az ősléletközösségtani kutatások lehetőségéről.

Az *ősléletközösségtan* (palaeobiocoenológia) az *ősléletközösségi-élettudomány*nak (palaeosynbiológia) önálló ágazata, mely az *ősléletközösségek* (palaeobiocoenozisok) és részeinek a *növény-állattársulások* (asszociációk) szervezetével, életmódtani viszonyaival, kialakulásával, fejlődéstörténetével és rendszerezésével foglalkozik. Az együttélés legmagasabb formája a társulás, mely a szovjet biológia és evolúciós őslénytan megállapítása szerint az életszerveződés elsődleges, legősibb jelensége. Az őstársulástani kutatások synbiológiai szemléleten nyugszanak, szemben az idiobiológiai beállítottságú őslénytani fajmeghatározásokkal. Lényegesen szélesebb alapot is kívánnak, ha a sokrétű vonatkozásban vizsgálható őstársulások és azok meghatározott együttesének az életközösségnek rétegtani szerepe megismerésére törekszünk. Az őslélettáji jelenségek, tényezők kutatása a társulástan mindazon fogalmait átveheti, részben módszeres eljárásait alkalmazhatja, melyek a földtani tényekkel összeegyeztethetők. Az egységes vizsgálati módszer kialakulása elsősorban az alapfogalmak tisztázását, a megfelelő gyakorlati eljárások kidolgozását, a speciális szempontok összhangba hozását kívánja meg. Ezt nyomatékosan hangsúlyoznom kell, amikor az érdeklődők figyelmébe ajánlom az őstársulástani kutatásokba való bevezetőmet.



## I.

## A FOSSZILIS-ASSZOCIÁCIÓ KIALAKULÁSA ÉS ELHATÁROLÁSA

A földtani időben is, a fajok társulása éppen olyan ősi, egyszerű tény volt, mint maga az egyén (faj), a múlt biológiájának sok vonatkozásban elemezhető tárgya. A fajok az őselejtérben valamely társulás tagjaiként jelentek meg és egész életükön át egymástól és a környezet megszabta viszonyoktól függtek. Az őstársulástani alapegység az *őstársulás* (palaeoasszociáció) alatta meghatározott összetételű, növény és állatfajaiban állandó, szabályosan megismétlődhetett szervezetet értünk; azonos környezeti hatásokra egységes életfeltételekkel és megjelenéssel. Az elméletileg így meghatározható őstársulás, teljes összetételében meg nem ismerhető, mert a társulásban egykor résztvett fajok jelentékeny hányada, az üledékképződés folyamán már a sírközösség kialakulása előtt nyom nélkül elpusztult, a többiek közül pedig csak a diagenetikus folyamatokkal szemben ellentállóak maradtak meg, kövesedésre alkalmas szervezeteikben. Az őstársulás (palaeoasszociáció) és a ma élő társulás (asszociáció) fogalmi köre lényegében fedi egymást, de gyakorlatilag az előbbi, a maga teljességében a kutatás közvetlen tárgya nem lehet. Teljes értékű őstársulás tehát nem vizsgálható és ezzel a földtani adottságokban rejlő ténnyel mindig számolnunk kell. Az őstársulásnak csak hiányos maradványa őrződött meg az üledékekben (kőzetben) és azt *fosszilizársulás* (fossilis-asszociáció)-nak nevezem, *alatta az őselejtéri fajoknak a synökológiai kapcsolatokat mindig genetikai összefüggésben megőrző, az eredeti sírközösségből származó együttesét értjük.* A fosszilis társulás összetételét, szerkezetét, végeredményben a szociális értékét, egyedül csak az üledékből és kövület állományából, a genetikai összefüggések megismerésével határozhatjuk meg. Az őstársulástani jelenségekre és azokat befolyásoló életmódtani viszonyokra, mindig csak viszonylagos értékű maradványokból következtethetünk, ez az adottság egyúttal az őstársulástani kutatások feladatát és módszerét is megszabja. Az őselejtéremódtani viszonyoknak az üledékből még meghatározható nyomait kell előbb vizsgálnunk, hogy a fosszilis-állomány társulási értékét meghatározhassuk és csak azután térhetünk át a fosszilizársulás elemzésére, a megállapított analitikus és szintetikus jellemvonások alapján a rétegtani kiértékelésre. A fosszilizársulás felvétele: *minőségi* (kvalitatív) és *mennyiségi* (kvantitatív) *elemzés*-re tagolódik; az előbbi keretében az üledék- (kőzet)-réteg fizikai szerkezetéből, kémiai összetételéből és rétegtani helyzetéből indulunk ki, párhuzamosan a flóra-fauna elemek rendszertani, települési és megtartási módjának meghatározásával, az utóbbiban a fajok tömeg viszonyait, az állandóság és hűség fokozatokban pedig a fajok társulási szerepét állapítjuk meg.

A fosszilizársulás felvételét a vizsgálatok speciális igényeit kielégítő anyaggyűjtéssel kell biztosítanunk. A szálban álló, málladékoktól stb. gondosan megtisztított rétegeknek, mindig azonos térfogatú vagy súlyú tömegét gyűjtjük



be és dolgozzuk fel. Az üledék rétegződésének, településének pontos megállapítása nélkülözhetetlen a fosszilizárulás vagy az alatti egységek térbeli helyzetének meghatározásánál. Az időszakos változásoknak és a fáciesek kifejlődése szempontjából pedig még a mikrorétegzés módozatainak megállapítása fontos. Mindezek kutatása csak monolit kitermeléssel érhető el (1.—3. ábra).



1. ábra. *Balatonakarattyá*. A strand megeetti csuszamlással feltárt felső pannociai üledékek. A monolit gyűjtőhelye.

A szerkezetében és településében elhatárolt egyes rétegeknek, lehetőleg minél több pontján kell vizsgálati anyagot gyűjtenünk, hogy a tárulás elemzése során megfelelő értékeket kaphassunk és a szintetikus jellemvonások reális értékfokozatait megállapíthassuk. Ezzel a különböző irányú összehasonlításokat is lehetővé tesszük. Célszerű eljárást követünk akkor, ha ugyanazon üledék-rétegnek a lehetőség szerint minél több feltárásában gyűjtünk, s egy rétegnek legalább a felső- és alsó elválasztólapja mentén, valamint a középső részéből is veszünk anyagot. A fosszilizárulásnak lokális és regionális szerepét mérle-



gelve, arra a megfontolásra jutunk, hogy a szerkezetét, összetételét és térbeli helyzetét, az üledékréteg települési viszonyai miatt is csak hozzávetőlegesen határozhatjuk meg. A vázoltak szem előtt tartásával végzett gyűjtéseink alapján már az asszociáció individuum vagy állomány meghatározását végezhetjük. Monolit kitermeléssel azonban a rétegsor anyagát folytatólagosan és eredeti



2. ábra. Balatonakarattya. A monolitok kidolgozása és pH-mérés. Előtérben a Kühn-féle reakcióméter

vastagságban kapjuk, a társulástani vizsgálatok szempontjából kétségtelenül a legeredményesebb eljárással. A szelvényben a rétegek minden egyes gyűjtési pontján, az üledék  $cH$  viszonyainak jelzőit a  $pH$  értékeket a helyszínen kell megállapítanunk. (Kühn-féle kolorimetrikus eljárással kielégítő értékeket kapunk, 1930.). Az állomány társulási értékének és életmódtani jellegének mérlegelésénél, a nélkülözhetetlen  $pH$ -érték meghatározások helyszíni kiviteléről már az okból sem mondhatunk le, mert később a szállítás, zsugorodás, bomlás stb. miatt, egyik-másik rétegben az lehetlenné válik és így a  $cH$  viszo-



nyokról csak hiányos képet alkothatunk. Az üledékréteg gyűjtési pontjai szerint vett anyagból, egységesen 100 g-t dolgozunk fel és arra vonatkoztatva állapítjuk meg a fajok (egyedek) analitikus és szintétikus jellemvonásait számszerű értékfokozatokban. A különböző irányú összehasonlítások érdekében, a kvantitatív elemzés értékeinek realitását, a gyűjtési pontok számának foko-



3. ábra. Balatonakarattya. A kidolgozott és elszállításra kész monolit.

zásával csak emelhetjük. A feltárásban az egyes rétegeknek a kifejlődés és település szerint is legalkalmasabb, de minimálisan tíz, egymástól arányos távolságban kijelölt szelvényében kell gyűjtenünk, hogy összehasonlítás alapján biztosíthassuk az előforduló fajok (egyedek) ökológiai és társulási jellegének megállapíthatását. Ha egy üledékréteg összes szelvényeiben a fajok azonos ökológiai jellegűek, akkor azok együttese egy *állomány-* (asszociáció-individuum)-t képvisel, mely a fosszilizistársulás konvencionálisan meghatározható része, a kvantitatív elemzés tárgya. Az állomány összetételére az állandó és



a társuláshoz hű fajok igen jellemzőek, melyeknek száma azonban a szóródás foka szerint is változó lehet. Minél homogénebb az állományok összetétele, annál valószínűbb az asszociációs eredet, ha egyben az ökológiai jellegük is azonos. A sírközösségi eredeti szóródás lényegesen megváltozhatik, még inkább az ebből eredő kövület állományé. Szerkezeti változások, főleg dinamikai (csuszamlás, áramlás, elszállítás stb.) hatások az eredeti betemetődési formát fedhették vagy teljesen átalakították. Az üledékréteg azonos összetételű állományai egy állomány-típusba sorolhatók, ha azokban ugyanazon állandó (konstans)-fajok fordulnak elő. Végeredményben az állományokból, még inkább az állománytípusokból, a fajok azonos ökológiai jellege mellett, az üledék fosszília készletének társulási értékére és abból a fosszilitársulásnak, mint őstársulástani egységnek az összetételére, szerkezetére, elterjedésére következtethetünk és így hozzávetőlegesen elhatárolását megkísérélhetjük. Kétségtelen, hogy az üledékréteg településének, helyzetének, kiterjedésének, a rétegek egymásközi viszonyának, a települési zavaroknak megállapításával kell előbb megteremtteni azt a biztos alapot, amelyen az asszociációs felvétel, ezen pedig az asszociáció elhatárolása, térbeli szerepének megismerése nyugodhat. *Egy fajöltő alatt ugyanis rétegösszletek keletkezhetnek és e folyamatokat a faj a maga fejlődéstörténetében túlélheti, viszont a társulás élettartama az üledékréteg képződésének és az élettéri kölcsönös összefüggéseknek a megszűntéig terjed.* Az átalakító tényezők tartós érvényesülésére megindul a társulás szerkezetének az átalakulása. Fajok elvándorolnak, vagy kipusztulnak, helyükbe idegen elemek társulnak, esetleg autoreguláció útján a biocönotikai-egyensúly bizonyos időre helyreállhat, de végül is a társulás sorsa beteljesedik, teljesen megszűnik. A rétegződés és a flóra-fauna csak időrendi megállapítást tesz lehetővé, az élettéri jelenségek történeti folyamatosságát végeredményben az üledék jellegeinek (a környezeti abiogén tényezők!) és az asszociáció életmódtani sajátosságainak összesítéséből adódó kifejlődésből határozhatjuk meg. Egy társulás élettartama alatt az egyidejűleg keletkezett, többé-kevésbé eltérő fáciesek (heteropikus fácies) egymással kölcsönös összefüggésben vannak, egymást kiegészítik. A fáciesviszonosság (fácies korreláció) törvényszerűségében nyilvánul meg az, minek értelmében a kifejlődés folytonossága szükségszerűen azt eredményezi, hogy azonos környezeti viszonyok és folytatódó üledékképződés esetén, csak a térben egymás mellett fekvő fáciesek következhetnek egymásra. A fácies változás lokális, az asszociáció átalakulása vagy teljes megszűnése inkább regionális jellegű, s többnyire a klíma megváltozásával függ össze. A földtanilag értelmezett különböző idejű, de azonos (izopikus-) fáciesek, egy asszociáció fejlődéstörténete folyamán nem alakulhatott ki.

A fosszilitársulás elhatárolásánál nemcsak a kvantitatív elemeléssel megállapítható analitikus és szintétikus jellemvonásokat mérlegeljük, hanem azok szerves kiegészítéseként foglalkoznunk kell a társulás és az alatti egységek tér és időbeli körülményeivel (összetétel, megoszlás, település stb.) kapcsolat-



ban az üledékrétegnek a társulás élettartama alatti kialakulásával. Mielőtt erre rátérnénk, szükséges előbb legalább nagy vonásokban felvázolnunk azokat a folyamatokat, amelyek az őslétközösség érdekerületében az élettájban (biotop) az őstársulást, illetőleg genetikus összefüggésű maradványának, a fosszilizástársulásnak ökológiai jellegeit meghatározták.

Az *ősélettáj* (palaeobiotop) mint az azonos ökológiai jellegű, de különböző társulások érdekerületeinek foglalata, nem egyszerűen éghajlati tulajdonságaival jellemezhető ősföldrajzi térség, hanem a Föld felszínének a környezet és a benépesítő társulások kölcsönhatásaiban megnyilvánuló összefüggésekkel egységesen, térben és időben szinbiológiailag szemlélt része. Nézetünk szerint az életközösséghez és a társuláshoz tartozó érdekerület között határozott különbséget kell tenni. Azon a területen ugyanis, amelyen az asszociáció kialakult, inkább a lokális viszonyok érvényesültek és az asszociáció sajátos szukcessziókban változhatott, tehát kisebb területet jelent, mint a különböző asszociációkat magában foglaló, többé-kevésbé eltérő szerkezetű geológiai reliefen és makroklima hatások alatt keletkezett élőközösség élettája. Az asszociáció érdekerületét *asszociációstér*-nek, az élőközösségét *élettáj* (biotop)-nak nevezzük. A fajnak (egyéneinek) előfordulási- v. lelőhelyük van, amely azonos lehet az asszociációstérrel, de kiterjedhet az egész élettájra. Ugyanaz a faj különböző társulásoknak, esetleg biocönózisoknak lehet a tagja, de mindig más és más társulási értékkel és ökológiai jelleggel. Az érdekerület kiterjedését az egyén faji alkata (konstitúció), alkalmazkodó képessége (plaszticitás), környezeti életrevalósága (ökológiai valencia), tűrés határai (tolerancia), mozgékonytsága (vagilitás), táplálék igénye, törzsfajlódástani sajátossága és geológiai multja szabják meg. Az asszociáció összetételét, szervezetét és az érdekerülete kihasználását, a társuló fajok egyéneinek főleg a plaszticitása és a faji konstitúciója dönti el, s teszi lehetővé a különböző környezeti viszonyokhoz való alkalmazkodást, az élettéri optimumtól egy bizonyos alsó határig. A társuló fajokat az egyének specifikus alkatával kifejezhető teljesítmény is jellemez, mely annyira sajátos lehet a különböző fajok szerint, hogy a társulásban, mint ökológiai kihatás érvényesülhet. A fajoknak tehát az asszociációstérbe való beilleszkedését, alkalmazkodását adott környezeti viszonyok között, elsősorban a faji konstitúció teszi lehetővé.

Az őslélettáj különböző asszociációstereinek benépesedése és kihasználása módozatai, az alapfeltételek tekintetében a jelenkoriakhoz hasonlóak lehettek. A földtörténeti idő folyamán a társulások, vagy az azokat befogadó életközösség érdekerületei ismételt változásokon mehetek át, elsősorban a benépesedés módozataira nézve. Az őslélettáji kutatásnak *Abel* (1942) szerint három alapvető problémával: az élettáj korával, kihasználása fokával és az állatvilág fejlődéstörténetével kell foglalkoznia. A kormeghatározásnál azonban nem követhető a biosztratigráfia módszere, mely főleg az állatfajok (faunák) vagy azokat képviselő egyének (vezető alakok) őslénytani értékelésével, tehát kizárólagosan



idiobiológiai szemléleten nyugvó vizsgálattal állapítja meg az egyes idő és térbeli életszakaszokat. A földtörténet folyamán az egymást felváltó élettájokban, a fajok és az asszociációk törzsfeljlődése igen eltérő lehetett, de azokban is a környezet biogén és abiogén tényezői, az életlehetőségek kihasználása, a létérti küzdelem és a társulási erők döntően érvényesültek. A változatos életfeltételeket biztosító élettájban nemcsak az átvándorlásra nyíltak kedvező lehetőségek, hanem megfelelő körülmények között alkalmassá válhattak új fajok (*Abel*-nél »törzs«) szülőhelyeül, mint azok az élettájok, amelyeknek egyoldalú életlehetőségeihez kellett a fajoknak nemzedékeken át alkalmazkodniok. A nagymértékű egyoldalú alkalmazkodás kényszerére, a közösségi élet lehetőségei könnyen megszűnhettek, még abban az esetben is, ha az életfeltételekben csak kismértékű zavar lépett fel. Az élőközösség tagjai és közvetlen környezetük egymásra kölcsönös hatásokat gyakoroltak, a közben érvényesülő összefüggések a biocönózis tagjainak összességében egyensúlyi állapotot (biocönotikai egyensúly) hoztak létre, mihez képest kisebb-nagyobb fokú ingadozások végbemehettek. A biocönózis lényeges tulajdonsága még az önszabályozó képesség (autoreguláció), amely zavarok esetén az egyensúlyt ismét helyre állíthatta. Az életközösség tehát nem egyszerű egymásmelletti élés (coexistencia) volt, hanem magasabbrendű életegység, organizmus, melynek alkati szerkezetében, összességélettani (synphysiologia) benső kapcsolataiban, egyensúlyi állapotában és önszabályozó képességében alapvető sajátosságok mutatkoztak. Különböző életviszonyok válogatták meg és határozták meg a társuló fajoknak a maximális számát, amelyek a környezethez alkalmazkodni tudtak (epharmoniasok), vagy bevándorlottak és az új környezetükbe betudtak illeszkedni. Az őseletközösség is mindig különböző biocönotikai értékű tagokból, asszociációkból tevődött össze.

Az ökológiai tényezőknek kétségtelenül döntő szerepe a társulások kialakulásában, megmaradásában és átalakulásában, a földtani igényeket is kielégítő részletkutatásokat kíván. Ezekről várhatjuk az ősszociációk életfolyamatának megismerését, amely a nyers területek benépesedésétől (kezdeti stádium), majd átmenetekkel a szerveződés legmagasabb fokára (kulminációs stádium) vezet, mely az egyre fokozódó leromlási jelenségekkel a befejező (terminális) stádiumnak ad helyet, s ez egyúttal az asszociáció végét jelenti. A társulás teljesen kipusztul vagy autoregulációval újra szerveződik, ami többszörösen megismétlődhetik (szukcesszió). Az ökológiai, főleg az edefikus és mikroklíma viszonyokat és összefüggéseket maguk a társulások is megváltoztathatják a magasabbrendű életfolyamatok érdekében, de azzal a maguk számára az életlehetőségeket mind kedvezőtlenebbé teszik. Minden élettájban tehát többnyire csak addig tartott a szerveződés, a fejlődés, míg a makroklimának is megfelelő fajtársulás létrejött.

A fosszilizártársulás összetételére, szerkezetére, keletkezésére, kifejlődésére és rétegtani szerepére vonatkozó kutatások problémái, a földtani adottságok



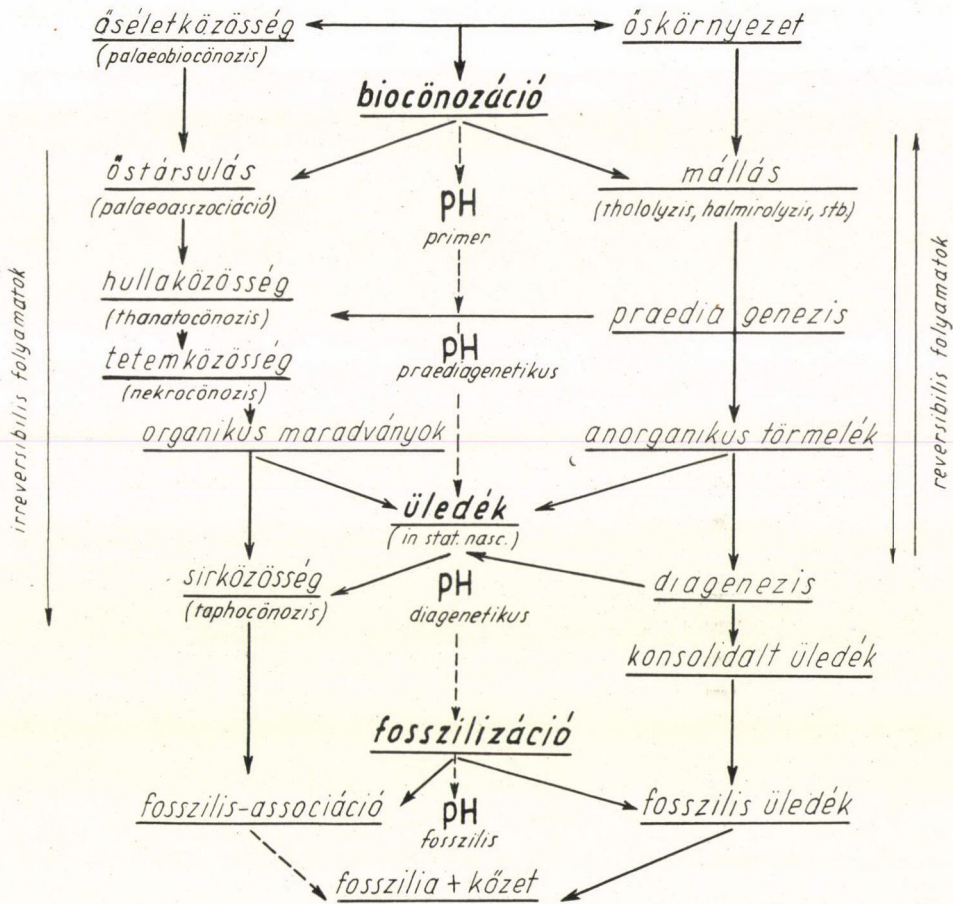
szerint három irányban vezetnek. Az első vizsgálati körben az üledékréteg összetételének, szerkezetének és településének tisztázásával párhuzamosan, azokat a genetikus környezeti összefüggéseket ismerhetjük meg, amelyek a fosszilisasszociáció társulási értékét megszabták és kifejlődésére következtetni engednek. A második vizsgálati körben a társult fajok mennyiségi (kvantitatív) számértékeinek megállapításával, a fosszilisasszociáció analitikus és szintetikus jellemvonásait határozzuk meg és azok alapján az őssasszociáció elhatárolását, szervezetének rekonstruálását megkísérelhetjük. Az így elért eredmények egységes synbiológiai szemléletben való összeegyeztetésével, a harmadik vizsgálati körben a fosszilitársulás rétegtani értékeléséhez teremtünk reális alapot.

Az üledékképződés és az asszociáció kialakulása folyamán, az ősélettéri synbiológiai mozgalmakban elsősorban a koncentrációs viszonyok, az életciklusban nagy szerepet játszó  $CO_2$ , az oxigéndeficit, általában pedig a ciklikus és diszperz elemek migrációját meghatározó folyamatok gyakoroltak döntő befolyást. Az üledékképződés folyamán a taphocönózisból eredő fossziliaállomány nem lehet azonos az eredeti asszociációtéri társulással, hanem annak csak a megkövesedésre alkalmas töredékével, ha kifejlődésében az üledékkel együtt genetikus környezeti összefüggéseket őrzött meg. Minél jobban hatunk be e kérdések mérlegelésébe, annál inkább arra a meggyőződésre juthatunk, hogy bár sok esetben rendkívül bonyolult jelenségekkel állunk szemben, bizonyos esetekben nagy valószínűséggel az üledék kövületkészletét, mint az őstársulásból eredő »fosszilisasszociáció«-t határozhatjuk meg. Az eddigi vizsgálataim során ugyanis arról győződtem meg, hogy a fauna kvantitatív faunaszámai, az üledék  $pH$ -érték ingadozásai és a karbonátok (főleg a  $CaCO_3$ ) mennyisége között benső összefüggések állapíthatók meg, akkor a fauna elemei valamely őstársulás maradékának tekinthető. Ebben az értelemben *fosszilitársulás* (fosszilisasszociáció)-ról szólhatunk, amely nem egyéb, mint az *ősélettéri társulás maradványa, mely az állandó és a társuláshoz hű karakterfajok együttesében társuláskörnyezeti (synökológiai) hatásokat megőrző, biocönológiai összefüggéseiben elemezhető és kiértékelhető*. Reális tehát annak a feltevése, hogy az ősélettérben végbement üledékképződés folyamatai és az asszociáció igen bonyolult életvegytani akciói között, benső életközösségtani összefüggések érvényesültek és maradtak meg. A fosszilis üledékből és kövület készletéből ezek az összefüggések csak akkor állapíthatók meg, ha a flóra-fauna elemeinek mennyiségi és minőségi megváltozása, genetikus kapcsolatban van az üledék kémiai viszonyainak módosulásával. A geológiai multban is, az egymást felváltó társulások szervezeti és életmódtani sajátosságainak megfelelően, de mindig egymástól eltérően hatottak az üledékképződésre. Az üledékképződésnek, mint döntőfontosságú környezeti tényezőnek lényeges és tartós megváltozása, viszont a társulás életfolyamataira gyakorolt átformáló hatást, végeredményben pedig a taphocönózisból eredő fosszilitársulás összetételére és diszperziójára.



Az üledéknek synbiológiai értékelése nemcsak közettani jellegén nyugodhat, hanem inkább azoknak a változásoknak a megismerésén, amelyek a betemetődés alkalmával, majd a taphocönózis kialakulásával és az üledék megszilárdulásával, azután pedig a diagenesis-fossilizáció folyamataival genetikai összefüggésben nyomonozhatók. *Quenstedt, Wasmund* rámutattak arra, hogy az anorganikus körforgalomnak az életfolyamatokkal érintett szakasza, a természet háztartásában nagy fontossággal bír, ha azt az elmúlt idők hulla-tetem-háztartásának forrásául tekintjük. *Wasmund* (1929) szerint az élőközösségek élettéri zárt egybefűzéséhez bizonyos fizikai-kémiai feltételek szükségesek, a társaságok kialakulásánál az uralkodó mechanikai, fizikai-kémiai, keletkezési és megtartási feltételek a döntők, míg a vitális feltételek csak mint történeti tényezők hatnak anélkül, hogy viszont thanatocönózist eredményeznének. *Steinecke* (1927) a nekrocönózis fogalmát a tőzeg-szintekben elterjedt mikro-fossilia-társaságokra alkalmazva vezette be és a »nekro-synusium«-ból következtetett az egykori tartózkodási helyre és maradványaira. Általában a társulástani nevezékeket alkalmazza. *Steinecke* szerint a nekrocönózis azonos a thanatocönózissal, bár a kettő között lényeges különbség van. A thanatocönózis a halálbani közösséget, nem halálbani társulást, míg a nekrocönózis a tetemek társaságát, közösségét jelenti. Hasonlóan a biocönózis sem az élők közösségét, hanem életbeni összefüggő társulásokat jelent. Az életbeni közösségből, illetőleg annak környezeti spektrumára visszavezetni az életteret és ez alapon levezetni a biocönózist, a gyakran bizonytalan nekrotopban felhalmozódott tetemek kvantitatív és kvalitatív megoszlását tekintve, a fejlődéstani vonatkozások nélkül megnyugtatóan keresztül nem vihető. A végleges szedimentációig a tetemek sokféle élettani, dinamikai és diagenetikai folyamatokon mentek át, amelyek a fajok társulástani összefüggéseit már a nekrocönózisban megváltoztathatták. A biocönózis és nekrocönózis közötti időben tehát a betemetődés folyamatai mentek végbe, az üledék konszolidálódásától már a végleges betemetődést számíthatjuk, anélkül azonban, hogy éles határt szabhatnánk, tekintettel a praediagenetikus folyamatokra. A fossilizáció kezdete már egybeesett az élőállomány és a környezet kölcsönhatásainak a megszűntével. *Ha az életterben így végbemenő reverzibilis és irreverzibilis folyamatok változásaiban feltételezhető genetikai kapcsolatok megmaradnak, úgy a kőzet végleges kialakulásáig, valamint a tetemek végleges betemetődéséig, akkor a fosszilis üledék kövület készletét az eredeti biocönózisból származó, taphocönózisban lévő asszociációs maradványnak, a befogadó üledékkal együtt pedig synökológiai folyamatok tanúinak tekintjük.* (I. táblázat). A taphocönózisban a fajoknak inkább a belső (individuális) megtartási képessége jut kifejezésre, míg a nekrocönózisban ahhoz a külső okoktól függő, a taphocönózisban pedig a végleges betemetődésre, majd a fossilizálódásra vezető agenciák csatlakoznak. Az asszociációstér, hullatér, tetemtér és a végleges betemetődés sírterének folytonossága, földtani szempontból további megfontolást igényel, az itt jelentkező bizonytalan fogalmak





I. táblázat.

Fossilis-asszociáció kialakulása egy hydrobiotop biocönotikus folyamataiban

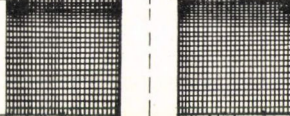
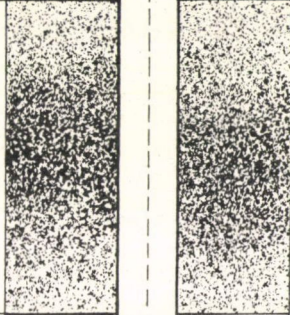
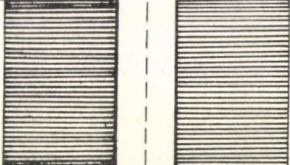


## II. táblázat

Élettéri jelenségek összefüggései a fosszilis-asszociáció kialakulásáig

I. Oxidációs zóna	II. Redukciós-zóna			III. Diagenetikus-zóna	IV. Fosszilizációs-zóna
Élettér, élettáj (biotóp), asszociációs-tér	aktuális-	szubaktuális-	biológiailag stabilizált-	s írtér — taphotop	fosszilizációs-tér
	szakasz				
Élő állapot	részben élettér, biotóp (asszociációs-tér)	hullatér (thanatotop)	tetemtér (nekrotop)	halott → szubfosszil állapot	kövesedés (fosszilizálódás) állapota
	élő halott állapot				
Élethközösség (biocönózis) társulások (asszociációk) szerveződése	aerobaktériumok erős aktivitása, intenzív átalakulás	sulfatreducensek, fehérje és cellulóze bontás csökkenése	mikroorganizmusok aktivitásának erős csökkenése	praefosszilizációs folyamatok üledék megszilárdulása (konszolidált üledék)	fosszilis üledék, -kőzet, kövület állomány, ősasszociációs maradványok
	üledék in stat. nasc.		primer üledék		fosszilis-asszociáció kialakulása
	sötét, koprogén dús iszapok, kénhidrogén SO <sub>3</sub> , S, CO <sub>4</sub> stb.	sötét, morzsás iszapok (gyttja) humusz-komplex. stb.	gyakran morzsás üledék (gyttja, tőzeg stb.)	s írközösség — taphocönózis a fosszilizálódásra alkalmas szervezetek végleges betemetődése	
hullaközösség — thanatocönózis tetemközösség — nekrocönózis felhalmozódása					rögzítődési-, elszállítási folyamatok, mállás, thololysis, halmirolysis stb.
Biocönotikus megjelenési forma	részben biocönotikus, majd thanatocönotikus — nekrocönotikus megjelenési formák kialakulása			taphocönotikus megjelenési forma	fosszilis megjelenési forma
Ősasszociáció — palaeoasszociáció →					Fosszilis-asszociáció



Réteg	PH változás	Gyűjtési szelvény (monolit)	Az ősszociáció fejlődésmenete	
felső-szint	PH=9.6 PH=8.7		terminális-stádium	kipusztulás, leromlás fokozódása leromlás kezdete
középső-szint	PH=8.2		szerveződési fázis Kulminációs-stádium	
alsó-szint	PH=8.0 PH=7.6			

4. ábra

Az ősszociáció kialakulása és tagolódása egy organizációs fázisban.

lehető kiküszöbölésére. A nekrocönózis részben a *Quenstedt* (1927) szerinti taphocönózis fogalmával azonosítható. A nekrocönózisnak különösen *Wüst* (1910) szerinti értelmezése is erre figyelmeztet, amennyiben alatta fosszilis biocönózist ért, közelebbi meghatározás nélkül. Az élettáji erők működésének, a folyamatok szükségszerű kapcsolatának, egymásrakövetkezésének szemelölt tartásával, fejlődéstörténeti vonatkozásban kell mérlegelni azt, hogy a halál pillanatától a végleges betemetődésig, majd a diagenizálódás-fosszilizálódás útján oly folyamat ment végbe, ami alatt a hulla felbomlása, majd a vázmaradványai és kövesedésre alkalmas részek elhelyezkedése az élettáji diszperzióhoz képest, lényeges eltolódásokat mutathat. *Petersen* (1926), *Hagmaier* (1926), *Sernow* (1927), *Kisselewitsvh* (1927), *Ekman* (1935), *Lundbeck* (1926) és másoknak a recens synusiumokra alkalmazott módszeres eljárásaikból meríthetünk irányítást, *Steinecke* »nekrosynusium«-jának, hasonlóan pedig a többi fosszilis asszociáció alatti egységek tér és időbeli szerepének megítéléséhez. A betelepülési jelenségek, formák itt is fontos tájékoztatót adhatnak a fosszilizálódás diszperziós és kvantum viszonyairól. Ez irányú törekvéseink azonban csak viszonylagos eredményekhez vezethetnek, mert már a taphocönózisban, még inkább



a fosszilis társulásban jelentős számban és véglegesen kimaradtak mindazok az asszociációs elemek (a többség !), amelyek faji konstitúciójuk következtében kövesedésre alkalmatlanok voltak.

Az asszociációs elemeknek celluláris felbomlásától a fosszilizálódás megindulásáig végbemenő folyamatoknak egyes szakaszait az anorganikus anyagforgalomban (üledékképződés), táblázatos összefoglalásban adjuk (II. táblázat). A fosszilisasszociációra tehát társulástani szempontból végeredményben annak a megállapíthatása a fontos, hogy a társulásoknak a különböző folyamatokon átment maradványai, a megfelelő stádiumokban érvényesült életfeltételeknek a nyomait, az üledékekkel együtt genetikusan összefüggésekben őrizték-e meg. A fosszilisasszociáció elemei az üledékképződés folyamán kialakult rétegződésnek megfelelő települést mutatnak, vagy a sírtérben kialakult eredeti viszonyokhoz képest szóródásuk eltérő lehet. Az üledékréteg határlapjai egyúttal a társulásban is bekövetkezett lényeges változásokat jeleznek. Az állományok összetételében e változások, az üledékrétegnek többnyire az alsó szakaszában mutatkoznak határozottabban. Ha a rétegződés legalább is a sírtér végleges kialakulásáig érvényesült folyamatokkal genetikusan összefüggésben, folytonosságban alakult ki, akkor az egy asszociáció szerveződésének megfelelő rétegben három szint : *alsó- v. kezdetiszint*, *középsőszint* és *felső- v. befejezőszint* különböztethető meg. Az üledékréteg alsószintjében az asszociáció keletkezésével, fejlődése megindulásával kapcsolatos tényezők hatásainak a nyomai kereshetők ; a szerveződés fázisában e szintnek az *iniciális-stádium* felel meg. Átmeneti változások a középsőszintbe vezetnek, ahol az asszociációs elemek faji konstitúciójának teljes érvényesülése, a legmagasabb fokú szerveződés (klimax) folyamatai rögzíthetők, a *kulminációs-stádium*-beli nyomokban. A környezeti viszonyok megváltozása az asszociáció leromlását indították meg, mire egyes elemek az asszociációstérből kivándoroltak, vagy teljesen kipusztultak. A kedvezőtlen viszonyok fokozódásával, vagy hirtelen beállásával a biocönotikai egyensúly felbomlott, de a leromlást előidéző okok megszűntével az újra helyreállhatott (autoreguláció). Az élettéri kedvezőtlen viszonyok állandósulásával azonban a leromlás teljessé vált, az asszociáció kipusztult. A felsőszintben tehát a leromlások, a kipusztulás nyomai, a szerveződés befejező *terminális-stádium*-ában végbement folyamatok hatásai észlelhetők. Az *ősasszociáció* is egy vagy ismételt reorganizációval fejlődhetett, az egymásra következő szintekben az életfolyamatok és az üledékképződés között mindig érvényesülő összefüggésekben. Az üledékrétegnek a reorganizációs fázisok menetével (szukcesszió) kapcsolatba hozható ideális tagozódása csak akkor fejlődhetett ki, ha az évi rétegződés, az aszpektusok változásainak a hatásai genetikusan és folyamatos összefüggésben alakultak ki, s a fosszilizálódás alatt is megmaradtak (4.—5. ábra).

Az üledékréteg egy szintjében a társulási egységek legkisebbikének a *synusium*-nak, vagy a közel rokon *synusium*oknak érdekerületi alakulásai rögzíthetők. A *synusium* asszociáció alatti egység, mely mindig azonos



Réteg csoport		PH változás	Gyűjtési szelvény (monolitok)		A ősasszociáció fejlődés menete		
3. réteg	felső-szint	PH=5 <sup>0</sup>			3. szerveződési fázis	3. terminál. stád.	Kipusztulás, leromlás végső állapota
	középső-szint	PH=8 <sup>0</sup>				3. kulm. st.	rovid idejű, hanyatló kulmináció, biocönotikai-egyensúly teljes felbomlása
	alsó-szint	PH=7 <sup>8</sup>				2. reorg. st.	újraszerveződés
2. réteg	felső-szint	PH=5 <sup>3</sup>			2. szerveződési fázis	2. terminál. stád.	leromlási jelenségek, biocönotikai-egyensúly megváltozása, újraszerveződés lehetőségével
	középső-szint	PH=8 <sup>2</sup>				2. kulminációs stádium	asszociációs szerveződés legmagasabb foka, tökéletes alkalmazkodás, biocönotikai-egyensúly
	alsó-szint	PH=7 <sup>8</sup>				1. reorg. stád.	újraszerveződés
1. réteg	felső-szint	PH=6 <sup>2</sup>			1. szerveződési fázis	1. terminál. stád.	átmeneti leromlás, biocönotikai-egyensúly ideiglenes megváltozása
	középső-szint	PH=8 <sup>0</sup>				1. kulminációs stádium	asszociációs szerveződés magas foka, labilis biocönotikai-egyensúly
	alsó-szint	PH=7 <sup>8</sup>				1. iniciais stádium	átmenetek, asszociációs szerveződés kezdete

5. ábra

Az ősasszociáció ismétlődő organizáció és reorganizáció folyamán kialakult változásai.

ökológiai igényű fajok foglalata, egységes megjelenésű összessége. Egyetlen társulásban az üledékréteg szintjei szerint több synusium alakulhatott ki, más társulásban esetleg ugyanazok a fajok eltérő kombinációjával. Az őstársulás fejlődés menetében történt változások mérlegelésénél, a synusiumok összetétele és települése értékes útmutatást adhatnak. A synusiumok szintek szerinti szerepének tisztázására, az üledékrétegződés részletekbe menő vizsgálatát igényli (monolitokban!). A synusiumnál nagyobb értékű asszociáció alatti egységek: a szubasszociáció, szociáció, és a fácies önálló megjelenésében határozhatók meg a fosszilis társulás keretében.

A fosszilis-szubasszociáció olyan társulás alatti egység, amely ugyan többé-kevésbé eltérő állományokból tevődhetett össze, de mindig differen-



ciális fajok alapján különítjük el a társulástól. A szubasszociáció jellegét a társuláshoz hű karakterfajok szerepe adja meg. A szubasszociációra jellemző e fajokat *differentiális-fajok*-nak nevezik. Ugyanazon asszociáció típusba tartozó szubasszociációkat a differentiális-fajok és az állandó fajok jelenléte vagy a hiánya különbözteti meg, lényegében azonos összetétel és rokon ökológiai jellegek kíséretében. A szubasszociáció összetételére jellemző még, hogy az üledékréteg szintjeiben előforduló synusiumok nem homogének; a differentiális fajok többnyire csak az alsószintben azonosak.

A *fosszilis-szociáció* oly társulás alatti egység, melynek összetétele az üledékképződésnek egy genetikailag összefüggő rétegsorában előforduló különböző synusiumok homogenitásával jellemezhető és bennük ugyanazon konstansfajok dominálnak. A szociációnak ez a meghatározása nem felel meg a recens társulásra vonatkozóval, mert nem térbeli, hanem időbeli szintekre, illetőleg rétegekre vonatkozik.

A *fosszilis-fácies* oly társulás alatti egység, mely lokális talaj (edafikus) és a mikroklíma viszonyokkal benső kapcsolatban alakult ki, azok függvénye. A fácies összetételére a fajok gyakoriság (abundancia) és a szóródás (diszperzió) értékfokozatai jellemzők, vagy egy különben alárendeltebb faj lokális uralkodása. A fácies üledékrétegének rendszerint az alsó (iniciális) és felső (terminális) sávjában egy faj maradványai tömegesen jelentkezhetnek, de ez a jelenség nem azonos a dinamikai, hő, járvány stb. hatások nyomán keletkező kövület felhalmozódásokkal. A lokális klíma- és talajviszonyokra, az egyes synusiumokban más és más faj lehet domináló. A társulástani és a földtani fácies tehát egymástól lényegesen eltérő fogalmak, de mégis részben fedik egymást, mert elhatárolásuk a lokálisan érvényesülő környezeti hatásokra kialakult üledék (kőzet) jellegei és az asszociáció ökológiai jellemvonásai összesítéséből adódó kifejlődésen alapulhat. Célszerűnek tartanám, ha a fácies fogalmát a földtanban is ilyen szűkebb értelemben használnák.

Az asszociációnál magasabbrendű egységek: *asszociáció-komplexus*, *asszociáció-csoport* (federáció) és *asszociáció-sorozat* (series). Az asszociációkomplexus az egymástól független társulások mozaikszerű kapcsolódását jelenti, aránylag kis térben, ahol az életfeltételek állandóan változtak. Az asszociáció-csoport a rokon és többnyire azonos synökológiai jellegű, több közös karakterfajjal bíró társulások összessége. Az asszociáció-sorozat a synökológiailag többnyire egyező asszociáció-csoportok foglalatja. A közös karakterfajokat *sorozat-karakterfajok*-nak nevezik. A rokon asszociáció-sorozatok *asszociáció-osztály*-ba és az osztályok *formáció*-ba egyesíthetők. Az asszociáció feletti egységek tér- és időbeli meghatározása, regionális rétegtani értékelésük az őstársulástan jövő feladata.

A fosszilis üledékréteg települési módján, szinteződésén kívül, kedvező körülmények között az eredeti rétegződésnek jellemző vonásait őrizhette meg. Az üledék sajátos megjelenési formája a *mikrorétegzés*, mely ha az üledék



megszilárdulása folyamán az évi rétegzéssel genetikus kapcsolatban fejlődött ki, akkor nemcsak az üledék keletkezésére utaló fontos bélyegeknél, hanem az ökológiai és társulástani tényezők összefüggéseinek, az asszociáció alatti egységek és az aszpektusok évszakos változásainak felismerését lehetővé teszi. A mikrorétegek sorrendje, települése az élettér lokális biogén és abiogén jelenségek összefüggő hatásainak eredményeként fogható fel. A mikrorétegzés alakja állandó vagy változó, de azonos körülmények között megismétlődhetett. Ugyanazon élettér heteropikus fáciesének mikrorétegzése egymástól független, vagy részben okozati viszonyban álló, de azonos klíma- és reliefviszonyok között fejlődve ki, egymást kiegészítik, korrelációban vannak. Ha a mikrorétegzés kifejlődésében lényeges eltolódások nem jelentkeznek, akkor az élettéri viszonyok változatlanságára következtethetünk; tartós átalakulásoknak pedig nemcsak a fácies, hanem a mikrorétegzés megváltozása is egyenes függvénye. Egy üledékrétegen belül az aszpektusokat, a szerveződés valamely szakaszának kialakulását, befejeződését, vagy az üledékképződés normális menetét megzavaró mechanikus hatásokat átmenetek, változó mikrorétegzések követnek (Nipkow, 1920). Biogén és abiogén mikrorétegzést különböztetünk meg az eredetre tekintettel, az előbbi az évi rétegzésből alakul ki, az utóbbi mechanikus erőhatások vagy kémiai folyamatok stb. eredménye. A mikrorétegzés települési típusainak primér kialakulása és átmenetei, az üledék konszolidálódása szakaszában főleg mechanikai és csak kis részben az életfolyamatok hatására ment végbe. A végleges megszilárdulás, majd a fosszilizálódás útján különböző szekundér változásokat is szenvedhetett. A synökológiai viszonyok és összefüggések kutatása szempontjából azok a mikrorétegzési formák jelentősek, amelyek az üledékképződés folyamán átmeneteikben is, genetikus kapcsolatokat őriztek meg.

A fosszilisasszociáció és az alatti egységek térbeli szerepének megállapításánál tehát, az üledék (kőzet)-réteg szerkezetéből, települési módjából és a rétegeknek egymáshoz viszonyított helyzetéből, mint földtani és öskörnyezeti tényezők összefüggéseiből adódó jelenségekből kell kiindulnunk. A normális kifejlődésű üledékrétegekben, mint arra ismételtelen rámutattam, ha lényeges változásokat nem észlelünk, akkor a fosszilisasszociációnak genetikus összefüggésekben való keletkezésére és környezeti kapcsolataira következtethetünk. Ha ugyanis a lokális klíma és az edafikus viszonyok megváltoztak, azokat elsősorban a fácieseknek, mint a környezeti hatások egyenes függvényeinek az átalakulása követett. Az élettéri ökológiai viszonyok tartós megváltozása az asszociáció átalakulására, vagy teljes leromlására, míg az élettáji regionális vonatkozású tényezők, folyamatok megváltozásával, a biológiai egyensúly felbomlásával, az asszociációk közötti kapcsolatok teljes megszűnésére vezetett. A társulás újraszerveződött, vagy véglegesen kipusztult. Az asszociációstéri biogénfolyamatok hatásainak végleges megszűntével, a taphotop tetem diszperziója és az üledék szerkezetének további sorsára már csak az abiogén dia-



genetikus folyamatok voltak befolyással. Szubfossilizációs jelenségek alakultak ki, előkészítve az üledéket és kövület állományát a végleges fossilizálódás útjára. Ha tehát az élettéri folyamatok a környezeti és földtani adottságok megszabta korrelációs összefüggések viszonylataiban zajlottak le, akkor az üledékek rétegződése és fosszilia diszperziója genetikus megjelenésű. A társulási egységek érdekerületei szerint eltérő taphotopokban érvényesülő diagenetikus folyamatok döntik el tehát a primér rétegződést és a tetem diszperziót; a társulás életfolyamatának változásai (organizációs fázisok) pedig genetikus összefüggésekben rögzíthetők. Az élettájban a társulások és az alatti egységek életfolyamán, a lokális viszonyoknak megfelelően, különböző összetételű és szerkezetű rétegek keletkeztek, de egymással a társulási egységek összetételében és megjelenési módjában mindig benső kapcsolatok megtartásával. Az egymás mellett fekvő különböző rétegekben, a társulási egységek összetartozását végeredményben az állandó (konstans) és a társuláshoz hű (karakter, differenciális-) fajok társulási értéke határozza meg. Mindazok a társulási egységek, amelyekben a különböző üledékrétegek felsőszintjében a konstans és karakterfajok többsége azonos, egy fossilisasszociáció keretébe tartoznak. Ezen az alapon az ősasszociáció térbeli elhatárolása megkísérrelhető, ha a fajkombinációjában a konstans és karakterfajok kvantitatív értéke legalább a 3. fokozatot eléri. *A fossilisasszociáció fajkombinációja végeredményben a legkisebb társulási egységből, a synusiumból állapítható meg. A synusiumoknak a rétegződés kifejlődésével kapcsolatos helyzetük és elhatárolásuk, tekintettel a földtani adottságokra, egyelőre még nyílt kérdésnek tekinthető. Minél élesebben határozhatók el, annál biztosabb lesz a magasabbrendű egységek megismerése, annál jobban közelíthetjük meg azt a célt, hogy a különböző synusiumokban azonos ökológiai igényű fajok összességével, az egész társulás megjelenési formáját felvázolhassuk.* Az ősasszociációban is a synusiumok, mint a legkisebb alkotó egységként szerepeltek, de önállóan is megjelenhettek, sőt önmagukban is társulásokat alkothattak (primitív asszociációk). Az őstársulás tehát a szubasszociáció és fációs keretében, számos egymástól többé-kevésbé eltérő összetételű, de egy egységben mindig azonos ökológiai jellegű fajokból szerveződött. A szubasszociáció és a fációs synusiumjai az üledékréteg felsőszintjében azonosak, a többiben változók lehetnek. A szociáció homogén, mert minden szintben a synusiumjai azonosak. A fációs olykor azonos synusiumokból állhat, (ugyanazon fajok állandóak vagy dominálók). Az állományokból közvetlenül a társulási egység minimareáljában talált fajok összességét (flóra-fauna) ismerhetjük meg. Ökológiai jellegük tisztázásával társulási értéküket és ez alapon a synusiumnak a keretét határozhatjuk meg. Ha a rétegződés (mikrorétegzés) szerint az állományok azonos ökológiai jellegű fajokat tartalmaznak, akkor azok egy synusiumot képviselnek. Az azonos vagy változó synusiumok az üledékréteg szintjei szerinti megjelenésükben, az asszociáció alatti egységek megismeréséhez, végeredményben pedig a fossilisasszociáció elhatárolásához



III. táblázat

Az üledékréteg szintjei			Ősassocziáció az üledékréteg szintjeiben — egy organizációs fázisban					
			Organizációs fázis stádiumai	Asszociáció	Szubasszoc.	Szociáció	Fácies	Synysium »Nekrosynysium«
Felsőszint	terminális stádium	asszociáció kipusztul, leromlás végső folyamatai, fokozódó leromlás	$K_{sp} = K_5$ $F_{sp} = F_5$ $Sp_1 - Sp_{15}$	$F_{sp}$  $Sp_1 - Sp_{10}$	$K_{sp} = K_5$ $Sp = A_5$ $Sp_1 - Sp_{10}$	$Sp_{1-3} = D_3$  $Sp = A_5$	Syn. $Sp_1 - Sp_3$ Syn. $Sp_1 - Sp_5$ Syn. $Sp_1 - Sp_9$	
Középszint	kulminációs stádium	legmagasabb szerveződés,  biocönotikai egyensúly	$K_{sp} = K_{3-5}$ $F_{sp} = F_{3-5}$  $Sp - Sp_{15}$	$K_{sp}$ $F_{sp}$  $Sp_1 - Sp_{10}$	$K_{sp} = K_5$ $Sp = A_5$  $Sp_1 - Sp_{10}$	$Sp \xi = D_5$ $Sp_{1-1} = D_1$  $Sp_1 = A_5$	Syn. $Sp_5 - Sp_{10}$ Syn. $Sp_6 - Sp_{12}$ Syn. $Sp_1 - Sp_{15}$ Syn. $Sp_2 - Sp_{13}$ Syn. $Sp_1 - Sp_{10}$	
Alsószint	iniciális stádium	átmenetek, a szerveződés kezdeté	$K_{sp} = K_{4-5}$ $F_{sp} = F_{4-5}$ $Sp_1 - Sp_{15}$	$K_{sp}$  $Sp_1 - Sp_{10}$	$K_{sp} = K_{4-5}$ $Sp = A_5$ $Sp_1 - Sp_{10}$	$Sp \xi = D_1$ $Sp = A_5$ $Sp - Sp_{10}$	Syn. $Sp_4 - Sp_9$ Syn. $Sp_3 - Sp_8$ Syn. $Sp_1 - Sp_{10}$	
Egy fosszilis-asszociációba tartoznak az üledékréteg azonos összetételű (K és F-fajok!), ökológiájú, fizio- gnómiájú összes állományai  biocönotikai-egyensúlyban.			Konstans ( $K_{3-5}$ ) és Karakter ( $F_{3-5}$ ) fajok,  domináns elemek,  $Sp_{1-15}$ ( $D_{4-5}$ )	konstans v. differenciális fajok jelenléte vagy hiánya; más fajok többsége közös	minden állomány homogén, konstans fajok ugyanazok ( $K_{sp}$ ) vagy más fajok ( $Sp$ ) dominálnak	fajok különböző D-értékekkel vagy egy alárendeltebb faj lokálisan uralkodó	hasonló ökológiai igényű fajok összesége; vagy különböző asszociac. elemei lehetnek a synysium fajai; az asszociáció szintjeiben több synysium fordulhat elő	

Állományok

Fajkombináció



vezetnek. A földtani adottságokat tekintve azonban, többnyire elháríthatatlan akadályokba ütközünk akkor, amikor a viszonylagos értékű fosszilis-asszociáció, illetőleg az alatti egységek tér és időbeli szerepéből az ősszociáció szervezetét, életfolyamát igyekszünk rekonstruálni (III. táblázat). Bonyolult jelenség komplexusok összefüggéseiben, az életfolyamatok fizikai és kémiai részlet akciói többnyire rejtve maradtak. Az itt felmerülő kérdések túlnyomó részére egyelőre kielégítő választ adni nem tudunk, sok esetben csak sejtésekre vagyunk utalva.

## II.

### A FOSSZILISASSZOCIÁCIÓ SYNÖKOLÓGIAI JELLEGÉNEK MEGISMERÉSE A FOSSZILIS PH ÉS A KARBONÁTOK ÖSSZEFÜGGÉSEI ALAPJÁN

A fosszilisasszociáció kialakulásánál az üledékképződés folyamatai és az organizmusok bonyolult életvegytani akciói között, az uralkodó koncentrációs viszonyoknak megfelelő benső összefüggések érvényesültek. A fosszilitársulások tér és időbeli szerepének meghatározásánál, azokból a synökológiai kapcsolatokból indulhatunk ki, amelyek az őskörnyezeti koncentrációs viszonyokban gyökerező fosszilis pH-értékek ingadozásai, a karbonátok mennyisége és a társulási maradványok megjelenése közti összefüggésekben nyomozhatók. Ebben a vonatkozásban a ciklikus elemek geokémiai szerepe iránytadó. Vizsgálatainkat egyelőre a Ca, Mg, Na-ra terjesztettük ki, amelyek a karbonátok és a báziskieserélődésre vonatkozó meghatározások során, a környezeti összefüggésekre utólag fontos jelleget mutatnak. Ezekon kívül főleg a Fe, Mn, S, Si és Al szerepének vizsgálata adhat tájékoztatót a genetikai synökológiai kapcsolatokról.

Az őskörnyezeti életfolyamatokban az aktivaciditás a fajok életmódtani magatartására, társulásaira lényeges befolyást gyakorolt. A diffúziós és ozmotikus folyamatokban beálló változások tehát mindig szoros összefüggésben vannak a környezet koncentrációs viszonyaival. A  $cH$ -nak az életfolyamatokra gyakorolt korrelatív természetű hatásaiból következik, hogy minden egyes fajnak meg van a maga pH igénye (acidofil, basifil fajok), de az csak a társulásban résztvevő fajok plaszticitásának és élettéri optimumának megfelelő határok között ingadozhat (pH-optimum). A kisebb fokú eltolódásokat egyes fajok eltűrnek, azokhoz alkalmazkodni tudnak, míg az asszociációk csak a biocönotikai egyensúly keretében jelentkező eltolódásokat viselnek el. A társulás elemei és a környezet közötti biokémiai egyensúly is, csak meghatározott  $cH$  mellett tartható fenn, minek biztosítására az élőszervezet szabályozó (puffer) anyagai szolgálnak, köztük elsősorban az enzimek, amelyek csak bizonyos pH-sávon fejthetik ki legjobban hatásaikat és azok mindig a pH-optimum



közeliében érvényesülnek. A társulások ökológiai jellegére nézve tehát a pH-optimum igen jellemző. A fosszilizált társulások kutatásánál alapvető fontosságú a fosszilis pH eredetének a tisztázása, párhuzamosan a ciklikus-elemek és az élettéri faktorok szerepével kapcsolatban.

A fosszilis pH eredetére nézve az adszorpciós-komplexus és azzal kapcsolatos jelenségek igen fontos útbaigazítók. A poláris adszorpcióval megkötött bázisok (fém kationok : Ca, Mg, Na, Al, Fe és K) kicserélődhetnek. E bázisok a vízben oldható sókkal és az esetleg jelenlévő szénsavasmésszel együtt bázisforrásként szerepelnek. Az adszorpciós-komplexus szabja meg a talaj-üledék kémhatását és szabályozza aciditási viszonyait. Az üledékképződés folyamatainak megfelelően, a primér pH-t elsősorban a környező médium sótartalma befolyásolja, amelyben az ökológiai tényezők hatása alatt az üledék keletkezett. A konszolidált üledék aktuális reakciói, pH-értékei kétségtelenül benső összefüggésben állottak az élettéri tényezőkkel. A köztük kialakult genetikai kapcsolatok, még a fosszilizálódás alatt is megmaradhattak. Egyes talajok-üledékek pH-értékei azonban időszakos változásokon mehetek át, de azok az ökológiai tényezők lényeges és tartós megváltozása nélkül, eredeti irányukból el nem tolódhattak. A tényleges pH-érték változások okai, az élőállomány aktivitásából eredő hatásokban kereshetők. A legnagyobb szerepet itt is, mint az életciklusban általában, a gyenge savhatású szénsav játssza. *Kappen* (1929) szerint a pH-értékeket a mészkarbonátos üledékek vizes kivonatában, a szabad szénsav és a bikarbonát határozzák meg. Ha azonban az üledék mészkarbonáton kívül szerves anyagokat (humuszt stb.) tartalmaz, akkor a reakciószámot nem egyedül a szabad szénsav és a bikarbonát szolgáltatja, hanem azt a szerves alkatrészek is befolyásolhatják. Az alkalikus reakciót sem minden esetben a szénsavasmész okozza, mert a mésszmentes üledékben is jelentkezhet, amiben azt az adszorpciós-komplexus őrzi meg. E fontos körülmények a fosszilis üledék (kőzet) reakciójának, illetőleg pH-értékének és ökológiai összefüggéseinek mérlegelésénél különösen figyelembe veendőek. Az oldatba nem menő mészkarbonátoknak a reakciónál szerepük nincsen. Az üledék neutrális reakcióját szintén a szénsav és bikarbonát szolgáltatja. (A laboratóriumi neutrális reakció, a természetben gyenge savreakciót jelent). Általában az üledék reakciójának jelentékeny savi vagy lúgos irányú eltolódásából, egyes fajok vagy a társulás kedvezőtlen ökológiai viszonyaira következtethetünk.

Az üledékképződés alatt érvényesülő koncentrációs viszonyok és a társuló fajok életvegytani folyamatai közötti, benső összefüggésben álló kölcsönhatások nyomai a konszolidált, majd fosszilizálódott üledékekben megmaradhattak. Az őselettájban is az azonos ökológiai hatások időszakában, az élőállománynak nemcsak a tömege, hanem a közepes kémiai összetétele is változatlan maradt, de a periódikus ingadozások mindkettőre lényeges hatást gyakorolhattak. *Vernadsky* (1930) a fajok evolúciója és a geokémiai törvényszerűségek közti összefüggésekkel foglalkozva, rámutatott arra, hogy a mor-



fológiai átalakulások is, az egyidejű kémiai változásokkal szoros kapcsolatban állhattak.

A fosszilizátság ökológiai jellegének meghatározását célzó eddigi vizsgálataim során, az üledék pH-értékeinek, a  $\text{CaCO}_3$  és  $\text{MgCO}_3$  mennyiségének együttes változásaiban megállapítható jellemvonásokat használtam fel. Abból indultam ki, hogy a fosszilis üledék adszorbeált alkotórészei többnyire silicát-ásványokból áll, amelyek negatív ionként viselkednek és így kationokat adszorbeálnak, feltételeztem, hogy a fosszilis pH-értékeket az oldható sók és földalkali karbonátok, vagy azok hiányában az adszorbeált kationok szabták meg. Az ősélettáj eredeti üledéke kövesedett állapotában is olyan pH-értékeket adhat, amelyek genetikai kapcsolatukat az egykori koncentrációs viszonyokkal megtartották. A fosszilis pH-értékek származtatásánál az oldható sók és az adszorpciós komplexus irányító hatásain kívül, figyelembe kell vennünk még azokat a változásokat is, amelyeken a primér pH-értékek a fosszilis pH-értékek kialakulásáig átmehettek. A primér pH-értékekben utólagos hatásokra bizonyos fokú eltolódások állhattak be, de ha az élettájban a klíma, a geológiai relief, általában a környezeti tényezők összehatásában tartós változás nem következett be a kövesedésig, akkor az élettáji viszonyokkal szerves összefüggésben alakult ki a thanatotop-nekrotop és a taphotop, s így a kövesedett üledékből primér pH-értékek, vagy azok genetikai származékai határozhatók meg. Ha a H-ionok vannak túlsúlyban, akkor az üledék vizes szuszpenziója savi eltolódást, ha a Ca, Mg, Na-ionok jutottak túlsúlyra, lúgos irányban eltolódást mutat. Az oldható sók ( $\text{NaCO}_3$ ,  $\text{MgCO}_3$  stb.) jelenlétében, a lúgosság jelentékenyen fokozódhatik. A szárazföldi üledékek közül főleg az áteresztők, a pH-érték alakulásaiban oly nagyfokú változást szenvedhetnek, hogy fosszilis állapotukban az eredeti synökológiai viszonyokra csak részben, vagy egyáltalában nem következtethetünk. A vízi térségekben főleg finom szemcséjű, vizet át nem eresztő üledékek ezzel szemben, az adszorbeált kationjainak összetételében az eredeti koncentrációs viszonyok jellemzőit, fosszilis állapotban is jobban megőrizhették, vagy olyan pH-értékeket adhatnak, amelyek genetikai kapcsolatban határozhatók meg. Az ősélettáji synökológiai hatásoknak megmaradása a fosszilis üledékben, illetőleg a fosszilis pH-érték ingadozások az egyes geológiai időszakokban képződött rétegsorok egymásutánjában, gyakran igen jellemző vonásaikban ismerhetők fel.

A társulási egységek élettáji sorsával párhuzamosan, az üledékképződés menetében a fosszilis pH kialakulása, a következők szerint vezethető le (IV. táblázat). Az ősélettér aktuális- és szubaktuális-zónájában, ahol túlnyomóan oxidációs, a thanatotopban már részben redukciós folyamatok is végbementek, az uralkodó koncentrációs viszonyoknak megfelelő *eredeti- v. primér pH-értékek* kaphatók. A biológiailag stabilizált-zónában, mely jórészt a tetemtér (nekrotop)-nek felel meg, az egyre fokozódó redukciós folyamatok hatására, bizonyos fokú eltolódásban az *átmeneti- v. praediagenetikus pH-értékek* jelentkeztek,



IV. táblázat  
A fosszilis pH származása

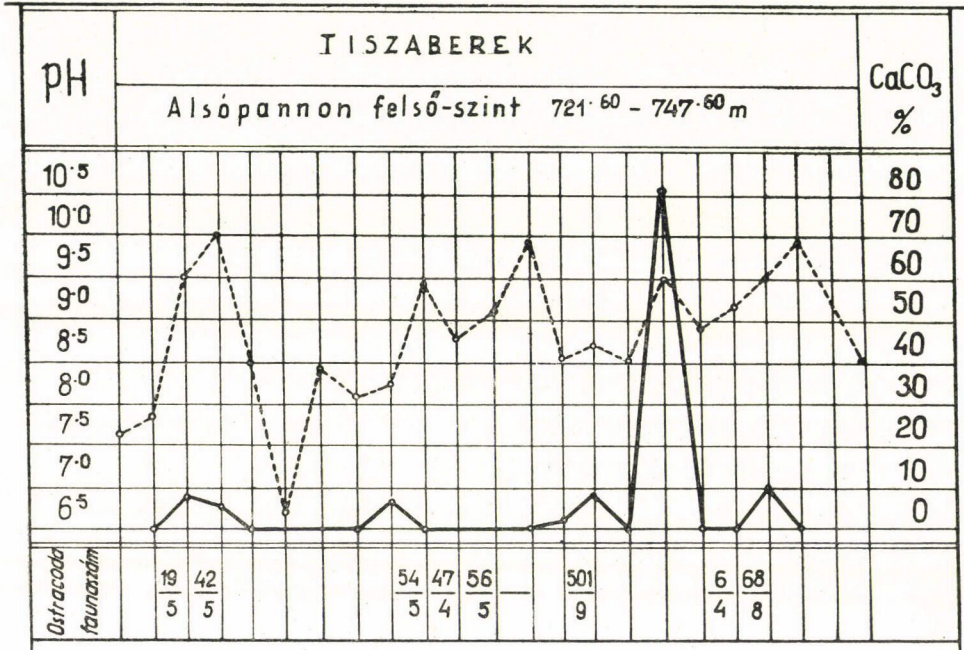
Élettér — Biotop	Haláltér — Thanatotop	Tetemtér — Nekrotop	Sírtér — Taphotop	Fosszilizációs-tér	
aktuális-zóna	szubaktuális-zóna	biológiailag stabilizált zóna	szub-fosszilizációs zóna	az eredeti élettéri üledék fosszilizációs-zónája	idegen élettéri, perkoláló hatásokkal fosszilizálódott üledék
üledékképződés (in stat. nasc.)			üledék konszolidálódása		
oxidációs folyamatok		redukciós folyamatok		diagenetikus-fosszilizációs folyamatok	
eredeti v. primer pH		átmeneti v. praediagenet. pH	diagenetikus pH	fosszilis pH	járulékos v. accessorikus pH

amelyek azonban lényegében véve az eredeti élettéri pH-értékek irányában maradtak meg. Az üledék konszolidálódásával párhuzamosan kialakult sírtérben (taphotop) a redukciós-diagenetikus folyamatok nyomán a *diagenetikus* pH-értékek rögzítődtek. A koncentrációs viszonyok lényeges megváltozása nélkül, a neutrális sávon való áttolódás itt sem állt be és így a primer pH-val azonos vagy közel álló genetikusan értékek állapíthatók meg. Az eredeti élettéri üledék kövesedése folyamán, ha perkoláló hatások nem érintették, akkor az eredeti élettéri ökológiai viszonyokkal genetikusan kapcsolatban kialakult pH-érték maradt meg, amit fosszilis pH-nak nevezünk. Ha ugyanazon élettérben képződött és települt üledékben a diagenetikus folyamatok, vagy a kövesedés alatt a neutrális sávon áthaladó változások hatásai őrződtek meg, akkor a fosszilis üledék vizes szuszpenziójában idegen járulékos- v. accessorikus pH-érték jelentkezik, minek az eredeti élettéri koncentrációs viszonyokkal genetikusan kapcsolata nincsen, vagy ha volt is esetleg, többnyire fedetten marad. Ezek a változások csak utólagosan következtek be, idegen élettéri vagy különböző perkoláló hatásokra.

Az üledékek (kőzetek) kémhatásának és rétegenkénti változásának jellemző vonásait, a fosszilis pH-értékek ingadozásaiban is észlelhetjük. A pH-értékek azonban, mint a synökológiai tényezők függvényei, a fosszilis társulások elhatárolásánál egymagukban nem értékelhetők, hanem csak az üledékképződésre ható élettéri tényezőkkel párhuzamosan. Ebben a vonatkozásban a pH-értékek és a karbonátok együttes változásaiból fontos útbaigazítást kaphatunk. A fosszilis üledék mai állapotában is, az adszorbeált bázisai, illetőleg azok függvényeként jelentkező pH-értékek, főleg a finom szemcséjű üledékekben



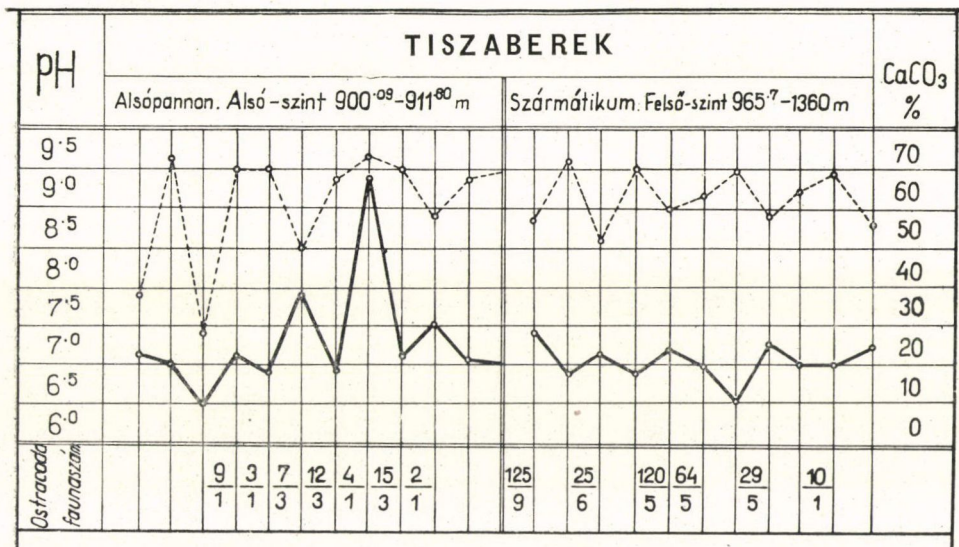
a mészkarbonát ( $\text{CaCO}_3$ ) mennyiségével szoros kapcsolatú változásokat mutatnak. Az eddigi vizsgálataim szerint, ha a pH-értékek a mészkarbonáttal párhuzamosan emelkedtek vagy csökkentek, akkor a fajok gyakorisága, állandósága és a társuláshoz való hűsége, általában a synökológiai összefüggéseik kedvező társulási mozgalmakra engedett következtetni. Az üledék kémiai jellegének formálásában, a biokémiai folyamatok irányításában résztvevő Ca és Mg-ionok szerepe, a pH-érték ingadozásokkal kapcsolatosan feltűnő



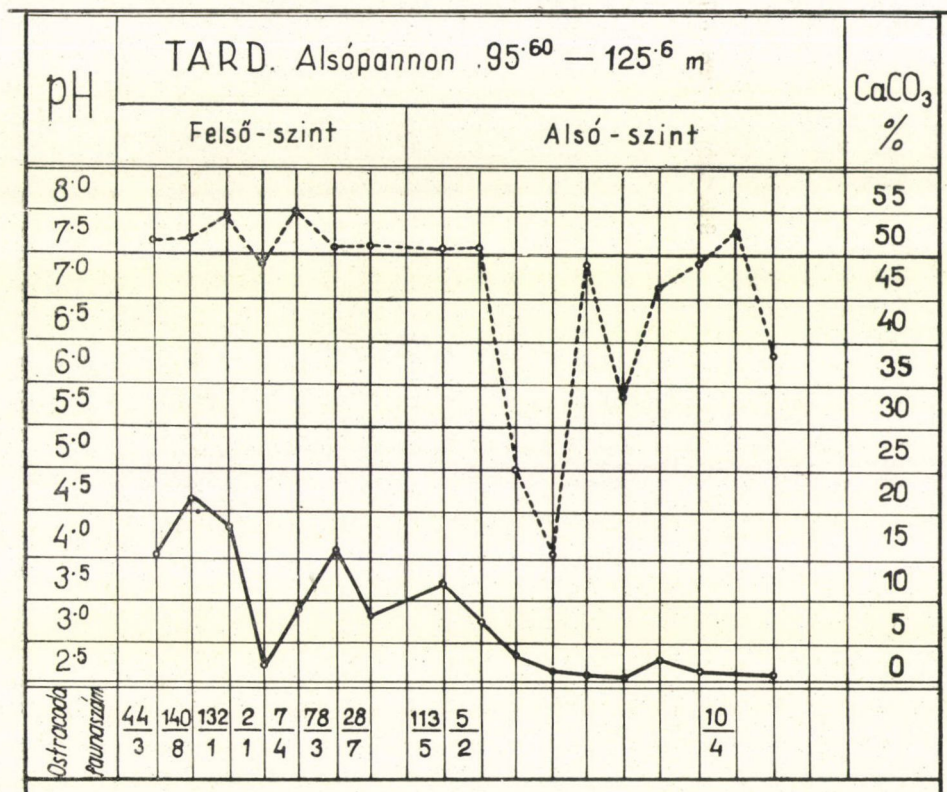
6. ábra

eltéréseket mutathat. A  $\text{CaCO}_3$  általában szabályosabban követi a pH-érték eltolódásokat, mint a  $\text{MgCO}_3$ . Azonos üledéktípusokban a mészkarbonát mennyisége gyakran csökkenő tendenciájú, a pH-értékek emelkedése kíséretében, ami a magnéziumkarbonátra nem vonatkoztatható. Az eddig vizsgált neogén szelvényekben a  $\text{CaCO}_3$  és a  $\text{MgCO}_3$ -nak a pH-értékekhez viszonyított eltolódásaiban, e lényeges különbségek igen gyakran jelentkeztek. Egyes üledéktípusokban a Mg egyenesen a Ca rovására látszik gyarapodottnak. Wattenberg (1936) és mások szerint a tengervízben a pH emelkedésére a  $\text{MgCO}_3$  csökken. Valószínűleg ez ott következett be, ahol a producensek asszimilációs tevékenysége erőteljes, amit rendszerint a víz lúgossá válása követ. A limnikus életterekben, ahol különben a koncentrációs viszonyok tágabb határok között ingadoznak, a sótartalom és a klíma erőteljesebb hatásai jutnak érvényre.





7. ábra



8. ábra



Általában a pH-értékek és a mészkarbonát mennyisége egy vagy ellentétes irányú, ugrásszerű változása, kedvezőtlen környezeti viszonyokra mutat. Ahol pedig a pH-értékek hirtelen erős savi, vagy lúgos eltolódásúak, ott már a biocönotikai-egyensúly felbomlására, a jellemző fajok elvonulására, a konstans fajok kipusztulására következtethetünk. Az alsó pannonikum felsőszintjében utólagos hatásokra visszavezethető, szélsőséges esetek voltak megállapíthatók. Így ahol a pH-értékek a normálnál lényegesen magasabb lúgos eltolódást mutatnak és a  $\text{CaCO}_3$  emelkedése következett be, ott a társulások szegényes töredéke, vagy hányada volt észlelhető. Előfordultak olyan esetek is, ahol erős lúgos eltolódású (9-en felüli pH-) értékek és a  $\text{CaCO}_3$  hiánya vagy igen alacsony mennyisége mellett, tehát kifejezetten kedvezőtlen környezeti viszonyokra utaló helyzet ellenére, aránylag igen változatos asszociációs töredékek jelentkeztek (6–8. ábra). Ennek okát permutit hatásokban, illetőleg az adszorpciós-komplexusban végbement bázis kicserélődésben kereshetjük. A tisztabereki alsó-pannonikumfelsőszintjében e jelenségek feltűnő esete észlelhető (6. ábra). Az egyébként itt mikrofaunában (főleg Ostracodákban) gazdag márgás-agyag, agyag és finom homokos agyagok alacsony mészkarbonát tartalmúak, vagy attól teljesen mentesek, a pH-értékek viszont feltűnően magasak. A magas értékeket a jelentékeny mennyiségű Na-tartalom okozza, amely részben, mint vízben oldható karbonát, részben pedig adszorbeált állapotban van jelen. Az itt jelentékeny vastagságban települt agyagok igen finom szemcséjűek és vizet át nem bocsátók, tehát meg volt a feltétele annak, hogy az eredeti kation összetétel megmaradjon. Feltételezhetjük, hogy az itt települt agyagok, legalább is steppeklímahatások alatti, erősen szikesedésre hajló környezetben képződtek. Az adszorbeált kationok összetétele adhat felvilágosítást arra nézve is, hogy ilyen esetekben függőleges irányú perkolálás okozta átalakulással kell-e számolnunk. Ha ugyanis, mint a tisztabereki extrém eltolódások szakaszán észlelhető, a Na mennyiségben kulminálnak látszik és az eredeti élettéri viszonyoknak az valóban megfelel, akkor a függőleges perkoláló hatásokat kizárhatjuk. Az adszorbeált kationok összetételét a szomszédos rétegekben is célszerű meghatározni, az esetleges laterális perkoláció hatásainak a megállapíthatására. Az eredeti kation összetétel megismerését lényegesen elősegítheti a kérdéses réteg fedő és fekvőjében lévő vízréteg sótartalmának a megállapítása. A jelentékenyen sós vizek ugyanis, még a natrium-agyagokban is koagulumokban való tömörülést idézhetnek elő és így azokat áteresztővé teszik, az adszorbeált bázisaik kicserélődhetnek. A vázolt extrém esetek is arra figyelmeztetnek, hogy a kövesedett üledékben az adszorbeált bázisok magatartása alapján, az őselettáji viszonyokra következtetésnél óvatosan kell eljárunk.

A vízi életterekben a rétegvizek esetleges perkoláló hatásai általában kevésbé érvényesültek, ahol vizet át nem bocsátó agyagok, márgák stb. mechanikai összetétele azt megakadályozta. Reális tehát annak feltevése, hogy nagyobb üledékképződési perióduson át is, az eredeti kation összetétel meg-



maradhatott. A tiszabereki, hajdúszoboszlói stb. mélyfúrások ezer méternél vastagabb rétegsoraiban, oly jellemző pH-érték ingadozások voltak megfigyelhetők, benső összefüggésben a  $\text{CaCO}_3$  mennyiségével és az asszociációk ökológiai jellegével, hogy azokat az eredeti élettáji viszonyokkal kapcsolatban állóknak ítéltük. Az üledékképződés folyamán, mint arra az előzők során többször rámutattunk, a klíma és a koncentrációs viszonyok hatásai az aktuális-subaktuális és a biológiailag stabilizált-zónákban érvényesülnek a legintenzívebben, de jelentékeny és közvetlen kapcsolatúak lehetnek a már konszolidált, vagy a kövesedésnek indult üledékek alakulásaival is, ameddig valamely vízrekesztő annak gátat nem vetett. Érdekes esetek figyelhetők meg pl. a Balaton partjain (Balatonkenese). Itt a felszíntől 4·8 m-re az altalaj agyagrétegén, az oldalról szivárgó talajvízben  $\text{pH} = 7-7\cdot6$  a neutrális értékekhez közel esőket mértem. A talajvíz felett lévő homok is, állandóan csak  $\text{pH} = 8$ -at mutatott. Ezt a homokréteget vízrekesztő agyagos lápföld fedi, miben már alkalikus értékek ( $\text{pH} = 8\cdot2-8\cdot4$ ) voltak mérhetők. Azonos lúgosságúak a fedő homokos agyagrétegek is. Itt tehát a felső és alsó vízrekesztő réteg között lévő homok alján szivárgóvíz közel neutrális, s a vízrekesztő által teljesen el van szigetelve a felső rétegek lúgos hatásától. Az utóbbiak lúgosságát ( $\text{pH} = 8\cdot2-8\cdot4$ ) mindig magasabbnak találtam, mint a kb. 100 m távolságban lévő tó vízének napi  $\text{pH} = 8-8\cdot2$  közt ingadozó értékeit. A balatonakarattyai 1938-i nagy partfal csúszással feltárt felsőpannóniai homokos rétegeiben vízszivárgások jelentkeznek. Itt egy 41·3 cm vastag homokréteget az átszivárgó víz ( $\text{pH} = 7\cdot2-7\cdot8$ ) az alsó laza részében jóval erősebben átnedvesíti, mint a tömöttebb felső részét. A neutrális hatású rétegvíz, itt sem a fedő, sem pedig a fekvőrétegnek enyhén lúgos  $\text{pH} = 8-8\cdot3$  értékeit meg nem változtatja.

A vízi élettájokban a többnyire klíma és az előállomány hatásai alatt kialakult koncentrációs viszonyoknak az üledékképződésre és azzal párhuzamosan szerveződő társulásokra gyakorolt döntő befolyása, különösen a limnoautochton képződményekben figyelhető meg. A rothadó iszap (gyttja, sapropel), parti iszapok stb. képződése területén, hol a többé-kevésbé erős redukciós folyamatok érvényesülnek, a környező médium koncentrációs viszonyaihoz mérten, alacsonyabb pH-értékeket várnánk, de azok helyett a szomszédos litorális, még inkább profundális üledékképződés területén uralkodó hatásoknak megfelelő értékek határozhatók meg. Így pl. a Balaton zárt öblözeteinek kékesszürke vagy kékesfekete iszapjaiban és azok feletti barnássárga vízben  $\text{pH} = 8\cdot1$  körüli értékek észlelhetők. Közlelbi vizsgálat nélkül ilyen térségeket dystroph jellegűeknek ítélnénk, de mint az ismételt mérések igazolták, nemcsak a vízréteg, a rothadó iszap, hanem az alatta konszolidálódó üledék reakciója is, enyhén lúgosnak bizonyult. Általában e helyeken is az oxidációs-zónában meginduló, az aktuális-subaktuális és a biológiailag stabilizált zónán át, a taphotopbeli üledék konszolidálásáig előrehaladó üledékképződés tehát, a Balaton koncentrációs viszonyainak a befolyása alatt megy végbe.



Az ősélettáji synökológiai jelenségek kutatásánál tehát, az üledék (kőzet)-ben oldható sók és az adszorpciós-komplexus függvényeként jelentkező fosszilis  $pH$ -értékek, ha genetikus kapcsolataikat megőrizték, alapvető fontosságú jellegként értékelhetők. A  $cH$ -viszonyok ugyanis döntően befolyásolhatták az adszorpciós-komplexust, tehát az üledék-(kőzet)-nek éppen azt a részét, amely a környezeti folyamatok genetikus kapcsolataiból a legtöbbet őrizhetett meg. A Ca, Mg-nak az életfolyamatokban, a sav-lúg egyensúlyban, az üledék-képződésben érvényesülő fontos szerepe is indokoltá teszi, hogy az ősélettáji synökológiai jelenségek kutatását, valamint az üledék(kőzet) fosszilis állományának társulási érték meghatározását, elsősorban a fosszilis  $pH$ -értékek és a karbonátok közti benső összefüggések alapján kíséreljük meg.

### III.

#### A FOSSZILIS-ASSZOCIÁCIÓ FELVÉTEL

Az ősközösségi élettudomány (palaeosynbiológia) alapszemléletéből következik, hogy az őstársulástan alapegysége nem lehet más, mint a fajoknak olyan társulása, melynek szerveződését, fejlődését és elterjedését egymástól és a környezettől függő kölcsönhatások szabták meg. Az őstársulás (palaeoasszociáció) is meghatározott növény-állat fajokból összetéve, állandó és egységes életfeltételekkel, megjelenéssel bíró, egyedeiben törvényszerűen megisméltídhett szervezet volt. *Hesse, Brundin, Palmgren, Franz* és mások szerint is, elvi jelentőségű a növény-állat asszociációk egységes vizsgálata. A fosszilis társulások kutatásánál, a földtani adottságok miatt is, az csak részben vihető keresztül. Mindazok a társulási tényezők, jellemvonások, melyek teljes egészükben határozhatók meg a ma élő asszociációkkal kapcsolatosan, a fosszilitársulásokban csak részben állapíthatók meg. Fedetten maradtak, vagy elmosódtak, sok esetben pedig elenyésztek. A fosszilitársulások tér és időbeli felvétele, elhatárolása, az elérhető eredmények összehasonlítása és kiértékelése, a recens társulások kutatási módszerétől sok tekintetben eltérő módszer követését kívánja. Az őstársulástani vizsgálataink során a fosszilitársulás megjelenésére (fiziognómia), összetételére (fauna és flóra), életfeltételeire (ökológia), időbeli egymásutánjára (aszpektusok, szukcessziós változások) és végül más társulástól való függésére (önálló fokára) vagyunk tekintettel. A megjelenési formára a fajok konstitucionális eltéréseiben, megtartási módjukban stb. rejlő vonások lesznek a jellemzők. Az összetételt elsősorban a karakterfajok, a közös-, differenciális- és a kísérőfajoknak százalékos megoszlása, ingadozása alapján határozzuk meg. Az életfeltételek közül (ökológiai tényezők): az üledék  $cH$ -viszonyainak ( $pH$ -értékek) és a klíma hatásainak tisztázására törekszünk. A társulások időbeli sorsa pedig a szerveződés (kezdeti-, emelkedő-, kulmináció-klímax-, hanyatló- és befejező) szakaszait tekintve,



fejlődéstörténeti szerepében körvonalazható. A fosszilizárulások elhatárolását tehát a megjelenés, összetétel, életfeltételek, az organizációs és reorganizációs változások megismerése teszi lehetővé. Az idevezető út azonban, csak a részletekbemenő tárulási felvételezésen át vezet.

A fosszilizárulás felvétel: *minőségi* (kvalitatív) és *mennyiségi* (kvantitatív) *elemezés*-en nyugszik.

A minőségi elemezés a fajok pontos meghatározása (fajnévsor, flóra-fauna lista) után, a fajok tér és időbeli megoszlásával foglalkozik. Az őstárulástani és földtani kutatások szempontjából ideális helyzetet jelentene az, ha egy fosszilizárulást és az élettartamához tartozó üledékréteget egész terjedelmében, vagy legalábbis olyan mértékben vizsgálhatnánk, hogy a tárulás összetételéről, fejlődésmentéről környezeti vonatkozásaiban reális képet kaphassunk. Gyakorlatilag csak egyes feltárásokra vagyunk utalva. A tárulásfelvétel eredményességét fokozhatjuk, ha ugyanazon üledékréteg különböző feltárásainak minél több szelvényében gyűjtünk (egy rétegben minimálisan tízből, a feltárások szerint). Az egyes feltárás szelvényeiből eredő állományok a fajok megoszlása tekintetében, csak lokális vonatkozású értékeket adhatnak, de kedvező esetben már ezen az alapon is, a fosszilizárulás összetételének megismeréséhez lényeges útbaigazítást kaphatunk. A gyűjtési helyek (szelvények) szaporításával, illetőleg az állományok számának fokozásával, esetleg regionális kiterjesztésével az elemzési értékek részletekbe menő összehasonlíthatóságát érve el, fokozatosan megközelíthetjük azt a becslési határt, amelyen belül már az egész üledékréteg és fosszilizasszociációja összetétele és szerkezete megállapítható. A fosszilizasszociáció ökológiai és tárulási jellegeinek meghatározása, lehetővé teszi az eredmények fejlődéstörténeti és rétegtani reális kiértékelését.

Az állományokat összetevő fajok megoszlását először egy üledékrétegben állapítjuk meg. Az állományoknak a réteg települése, rétegződése (primér, szekundér mikrorétegzés!) szerinti helyzetéből tájékozódhatunk arról, hogy a réteg szintjeiben a szerveződés változásainak a nyomai megmaradtak-e vagy sem. A fajok megoszlását aztán az egymásra következő rétegekben, rétegcsoportokban az üledékképződés ritmusa, ciklusa szerint folytatva, lehetőleg mindig több szelvény állományaiából nyert adatok összehasonlításával, a tárulásoknak már a földtani időszakok szerinti szerepét vázolhatjuk fel. A minőségi eleméssel tehát, az állományok fajainak a megoszlását a helyi viszonyok, a regionális vonatkozások figyelembevételével, egy üledékrétegből indulva ki, majd rétegcsoport, réteggösszetben az üledékképződés és a földtani időszakok folytonosságában állapíthatjuk meg.

A fosszilizárulás mennyiségi elemzésével elsősorban a fajoknak a tömegviszonyairól a gyakoriság, a szóródás, a tárulóképesség és a sűrűség szerinti értékek megállapításával, végeredményben becsléssel a tárulás *analitikus-jellemvonás*-airól tájékozódhatunk. A tömegviszonyok megismerésére a recens



asszociációk kutatásánál a kvadrát-felvételt alkalmazzák, mely a fosszilis-asszociációk felvételéhez az üledék települése, rétegződése stb. miatt sem alkalmazható. A monolit vagy súly szerinti anyagvétel vezethet itt csak eredményre, akár az egész társulásra, akár csak az egyes feltárások szelvényeinek állományaira vonatkozóan óhajtjuk a mennyiségi elemezést végrehajtani. Az időszakos változások (aszpektusok), vagy a szerveződés stádiumai, esetleg azok megismétlődése szerinti változások (szukcessziók) kutatásánál, a monolit kitermelés elkerülhetetlen. A mennyiségi elemzés értékeinek, értékfokozatainak összehasonlítása, minden esetben csak meghatározott térfogatú vagy súlyú anyagvétel segítségével biztosítható.

Az üledékrétegnek azt a legkisebb részét, mely az összes lokálisan állandó fajokat tartalmazza, a társulás érdekerülete *minimareál*-jának tekinthetjük. Az üledékrétegnek települése, szerkezete, hozzáférhetősége stb. szerint, jobbára csak minimareál értékű és csak igen kedvező esetben az egész társulás érdekerületét feltáró felvételt végezhetünk. Egységes és azonos módszerrel gyűjtött állományokból becsléssel határozzuk meg a fajok: *gyakoriság* (abundancia), *szóródás* (diszperzió), *társulóképesség* (sociabilitás) és a *sűrűség* (frekvencia) értékeit.

A fajok *állandóság* (konstancia) és az asszociációhoz, asszociáció-csoport-hoz való *hűség* (fidelitás) értékeit, ugyanazon üledékréteg, rétegcsoportnak mindig több feltárása állományaiból számítással kapjuk, amelyek egyúttal a társulás *szintetikus-jellemvonás*-ait is megadják. A fosszilitársulás mennyiségi elemzésének adatai természetesen csak viszonylagos értékűek lehetnek. A taphocönózisból eredő kövület diszperzió az élettéri elterjedéssel teljesen azonos nem lehet. A fajok megtartási módjában, a mikro- és a makrofauna elemei közti erős élettéri szerep különbségekben stb. olyan adottságokkal kell számolnunk, amelyek az őstársulás maradványában a fosszilisasszociációban megőrzött környezeti és társulási összefüggések értékelését erősen befolyásolhatják. Az egyes állományok felvételi eredményének közlésénél a fajok gyakoriságát, szóródását és társulóképességét kifejező értékeket, az asszociáció egyesített jegyzékében csak az állományokból kapott gyakoriság és szóródás középértékeit és az üledékréteg valamennyi feltárásából az összes állományokból számított állandóság és hűség értékeit adjuk meg (táblázatban, az állományok számával). A fosszilitársulás mennyiségi elemzésének értékeit és azokból meghatározható analitikus és szintetikus jellemvonásokat az alábbiak szerint határozhatjuk meg.

A fajok tömegviszonyait: a gyakoriság és a szóródás analitikus értékeivel fejezzük ki.

*Gyakoriság* (abundancia, jele: A) alatt értjük valamely faj viszonylagos előfordulását a társulásban, vagyis a faj egyénszámának arányát a többi faj egyénszámához viszonyítva. Minél nagyobb egyénszámmal van egy faj az állományban képviselve, annál magasabb a gyakoriság értéke. A gyakoriság



értékei csak viszonylagosak lehetnek, azok még a kutató szubjektivitásától is függenek. A gyakoriság (abundancia) becslési fokozatai (skálája) :

- 5. igen nagyszámú ..... 50—100 %
- 4. nagyszámú ..... 30— 50 %
- 3. kisszámú ..... 10— 30 %
- 2. szórványos ..... 5— 10 %
- 1. igen ritka ..... 0— 5 %

A makro- és mikro fauna-flóra elemeinek eltérő szaporodási és társulási képessége miatt, a gyakoriság értékei a szelvény állományában lényeges eltolódásokat mutathatnak. A gyakoriság megállapításánál több szelvényre vonatkozóan, bizonyos mértékben a szóródás értékeivel javíthatunk, ha az őstársulás borítása eredeti terjedelemben lenne megállapítható.

*Szóródás* (diszperzió, jele : D) alatt lényegében a faj. egyénei általi tér igénybevételét értjük, vagyis az asszociációstérnek azt a százalékát, amit a kérdéses faj egyénei elfoglalnak. Az őstársulásnak a taphocönózisból eredő töredékei, vagyis a fossziliztársulás éppen a helyhez kötött növények és a nem kövesedett állatfajok csaknem teljes hiánya miatt, csak részállományokból állhat. A taphocönózisban lejátszódó többnyire mechanikus hatásokra, az őstársulásban résztvevő elemek eredeti élettéri helyzetükben ritkán, rendszerint csak másodlagos diszperzióban találhatók. A fossziliztársulásra vonatkozólag a szóródás értékei csak azt mutatják, hogy a társulás külső megjelenésében valamely faj milyen mértékben dominált, tehát nem terjedési jellemzőket, hanem elosztási módozatokat fejeznek ki. A fossziliztársulás szóródási értékeit csak abban az értelemben használjuk fel, hogy azokkal megállapíthassuk a faj ugyanazon üledékrétegben általában vagy a szerveződés szerinti szintjeiben, az állományoknak hány százalékában jelentkezett.

A szóródás értékei több szelvényben, a gyakoriság megfelelő értékeinek összevonásával állapíthatók meg, a következő skála szerint :

- 5. uralkodó a faj, ha a szelvények állományának ..... 75—100 %-ban
- 4. tömeges « « « « « ..... 50— 75 «
- 3. gyakori « « « « « ..... 25— 50 «
- 2. szórványos « « « « « ..... 5— 25 «
- 1. ritka « « « « « ..... 5%-nál

kevesebbjében fordul elő. A szóródás, vagyis a fajoknak több szelvénybeli százalékos előfordulási összevont értékei, az azonos gyakoriságú fajok közt is megkülönböztetést tesz lehetővé. A gyakoriság értékei mindig ugyanazon üledéktípus (-réteg) egy szelvényére, míg a szóródás értékei több szelvényre (lelőhelyre) vonatkoznak. A gyakoriság értékeinek megállapítását és felhasználását, illetőleg a megfelelő értékek összevonásából a szóródás fokozatainak meghatározását a következő áttekintésben adom.



Valamely faj gyakoriság értékfokozatának megállapítása, általában a földtani adottságok szerint két irányban végezhető: 1. ha az üledékréteg az őstársulás szerveződése (az iniciális-, kulminációs- és terminális stádiumai) szerint szintezhető; 2. ha az bizonyos oknál fogva meg nem állapítható. Az előbbi esetben ugyanazon réteg legalább tíz szelvényében, a réteg alsó- és felső határlapja közelében, valamint a középső részéből vett anyag 3—3 állományából meghatározzuk a fajok egyéneinek számát és azt a fajok szerint összeadjuk. Így megkapjuk az üledékrétegben a lokálisan előforduló faj vagy fajok egyénszámának, illetőleg azok %-os megoszlását az egyes állományok szerint, pl. öt fajnak ( $Sp_1$ — $Sp_5$ ) tíz állományban talált egyéneinek szám és százalékos megoszlásából a fajok gyakoriság (A) skáláját állíthatjuk össze:

	A
$Sp_1$ .....	3
$Sp_2$ .....	1
$Sp_3$ .....	4
$Sp_3$ .....	4
$Sp_1$ .....	1
$Sp_2$ .....	4

és így tovább a többi szelvényekre vonatkoztatva. Ha az üledékrétegben az asszociáció szerveződési stádiumai megállapíthatók, akkor a fajoknak az egyes szintekből vett állományaikból (valamennyi szelvényben), az egyénszámok megoszlását külön-külön állapítjuk meg. Összevonással kapjuk a fajoknak a stádiumok szerinti szám és százalékos megoszlását, valamint a szelvényenkénti értékfokozatait. Az adatokból már bizonyos következtetéseket vonhatunk le a fosszilisasszociáció összetételére, szerkezetére és esetleg kifejlődésére.

A fajok szóródási (D) érték skáláját ugyanazon üledékréteg összes állományaikból a szerveződés stádiumai szerint, vagy ha azok meg nem állapíthatók, akkor külön, de egységesen magából a réteg részállományaikból, a százalékos előfordulás szerint határozzuk meg, pl. egy üledékrétegben a szerveződés stádiumai szerint, az összes állományokra vonatkoztatva a szóródási fokozatai az egyes fajoknak lehetnek:

			D	
$Sp_1$	{	termin. stad.-ban .....	50 %	4
	{	kulmin. « « .....	70 %	5
	{	inicial « « .....	80 %	5
			D	
$Sp_2$	{	termin. stad.-ban .....	30 %	3
	{	kulmin. « « .....	40 %	3
	{	inicial « « .....	40 %	3



				D
Sp <sub>3</sub>	termin. stad.-ban	.....	40%	3
	kulmin. « «	.....	40%	3
	inicial « «	.....	50%	3
				D
Sp <sub>4</sub>	termin. stad.-ban	.....	100%	3
	kulmin. « «	.....	100%	3
	inicial « «	.....	100%	4
				D
Sp <sub>5</sub>	termin. stad.-ban	.....	40%	3
	kulmin. « «	.....	40%	3
	inicial « «	.....	40%	3

A fajok szóródási értékfokozatai egy üledékrétegben a szerveződés stádiumai szerint és a fosszilizárulásban összevontan állapíthatók meg :

Fajok	Inic st.	Kulm. st.	Term. st.	Asszoc.-ban
Sp <sub>1</sub> .....	5	5	4	4—5
Sp <sub>2</sub> .....	3	3	3	3
Sp <sub>3</sub> .....	4	3	3	3—4
Sp <sub>4</sub> .....	5	5	5	5
Sp <sub>5</sub> .....	3	3	3	3

A fosszilizárulás leírásánál a fajoknak csak az összevont D-értékfokozatait adjuk meg, s két értékkel jelezzük (a megállapított legkisebb és legnagyobb), ha a szerveződés stádiumaiban a faj értékszámai nem azonosak. A gyakoriság (A) értékei mindig ugyanazon üledékrétegnek csak egy szelvényére (állomány), míg a szóródás (D) értékei az összes szelvényekre összevontan vonatkoznak. Hasonlóan kettős értéket használunk, ha a szóródás értékei ugyan alacsonyabb D fokozatnak felelnek meg, de oly sok juvenilis, vagy töredékes egyén jelentkezett, hogy azt célszerű kettős értékszámokkal megjelölni.

Az A és D értékbecslés a mennyiségi elemzésnek nemcsak elsőrendű feladata, hanem mint alapvetően fontos analitikai és egyúttal igazi tárulási



értékek, végeredményben a társult fajok tömegviszonyainak összefüggéseiben felismerhető jellemvonások nélkülözhetetlen kifejezői.

A fosszilitársulás mennyiségi elemzésével a fajoknak előfordulási és megoszlási módjára jellemző: sűrűség és társulóképesség értékeit, mint szintén analitikus-jellemvonásokat nyomozhatjuk.

A *sűrűség* (frekvencia, jele: Fr) értékeivel valamely fajnak egy asszociáció-individuumon belüli, lokális megoszlásnak az állandóságát határozzuk meg. Ha a szelvények állományainak mindenikében előforduló összes fajokat vesszük figyelembe, akkor

az állományok	80—100%	-ban előforduló fajok	lokálisan állandó,			
«	«	20—80	«	«	«	lokálisan járulékos,
«	«	0—20	«	«	«	lokálisan véletlen

asszociációs elemeket képviselnek. A sűrűség értékei egyúttal az asszociáció-individuum homogenitásának a jellemzésére is szolgálhatnak. Minél nagyobb ugyanis a lokálisan állandó-fajoknak a száma, annál homogénebb az asszociáció-individuum. A sűrűség becslést a homogén társulásokkal kapcsolatosan, eredményesen felhasználhatjuk a földtanilag jól elhatárolható területen annak eldöntésére, hogy a többé-kevésbé eltérő társulástípusok egy asszociáció-individuumhoz tartoznak-e vagy sem. A sűrűség értékei csakis a lokális állandóság jellemzői lehetnek, mert a fajok diszperziójának egyetlen állományra vonatkozó meghatározásán alapulnak. Kifejezőbbek lesznek azok a sűrűségi értékbecslések, amelyek egy asszociáció-individuum állományainak sűrűségi értékeit egyesítik, amivel különben a társulás fajainak általános állandóságát is megállapíthatjuk.

A *társulóképesség* (sociabilitas, jele: S) inkább a fajra, mint a társulásra vonatkoztatható analitikus jellemvonás. A fajoknak az előfordulási módja jobbra a szaporodási körülmények függvénye, de az ökológiai viszonyok (verseny stb.) azt lényegesen megváltoztathatják. A társulóképesség skálája szerint:

5. nagy seregben,
4. telepekben,
3. foltokban,
2. kis csoportokban,
1. egyenkint

egy asszociáció-individuumon belül mutatkozó fajelőfordulások különböztethetők meg. A fajok normális megoszlásánál sűrűbben történő megjelenés esetén superdispersióról, a ritkább előfordulásnál subdispersióról szólhatunk. A taphocönózisban kialakult eloszlása a fajoknak, csak ritkán azonos a vitális helyzeti megjelenéssel. A társulóképesség (sociabilitas) tulajdonképpen csak az ősszociációra vonatkoztatható. A fosszilisasszociációban többnyire csak sze-



kunder rögzítődési formával találkozunk, mint a fajoknak a taphocönózisban ható tényezők befolyása alatti eloszlásával. Az ósaszociációban élt fajok társulóképessége, tekintettel az üledékben a makro- és mikrofosziliák gyakran igen eltérő megjelenési módjára, reálsan csak akkor határozható meg, ha a szerveződés stádiumaiban a mikrorétegzéssel párhuzamosan (több szelvényben) genetikusan összefüggésekben állapíthatjuk meg.

Ha a fajok tömegviszonyaiban rejlő analitikai jellemvonások becslési értékeit megfelelően összegezzük, akkor így pusztán számításokkal a szintetikus-jellemvonások értékeit kapjuk. A fajok társulási állandósága és hűsége csak több, de azonos ökológiai jellegű társulási egységeknek, vagy legalább is az üledéktípus különböző, a szerveződés stádiumai szerinti állományoknak ismeretével állapítható meg.

Az *állandóság* (konstancia, jele : K) a fajok megoszlásának a törvényszerűségeit jelzi, a társuláshoz tartozó összes állományokban, tehát több asszociáció-individuumban. Az állandóság skálája szerint :

5.	összes állományok	80—100%	-ban az állandó-(konstans) fajok,
4.	«	«	60—80 « a subkonstans-fajok,
3.	«	«	40—60 « a járulékos-(accessoricus) fajok,
2.	«	«	20—40 « a subaccessoricus-fajok,
1.	«	«	0—20 « a véletlen-(accidens) fajok

fordulnak elő. A társulás szervezetében kétségtelenül a konstans- és a subkonstans-fajok játszik a legfontosabb szerepet. Minél nagyobb az arányszámuk, viszonyítva az összes fajokhoz, annál egységesebb (homogénebb) a társulás. A konstans-fajok szerepe határozza meg a társulás és az annál kisebb társulási egységek (subasszociáció, sociáció, fácies) egymáshoz való viszonyát. A fajok állandóság fokozatainak meghatározásához, valamely társuláshoz tartozó összes vizsgált állományokból mindig több, de azonos térfogatú monolitra vagy súly szerinti tömegrre vonatkozó felvételi eredményt használunk fel.

A *hűség* (fidelitas, jele : F) értékfokozatai a fajoknak egyes asszociációkhoz vagy asszociáció-csoportokhoz való kötöttségéről tájékoztatnak. A társulásoknak meghatározott alkalmazkodó képességgel rendelkező fajai hűek ahhoz a környezethez, amelyben ökológiai igényüket (víz, fény, pH stb.) kielégíthetik. Ezek az asszociáció *karakter-fajai* (stenocikus-fajok). A különböző asszociációk terekben is társulni képes, könnyen alkalmazkodó és így többnyire jelentékeny elterjedésűek az *ubiquista-fajok* (euryocikus-fajok). A karakter-fajok általában valamely társulási egységben vezető, más egységből hiányzó, legfennebb ott csak igen alárendelt szerepűek.

A társulástanban a különböző, de határozott synökológiai vagy elterjedésben éles eltéréseket mutató asszociációk jellemzésénél, nagy fontosságot tulajdonítanak a karakter-fajoknak, mint asszociáció egyéniségét, mikroklímatis és talajökológiai viszonyait jórészt meghatározó fajoknak. Gyakran az



asszociáció fejlődéstörténetére is útbaigazítást adhatnak, mint az előző társulás maradványai, vagy a következő társulás iniciális-stádiumában előfutárok (szukcesszió). A karakter-fajoknak társulási jelentősége kétségtelen, de a fosszilisasszociáció kutatásban meghatározásuk, majd csak a megfelelő terjedelmű vizsgálati és összehasonlító anyag összegyűjtésével vihető keresztül, s válhatnak jellemző és használható tájékoztatókká. A fajok hűség (fidelitas) értékfokozata a növénytársulástanba bevezetett hűség értékfokozatok alapján :

5. kizárólag csak egy asszociációhoz (vagy asszociáció-csoport) kötöttek a társulás elterjedési területén az *általános karakter-fajok* ;

4. *helyi* (lokális) *karakter-fajok* egy asszociációhoz kötöttek, de az asszociáció elterjedési területének csak egy részén előfordulók ;

3. különböző társulásokban előforduló, de egyikben határozott kötöttséget mutató karakter-fajok ;

2. *kísérő-fajok* a társulásban minden kötöttség nélkül jelentkeznek (euryöcikus-fajok),

1. *véletlen-fajok* a társulásban idegen behatolók, s ott többnyire csak gyéren, csökkent vitalitással fordulnak elő ; a szukcesszióban gyakran az előző társulás reliktumaiaként.

A karakter-fajok szerepében az asszociáció fontos szintetikus-jellemvonásai nyilvánulnak meg, főleg ott, ahol az asszociációk határozott ökológiai vagy elterjedés szerinti különbsége állapítható meg. A karakter-fajok társulási jelentőségét fokozza még az a körülmény, hogy sok esetben a mikroklímatis és talajökológiai viszonyokra, vagy pedig a szukcessziós változásokra utalnak. A különböző asszociáció-típusokban a makroklímatis, vagy regionális változások hatása alatt, olyan ökológiai viszonyok alakulnak ki, amelyekhez különösen az általános karakterfajok érzékenységük miatt sem alkalmazkodhattak. Az általános karakterfajok tehát az egész elterjedési területükön csak egy asszociációhoz vagy asszociáció-csoport) hűek. A karakterfajok így lényegesen eltérnek az állandó (konstans)-fajoktól, amelyek az asszociáció valamennyi állományában, míg az előbbieket csak egy asszociációban, de annak valamennyi individuumában találhatók meg. A lokális karakterfajok mindig csak kisebb területhez kötöttek.

A mennyiségi elemzéssel tehát, az asszociációnak a fajok tömeg viszonyaiból becsléssel nyerhető analitikus-jellemvonásait és az állandóságból, valamint a hűség fokozatai szerint számítható szintetikus-jellemvonásait határozhatjuk meg. Az ősszociáció, illetőleg genetikus maradványának a *fosszilis-asszociáció*-nak eredetét, települését és összetételét tekintve, szintén a tömeg viszonyokban rejlő analitikus-jellemvonások (gyakoriság, szóródás, sűrűség és társulóképesség) és a szintetikus-jellemvonások (állandóság és hűség értékei) nyújthatnak egyedül reális alapot ahhoz, hogy az asszociáció kialakulása, szerkezete és megmaradása folyamán érvényesült környezeti



## Fosszilis-Asszociáció felvétel.

## I. Minőségi (kvalitatív) elemzés.

1. *A fajok meghatározása*  
(fajnévsor, flóra-fauna lista).
2. *A fajok térbeni megoszlásának meghatározása:*
  - a) egy üledékréteg, üledék-közet típus állományai-ban;
  - b) rétegcsoport állományai-ban;
  - c) primér-, szekundér, mikrorétegzés szerint;
  - d) réteg szintekben (alsó-, középső-, felsőszint) a szerveződés stádiumai (iniciális-, kulminációs- és terminális stádium) szerint;
  - e) időszakos változások (aszpektusok) szerint a mikrorétegzés alapján, (a fajok ökológiai jellegét életformák alapján);
  - f) szukcessziók — primér szukc. (ökogenetikus tényezők: ökológiai, edafikus stb., autogenetikus tényezők), klimatikus szukc. szerint.
3. *A fajok időbeni megoszlásának meghatározása:*
  - a) üledék-közetképződés ritmusa, cyklusa szerint;
  - b) a földtani időszakok stb. szerint.

## II. Mennyiségi (kvantitatív) elemzés.

1. *A fajok tömegviszonyainak meghatározása*

a) Gyakoriság (Abundancia, <i>A</i> )	b) Szóródás (Diszperzió, <i>D</i> )
5. igen nagyszámú ... 50—100%	5. uralkodó ..... 75—100%
4. nagyszámú ..... 30— 50%	4. tömeges ..... 50— 75%
3. gyakori ..... 10— 30%	3. gyakori ..... 25— 50%
2. szórványos ..... 5— 10%	2. szórványos ..... 5— 25%
1. igen ritka ..... — 5%	1. ritka ..... 5%-nál kevesebb.

c) Társulóképesség (Szociabilitás, <i>S</i> )	d) Sűrűség (Frekvencia, <i>Fr</i> )
5. nagy seregekben,	lokálisan állandó ..... 80—100%
4. telepekben,	lokálisan járulékos ... 20— 80%
3. foltokban,	lokálisan véletlen .... —20 %
2. kis csoportokban,	
1. egyenként.	

Az *A*-, *D*-, *S*-, *Fr*-becslési értékek  
analitikus jellemvonások.

2. *Állandóság*  
(Konstancia, *K*)

5. konstans-fajok, állományok ... 80—100%-ban
4. subkonstans-fajok ..... 60— 80%-ban
3. járulékos (accessoricus) .. 40— 60%-ban
2. sub-accessoricus faj 20— 40%-ban
1. véletlen accidens faj .. — 20%-ban

3. *Hűség*  
(Fidelitas, *F*)

5. általános (regionalis) karakter-fajok,
4. helyi (lokalis) karakter-fajok,
3. különböző asszociációkban, de egyhez kötött karakter-fajok,
2. kísérő-fajok (euryöcikus-fajok),
1. véletlen-(accidens)fajok.

A *K*-, *F*-értékek  
szintetikus jellemvonások.



hatások genetikus összefüggéseit, másodsorban pedig valamely üledéktípus kövületkészletének társulási értékét megállapíthatjuk. A fosszilisasszociációnak egységesen keresztülvitt elemzésével nyerhetünk bepillantást azokba a folyamatokba is, amelyek az ősszociációkat létrehozó, megváltoztató dinamikus valamint az összetartó, állandósító társulási erők nyomán végbementek. (V. táblázat).

### A FOSSZILIS-ASSZOCIÁCIÓ FELVÉTELI EREDMÉNYEINEK KIÉRTÉKELÉSE

A foszilitársulás felvételére vonatkozó fejtegetések során, főleg a társult fajok különböző szempontok szerinti értékközatainak megállapításával foglalkoztunk. Az őstársulástani folyamatok megismerésében elvi fontosságú az észlelés adatainak rendszeres elemzése, egységes feldolgozása, csak az segítheti elő a foszilitársulás elhatárolásának és környezeti összefüggéseinek feltárására törekvő vizsgálatokat. A foszilitársulás fajainak analitikus és szintetikus jellemvonásai alapján, az őstársulásnak az életközösségekben betöltött szerepét általánosságban felvázolhatjuk. A különböző fosszilisasszociációk rendszeres felvétele (kvantitatív- és kvalitatív elemzés), az értékek összehasonlítása és megfelelő kiértékelése, messzemenő földtani vonatkozású következtetésekre (ősföldrajzi, reálisabb kormeghatározásra stb.) is jogosítanak.

Az őstársulástani kutatás a földtani adottságok figyelembevételével, az üledékréteg összetételének, szerkezetének, kifejlődésének, korviszonyainak és térbeli megjelenésének (település) részletekbe menő megállapításából indul ki. Az üledék összetétele és rétegződése a társulás elemeinek térbeli helyzetéről tájékoztat, s kedvező esetben a társulás életfolyamatában a szerveződés változásainak, az időszakos átalakulásoknak (aszpektus, szukcesszió) kifejlődésbeli megismeréséhez vezet. Az állományokban jelentkező fajok tömegviszonyaiban rejlő analitikus és szintetikus jellemvonások a társulás elhatárolását teszik lehetővé. Az őstársulástani kutatások alapvető követelménye az, hogy az üledékréteg (-csoport, -összlet) minél több feltárásában törekedjünk az üledék anyagára és kövület állományára, keletkezésére, térbeli megjelenésére és ökológiai jellegére vonatkozó egységes észleléseket, a társulástani szempontok mértékében elvégezni. Az oknyomozó őstársulástani kutatásoknak az összehasonlítások és a különböző irányú értékelések érdekében elsőrendű feladata rendszeres észlelésekkel biztosítani, az asszociációnak minőségi és mennyiségi elemzésén nyugvó felvételét. Különös gondot kell fordítanunk őstársulástani és földtani szempontból a mennyiségi elemzés rendszeres kivételére, mert csak ez alapon sikerülhet a társult fajok társulási értékének, a társulás elhatárolásának és a környezettel való kapcsolatainak megismerése, valamint rétegtani reális felhasználásuk. A vázoltakban domborodik ki az őstársulástani kutatás módszerének lényege és jelentősége.



A fosszilisasszociáció felvétel mennyiségi elemzésével főleg az állandó (konstans) és az asszociációhoz hű karakter-fajok szerepének tisztázására törekszünk. A gyakoriság (abundancia) értékei egy üledékréteg egy állományában, a faj egyéniségének arányát a többi faj egyéniségéhez viszonyítva fejezik ki. A szóródás (diszperzió) értékei ugyanazon üledékréteg különböző pontjain felvett állományok összevont adatait foglalják magukban. A társulóképesség (sociabilitas) értékei a fajoknak az élettéri viszonyoktól függő, illetőleg a taphocönózisból eredő eloszlását adják meg. A sűrűség (frekvencia) értékei pedig valamely fajnak az egyes állományokon belüli állandóságát (lokális) határozzák meg; egyben az asszociáció-individuum homogenitásának jellemzésére szolgálnak. Az egyes állományok szerkezetét jellemző sűrűség értékeknél fontosabbak az összes állományokból megállapítható, a társulás összetételét és homogenitását kifejező állandóság értékei. Az állandó-fajok a társulás organizációjában a legfontosabb elemek, amelyek a társulás és az alatti egységek egymáshoz való viszonyát is meghatározzák. Az egyes állandóság (konstancia) fokozatokba tartozó fajok arányszámait a szerkezeti-spektrum-ban rögzíthetjük (diagrammban is ábrázolhatjuk). A fajoknak az egyes asszociációkhoz vagy asszociáció-csoportokhoz való kötöttségét a hűség (fidelitas) fokozataival fejezzük ki. Az általános és lokális karakterfajoknak van a legnagyobb társulási jelentőségük; gyakran utalnak a társulás fejlődéstörténetére. A D, S és Fr becslési értékekből a fajok tömegviszonyaira vonatkozó analitikus-jellemvonásokat a K és F értékekből a társulás szintetikus-jellemvonásait határozzuk meg. A fosszilitársulásokat az általános karakterfajokról nevezzük el, de erre a célra felhasználhatók azok a fajok is, amelyeknek K 5 vagy D5 értéke van.

A tisztabereki és a tardi állami mélyfúrásokkal feltárt neogén néhány jellemző fosszilisasszociáció fajainak a gyakoriság (abundancia, A) és a szóródás (diszperzió, D) értékeit sorolom fel a következőkben.

A tisztabereki alsópannon felső-szintjében 737·8—738·1 m közé települt márgás agyag (pH = 9·4, CaCO<sub>3</sub> = 5·5%, MgCO<sub>3</sub> = 3·9%) jellemző asszociációja:

*Cytheridea pannonica*-assoc.

	A :
<i>Cytheridea pannonica</i> Méhes .....	4
<i>Cytheridea</i> sp. ....	4
<i>Paracypris</i> (Aglaia) sp. ....	2
<i>Cythereis bipunctata</i> Zal. ....	2
<i>Cythere oblonga</i> Zal. ....	1

A tisztabereki alsópannon felső-szintjében a 738·1 — 740·15 m közti homokos-agyag komplexus (pH = 8·6, 9·2, 9·9; CaCO<sub>3</sub> = 0, MgCO<sub>3</sub> = 2·2%) társulásainak összevont szóródás értékei:



	D :
<i>Cytheridea pannonica</i> Méhes .....	4
<i>Cyprideis sulcata</i> Zal. ....	3
<i>Cythereis tenuistriata</i> Méhes .....	3
<i>Cyprideis hungarica</i> Zal. ....	1
<i>Cytheridea punctillata</i> Brady .....	1
<i>Cythereis bipunctata</i> Zal. ....	1
<i>Loxoconcha subrugosa</i> Zal. ....	1
<i>Cythere oblonga</i> Zal. ....	1

A tisztabereki alsópannon felső-szintjében a 740·3—740·5 m közé települt márgás agyagra ( $pH = 8·7$ ;  $CaCO_3 = 7·8\%$ ,  $MgCO_3 = 3·5\%$ ) jellemző társulás fajainak gyakoriság értékei :

*Cyprideis sulcata*-assoc.

	A :
<i>Cyprideis sulcata</i> Zal. ....	4
<i>Cytheridea punctillata</i> Brady .....	3—4
<i>Cytheridea pannonica</i> Méhes .....	3
<i>Herpetocypris reticulata</i> Zal. ....	1
<i>Cythereis tenuistriata</i> Méhes .....	1
<i>Cythere oblonga</i> Zal. ....	1
<i>Loxoconcha Dudichi</i> Zal. ....	1

A tisztabereki alsópannon alsó-szintjében a 902·05—904·50 m közti márgás agyagok ( $pH = 9·5$ ,  $9·3$ ,  $8·3$ ;  $CaCO_3 = 13·0\%$ ,  $6·3\%$ ,  $26·3\%$ ,  $7·4\%$ ,  $MgCO_3 = 3·4\%$ ,  $3·3\%$ ,  $2·8\%$ ,  $3·2\%$ ) jellemző asszociációinak szóródás értékei :

	D :
<i>Cytheridea punctillata</i> Brady .....	5
<i>Cytheridea pannonica</i> Méhes .....	4
<i>Cytheridea</i> sp. 1 .....	1
<i>Cytheridea</i> sp. 2 .....	1

A tisztabereki alsópannon felső- és alsószintjére jellemző asszociációk A és D értékei alapján a fajoknak állandóságára következtethetünk. A felső-szint márgás agyagjaiban megőrzött állományok állandó (konstans) faja a *Cytheridea pannonica* Méhes, amely tömegesen fordul elő ( $D = 4$ ). Feltűnő a csak néhány állományban jelentkező *Cythereis bipunctata* Zal.  $A = 2—3$  értékű gyakorisága. A  $D = 1$  értékű fajok közül : a *Cythere oblonga* Zal, és a *Loxoconcha subrugosa* Zal. a társulások véletlen elemeinek tekinthetők. Az alsópannonikum felső-szintjének mélyebb részében a *Cyprideis sulcata* assoc. igen jellemző sajátosságokat mutat. A *Cyprideis sulcata* Zal. tömeges előfordulásához hasonlóan, a *Cytheridea punctillata* Brady is  $A = 4$  körüli értékkel fordul elő. E két fajnak társulási szerepe különösebb figyelmet érdemel, mert a legmagasabb gyakoriság értéküket éppen abban az asszociációs-individuumban érik el, amely egyúttal az alsópannon felső-szintjének a fauna kulminációjával esik egybe.

A tisztabereki szármátikum felső-szintjében, ahol a brakkvízi társulásokra jellemző elemek már teljesen kipusztultak, az alsópannon alsó-szintjére jellemző fajok társaságában, mint igen fontos fáciesjelző *Amplocypris*-fajok többnyire csak alacsony abundancia értékekkel jelentkeznek. Így pl. az



1089·40—1105·70 m közti márgás agyagban ( $pH = 8·8$ ,  $CaCO_3 = 16·2\%$  és  $a MgCO_3 = 0$ ), *Limnocardium simplex* Fuchs, *Limnocardium syrmienne* R. Hoern., *Limnocardium baraci* Brus. társaságában az Ostracoda-fajok gyakoriság értékei :

Cyprideis sulcata — Amplocypris assoc.

	A :
<i>Cyprideis sulcata</i> Zal. ....	5
<i>Amplocypris</i> sp. ....	3
<i>Cytheridea</i> sp. (a) ....	2
<i>Cytheridea punctillata</i> Brady ....	1
<i>Cythereis biornata</i> Zal. ....	1
<i>Amplocypris villosa</i> Zal. ....	1
<i>Amplocypris minuta</i> Zal. ....	1
<i>Amplocypris subacuta</i> Zal. ....	1
<i>Amplocypris marginata</i> Zal. ....	1
<i>Amplocypris venusta</i> Zal. ....	1
<i>Xestoleberis adovalis</i> Zal. ....	1

A tisztabereki szármátikum felső-szintjében az 1109·60—1110·20 m közé települt márgás agyagban ( $pH = 8·7$ ,  $CaCO_3 = 13·7\%$ ,  $MgCO_3 = 3·9\%$ ) egy lényegében hasonló összetételű asszociáció töredék volt felismerhető :

Cyprideis sulcata — Amplocypris assoc.

	A :
<i>Cyprideis sulcata</i> Zal. ....	4
<i>Amplocypris</i> sp. ....	2
<i>Cythereis punctillata</i> Brady ....	2
<i>Amplocypris</i> sp. ....	1
<i>Cythereis</i> sp. ....	1

A tisztabereki szármátikum felső-szintjében az 1110,40—1143,80 m közti márgás agyagban ( $pH = 9·0$ ,  $CaCO_3 = 12·6\%$ ,  $MgCO_3 = 4·5\%$ ) *Limnocardium Lenzi* R. Hoern., *Limnocardium symplex*) Fuchs, *Limnocardium syrmienne* R. Hoern. és *Congeria ornithopsis* Brus. társaságában jelentkezett a :

Cyprideis sulcata — Amplocypris marginata assoc.

	A :
<i>Cyprideis sulcata</i> Zal. ....	3
<i>Amplocypris marginata</i> Zal. ....	3
<i>Cytheridea</i> sp. (a) ....	2
<i>Cytheridea punctillata</i> Brady ....	3
<i>Amplocypris</i> sp. (a) ....	3
<i>Amplocypris</i> sp. (b) ....	2
<i>Herpetocypris</i> sp. ....	1
<i>Pontocypris</i> sp. ....	1

A tisztabereki szármátikum felső-szintjében az 1266·60—1290·90 m közé települt márgás agyagban :



*Amplocypris sincera* — assoc.

	A :
<i>Amplocypris sincera</i> Zal. ....	4
<i>Amplocypris minuta</i> Zal. ....	3
<i>Amplocypris sinuosa</i> Zal. ....	3
<i>Amplocypris marginata</i> Zal. ....	3
<i>Amplocypris globosa</i> Zal. ....	2
<i>Amplocypris angulata</i> Zal. ....	2
<i>Amplocypris saccula</i> Zal. ....	1
<i>Amplocypris tenuis</i> Zal. ....	1
<i>Thaminocypris declinata</i> Zal. ....	1

valószínűleg az *Amplocypris*-fajok társulásának a kulminációját jelzik, a felső-szint subbrakk élettérben.

A tardi alsópannon felső-szintjében a 95·60—100·20 m közé települt márgás agyagokban (pH = 7·7, 7·9; CaCO<sub>3</sub> = 15·94%, 22·80%, 18·16%, a MgCO<sub>3</sub> = 3·31%, 3·05%, 3·02%) :

*Herpetocypris reticulata* — assoc. (töredék) 95·60—98·00 m).

	A :
<i>Herpetocypris reticulata</i> Zal. ....	5
<i>Candona tardensis</i> Zal. ....	2
<i>Herpetocypris</i> sp. ....	1

*Herpetocypris reticulata* — assoc. (98·00—100·2 m).

	A :
<i>Herpetocypris reticulata</i> Zal. ....	5
<i>Candona tardensis</i> Zal. ....	4
<i>Cypris hieroglyphica</i> Méhes ....	3
<i>Candona</i> sp. ....	2
<i>Herpetocypris</i> ....	1

A *Herpetocypris reticulata* -assoc. fajainak szóródási összevont értékei :

	D:
<i>Candona tardensis</i> Zal. ....	5
<i>Herpetocypris reticulata</i> Zal. ....	4
<i>Herpetocypris</i> sp. ....	3
<i>Cypris hieroglyphica</i> Méhes ..	2
<i>Candona</i> sp. ....	1

A tardi alsópannon felső- és alsó szintjének a határán a 114·0—117·2 m közti márgás agyagban (pH = 7·6; CaCO<sub>3</sub> = 8·76%, MgCO<sub>3</sub> = 2·64%, 3·54%) :

*Cytheridea pannonica* — assoc.

	A :
<i>Cytheridea pannonica</i> Méhes .....	4
<i>Cyprideis sulcata</i> Zal. ....	3
<i>Cytheridea</i> sp. ....	2
<i>Cytheridea tenuistriata</i> Méhes .....	2
<i>Herpetocypris reticulata</i> Zal. ....	1
<i>Cythereis sarmatica</i> Zal. ....	1



## Cyprideis sulcata — assoc.

	A :
<i>Cyprideis sulcata</i> Zal. ....	4
<i>Cytheridea punctillata</i> Brady .....	3
<i>Cytheridea pannonica</i> Méhes .....	3
<i>Cytheridea hungarica</i> Zal. ....	3
<i>Herpetocypris reticulata</i> Zal. ....	1

A tisztabereki és a tardi alsópannon felső-szintjében az állandó és jellemző fajokkal elhatárolható *Cytheridea pannonica*-assoc.-ok szerkezete lényegében egymással megegyezik. A *Cytheridea pannonica* Méhes tömeges előfordulásban, azonos gyakoriság ( $A = 4$ ) értékeivel talán konstans fajnak fog bizonyulni. Az  $A = 3-4$  értékűek subkonstans, míg a többiek többnyire  $D = 1$  értékeik alapján véletlen (accidens) fajoknak tekinthetők. A fajösszetételben eltérő társulásokat egy asszociációhoz tartozóknak kell vennünk, mert szerkezetükben azonosak. A *Cyprideis sulcata* Zal. az alsópannonnak általában a lúgos eltolódásokat mutató üledékek gyakori fajának bizonyult, míg a tardi alsópannonikum közel neutrális-sávon fekvő márgás agyagjaiban még feltűnő gyakorisággal fordul elő, s így subkonstans-fajnak vehető. A *Cyprideis sulcata*-assoc.-ok megegyezése a tisztabereki és a tardi alsópannon felső-szintjében határozottnak bizonyult, úgy szerkezetben, mint a fajok állandóságát tekintve. A részletesebb és regionálisan kiterjeszhető kvantitatív elemzés során, bizonyára ki fog tűnni, hogy az alsópannon felső-szintjének mélyebb részeiben, ahol a márgás agyagok  $pH = 8.7-7.6$  értékekkel bázikus — subbázikus sávon diagenizálódtak és fosszilizálódtak, a *Cyprideis sulcata*-assoc. a fajoknak nem véletlen, hanem állandó, szerkezeti- és biológiai spektrumában megismétlődő, ökológiai és társulástani jellemvonásait tekintve pedig, törvényszerűségektől meghatározott társulása volt. A *Cyprideis sulcata*-assoc.-ot az alsópannon alsó-szintjére rétegtani szempontból is igen jellemzőnek ítélni lehet, mert az eddigi vizsgálatok szerint, a keretét determináló állományok fajösszetétele is a társulás állandósultságára, tehát egyensúlyi állapotban való rögzítődöttségre utalnak és mi sem mutat arra, hogy a szerveződés kezdeti stádiumában vagy valamely más stádiumban átmenetben volna. A *Cyprideis sulcata*-assoc.-ot eredetére nézve, tekintettel a konstans és subkonstans fajok társulási szerepére, a felső-szármatikum *Cyprideis sulcata* -*Amplocypris* assoc.-val szoros kapcsolatba hozhatjuk. Kétségtelen bizonyítékot szolgáltat ez a körülmény is arra, hogy a Kárpát-medencében az alsópannon és a szármátikum között fokozatos, határozott átmenet van.

A fosszilisasszociáció felvétel anyagára vonatkozó kvantitatív elemzés adatait ú. n. asszociációs-táblázat-ban foglalhatjuk össze. Ugyanazon korú és típusú üledékrétegekből vett állományok fajainak megfelelő értékei vonhatók csak össze, megadva a felvételek számát és helyét (a réteg alsó-, közép- és felső-szintje szerint). A társulási elemek névsorához fűzzük az analitikus-jellemvonásokat jelző gyakoriság és szóródás ( $A$  és  $D$ ), a szintetikus jellemvonásokat



rejtő K értékeket. Ezután a  $D = 1$  és  $K = 1$  értékű fajokat soroljuk fel. Végül feltüntetjük a fajok megoszlását : az üledéktípus rétegzése (a kvalitatív elemzés útján kapott adatokkal) és a geológiai időszakok szerint.

### Asszociációs-táblázat

(minta)

1. Felvételek (állományok) száma : 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10.
2. Felvételek helye : .....
3. Asszociációs elemek névsora, D és K értékeikkel.
4. Fajok névsora ( $D = 1$  és a  $K = 1$  értékűek).
5. Szerkezeti-spektrum : K5, K4, K3, K2 és K1 konstancia fokozatba tartozó fajok százalékos megoszlásával.
6. Ökológiai v. biológiai-spektrum : a fajcsoportoknak hány %-a tartozik az életformákhoz, ökológiai vagy az asszociációs fajcsoportok szerint.
7. Asszociációs elemek megoszlása :
  - a) üledéktípus makro-mikrorétegzése (a szerveződés, időszakos változások, szukcesszió) ;
  - b) az üledékképződés ritmusa, cyklusa ;
  - c) a földtani időszakok szerint.

A társulás szerkezetére a szintetikus-jellemvonások közül az egyes konstancia fokozatokba tartozó fajok megoszlása különösen szemléltető. A konstans fajok százalékos megoszlása adja meg a társulás szerkezeti-spektrumát, amit az asszociációs-táblázatban értékesítünk. A szerkezeti-spektrum adatainak áttekintését megkönnyíthetjük, ha azokat ú. n. szerkezeti táblázat-ban vagy diagram-ban rendezzük (minta a 9. ábra).

Asszociáció	K 1—5 értékesoportba sorolt fajok				
	K1 0—20%	K2 20—40%	K3 40—60%	K4 60—80%	K5 80—100%

9. ábra

Igen jellemző vonások rögzíthetők a társulás ú. n. ökológiai v. biológiai-spektrum-ában, mely bizonyos életformák szerint csoportosított fajoknak százalékos megoszlásával határozható meg.



Az asszociációstér ökológiai viszonyaihoz való alkalmazkodás a fajok megjelenési formájában nyilvánul meg. Életformának nevezik azt a megjelenési módot, mely a fajok sokoldalú alkalmazkodási képességére vezethető vissza. Az életforma tulajdonképpen a fajokon (egyéneken) végzett vizsgálatok eredménye, tehát az idiobiológiai fogalom, de felhasználható a társulás ökológiai-spektruma felvázolására. Az életformák ugyanis synbiológiai vonatkozásba állíthatók, ha azt vizsgáljuk, hogy egy bizonyos fajcsoport tagjai közül, hány tartozik százalékosan az alap életformákhoz. Az alap életformák összesége az *életforma-rendszer*. A növénycoenológiában leghasználatosabb a *Raunkier*-féle, mely a különböző növénycsoportokat 9 életforma keretébe sorolja. Az egyes társulások ökológiai-spektruma sokoldalú vonatkozásait tekintve, a társulástani kutatásoknak jelentős segítséget nyújthat. Következtethetünk belőle a társulás ökológiai viszonyaira, de felhasználhatjuk a társulások életének, szerveződésének, változásainak stb. vizsgálatánál, valamint a társulások rendszerező csoportosításánál. A fosszilis-asszociációk fajaira vonatkozó életforma-rendszer kidolgozása és az ökológiai-spektrum kérdése még megoldásra váró probléma. A fajok ökológiai szempontból rendszertani stb., míg társulástani vonatkozásban csakis az asszociációs szerepükben csoportosíthatók. Az előzők során ismételten rámutattunk az asszociáció-individuumnak synbiológiai szemléleten nyugvó részletes megismerésének fontosságára, úgy társulástani, mint rétegtani szempontból. Az őstársulások kutatása azonban nem szorítkozhat a fajoknak pusztán statisztikai módszerrel megállapítható szociológiai értékelésére, hanem a környezeti összefüggések egységes vizsgálatával törekszik a társulások életviszonyainak tisztázására. Ha valamely társulás ökológiai-spektrumát csak statisztikai módszer alkalmazásával, a fajok szintetikus listájából számítjuk ki, vagyis a D értékek középértékét és az állandóság értékeit, esetleg más szintetikus vagy analitikus értékek közepét adjuk meg, akkor számításunkban két hibaforrás jelentkezik. Kitűnik ez abból is, ha figyelembe vesszük azt, hogy a szintetikus lista keretét a gyakori *accidens*, vendég vagy idegen faj felsorolása erősen kitágítja. Az egyik hibaforrást az okozza, hogy a fajok számának százalék adatában a mennyiségi megoszlás hiányzik és így a speciális életformát mutató, esetleg nagy tömegben jelentkező egy faj, háttérbe szorul a közönséges életformájú, ritkán vagy szorványosan előforduló több fajjal szemben. A másik hibaforrásra az a tapasztalat vezet, hogy ugyanazon üledéktípusnak ritka az olyan állománya, mely új fajjal a szintetikus lista névsorát ne szaporítaná. Ha pl. egy állományban a gyakori és az állandó fajokon (D, K magasabb értékkel) kívül néhány más faj, a következő állományokban ezek mellett különböző, de mind *accidens* és idegen elem jelentkezik, akkor végeredményben az egy állomány D, K %-os értékéhez viszonyítva több vagy az összes állományok értékeinek összesítéséből más és más D, K %-os értékeket kapunk. Minél több állomány értékeit összesítjük tehát, annál több új fajt kell értékelnünk, annál kisebb lesz a jellemző fajok százalékos értéke. Az öko-







kező üledékrétegre, rétegcsoportra vagy rétegösszletre szerkeszthetők. A hasonló korú és kifejlődésű rétegek több feltárásában megállapított biotopszelvények összehasonlításával már reális regionális rétegtani következtetéseket vonhatunk le. A biotopszelvényben az adatok három csoportját állítjuk be. Az adatok első csoportja az asszociációs terek ökológiai jellegéről és a kausto-akaustobiolitok (pirit!) szerepéről ad tájékoztatót; a második csoportja az egymást felváltó társulások vezető elemeiről, a D és K értékeik szerinti sorrendben, s ezzel a társulásoknak a földtani időbeli változásait is rögzíthetjük. Végül az adatok harmadik csoportja, célszerű grafikonba állítva, az egymásra települt üledéktípusok pH és a karbonátok százalékos értékeinek eltolódásaiban, korrelatív összefüggéseket szemléltetünk, megadva az üledékretegek faunaszámát is, (melynek a számlálója a fajok egyénszámát és a nevezője a genuszok számát jelzi).

A fosszilisasszociációk felvétele az elemzési adatok értékelésénél és összevonásánál, az analitikus és szintetikus jellemvonások megállapításánál, lényegében a recens társulásokra vonatkozó módszereket követheti. Az ökológiai, társulástani tényezőknek térben érvényesülő hatásain kívül, az idő tényezővel bővülnek a fosszilisasszociáció kutatásánál felmerülő problémák. A társulások szerkezeti, életmódtani, szerveződési és társulási jelenségek mérlegelésénél tehát, tér és időbeli megállapításokat kell tennünk. Ez a kettős feladat döntően szabja meg a fosszilisasszociációk társulástani és földtani kutatásának irányát és módszerét. A ma élő társulások kutatásánál minden esetben rendelkezésre állnak az elhatároláshoz szükséges adatok, viszont az őstársulástani vizsgálatok teljes értékű asszociációs anyaghoz nem juthatnak. A fosszilitársulások szerkezeti- és életmódtani spektrumát döntően meghatározó synökológiai viszonyok és összefüggések megismeréséhez, egyedül az üledék és kővület állománya változásaiból, jellegéből való visszakövetkeztetéssel juthatunk, esetleg arról teljesen tájékozatlanok maradunk. Nem kisebb hátrányt jelentenek az állományok fajainak (egyedeinek) megtartási módjában mutatkozó hiányosságok, miért is többnyire olyan maradványokból kényszerülünk az eredmények leszűrésére, amelyek csak nagy vonásokban teszik lehetővé az ősasszociáció élettéri szerepének felvázolását. Az őstársulástani (palaeoecoenológiai) vizsgálatok eszményi célja, az őstársulások megjelenési formájának, az élettéri benső összefüggéseiknek megismerése, melyek az egykor élt fajok egymásközi és a közvetlen érdekerületükkel kapcsolatos kölcsönhatásokban nyilvánultak meg. Az őstársulástani kutatás módszerének egységes meghatározásával, nemcsak a további fejlődést biztosíthatjuk, hanem nélkülözhetetlen alapot teremthetünk az őslénytan szinte áttekinthetetlen adathalmazának átértékeléséhez, a lokális és regionális rétegtani viszonyok reális tisztázásához. Az őselettudományi újabb felfogás szerint ezt a célt a kutatóknak nem az idiobiológiai beállítottságával, hanem csakis az evolúciós synbiológiai szemléleten nyugvó asszociáció-vizsgálattal érhetjük el.



## IRODALOM

1. *Alechin, W. W.* : Ist die Pflanzenassoziation eine Abstraktion oder eine Realität? (Englers Botan. Jahrb. 1925.)
2. *Abel, O.* : Die Erforschung der vorzeitlichen Lebensraume. (Palaeobiologica, Bd. VII. H. 5—6, 1942.)
3. *Beklemischew, W. N.* : Die täglichen Migrationen der Wirbellosen in einem Komplex von Festlandbiocönosen. (Trav. Inst. Recherches Biol. Perm. VI. 1934.)
4. *Beklemischew, W. N.* : Der Organismus und die Biocoenose (zum Problem der Individualität in der biocoenologie). (Trav. Inst. Recherches Biol. Perm. I. 1928.)
5. *Braun—Blanquet, J.* : Pflanzensociologie. (Biol. Studien. 7. 1928.)
6. *Brundin, L.* : Die Coleopteren des Torneträskgebietes ; ein Beitrag zur Ökologie und Geschichte der Käferwelt in Schwedisch-Lappland. (Lund, 1934.)
7. *Dahl, Fr.* : Grundsätze und Grundbegriffe der biocönotischen Forschung. (Zool. Anz. 1908.)
8. *Dahl, Fr.* : Ökologische Tiergeographie. (Jena, 1921.)
9. *Dogiel, V.* : Quantative studies on terrestrial fauna. (An essay of quantitative analysis of the fauna of meadows.) (Russk. Zool. Zb., 4. 1924.)
10. *Dogiel V. et Efremoff, G.* : Versuch einer quantitativen Untersuchung der Bodenbevölkerung im Fichtenwalde. (Trav. Soc. Nat. Leningrad. 55., 97—110, 1925.)
11. *Du Rietz, G. E.* : Vegetationsforschung auf sociationsanalytischer Grundlage. (Abderh. Hand. Biol. Arbeitsmeth. XI. 1930.)
12. *Ekman, S.* : Tiergeographie des Meeres. (Akad. Verl. Leipzig, 1935.)
13. *Franz, H.* : Grundsätzliches über tiersociologische Aufnahmemethoden, mit besondere Berücksichtigung der Landbiotope. (Biological Reviews, V. 14. 1939. Cambridge.)
14. *Hagmaier, A.* : Neue Untersuchungen in nordfriesischen Wattenmeer und auf den fisikalischen Austerbanken. (Wissen. Meeresunt. Abt. Helgoland, Bd. XVI. Abh. 6, 1926.)
15. *Hesse, R.* : Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. (Jena, 1924.)
16. *Kisselewitsch, K. A.* : Die Wolga-Kaspi-Fischerei. (Verh. Int. Verein Limnolog. Stuttgart, 1927.)
17. *Kühn, S.* : Eine neue kolorimetrische Schnellmethode zur Bestimmung des pH von Böden. (Z. Pflanzennahrung. 1930.)
18. *Lundquist, G.* : Bodenablagerungen und Entwicklungstypen der Seen. (Die Binnengewässer. Bd. II. 1927.)
19. *Lunbeck, J.* : Ergebnisse der quantitativen Untersuchungen der Bodentierwelt norddeutscher Seen. (Zeitschr. Fisch. 1926.)
20. *Naumann, E.* : Grundzüge der regionalen Limnologie. (Die Binnengewässer. 1932.)
21. *Nipkow F.* : Vorläufige Mitteilungen über Untersuchungen des Schlammabsatzes in Züricher-See. (Zeitschr. Hidrol. Arau, 1920.)
22. *Palmgrén, P.* : Zur Synthese Pflanzen- und tierökologischer Untersuchungen. (Act Zool. fenn. Helsingfors, 6. 1928.)
23. *Petersen, G.* : Hydro-geologische Studien auf Jasmund (Rügen). (Archiv f. Hydrobiol. Stuttgart, 1927.)
24. *Quenstedt, E.* : Beiträge zum Kapitel Fossil und Sediment vor und bei der Einbettung. (N. Jahrb. BB. 58. Pompeckij-Festband.)
25. *Reswoy, D. D.* : Zur Definition des Biocönose-Begriffes. (Russ. Hydrobiol. Z., 3. 1924.)
26. *Rzaska, J.* : Über die Ökologie der Bodenfauna im Seenlitoral. (Arch. Hydrob. Icht. Suwalki. Bd. 10. 1936.)
27. *Sernow, S.* : Zur Geschichte der Entwicklung der Limnologie in Russland und im Verbands der Social, Sowjet-Republiken. (Verh. Int. Verein Limnol. Stuttgart. 3. 1927.)
28. *Shadin, W. J.* : Untersuchungen über die Ökologie und Variabilität bei *Vivipara fasciata* Müll. (Monogr. Biol. Wolga-Station. Saratow, 1928.)
29. *Steinecke, F.* : Leitformen und Leitfossilien des Zehlanbruches. Die Bedeutung der fossilen Mikroorganismen für die Erkenntnis der Nekrocönosens eines Moores. (Botan. Arch. Bd. 19. H. 5—6. 1927.)



30. *Vernadsky, W. J.*: Geochemie. 1930.
31. *Wasmund, E.*: Die Verwendung biosociologischer Begriffe in der Biostratonomie. (Verh. N. Ver. Heidelberg. 16., 1929.)
32. *Wattenberg, H.*: Über die Sättigung an  $\text{Ca CO}_3$  und die anorganogene Bildung von Kalksedimente. (Ann. Hydrogr. u. Mar. Met. 1936.)
33. *Wüst, E.*: Die Pleistocänen Ablagerungen des Travertingebietes der Gegend von Weimar und ihre Fossilienbestände in ihrer Bedeutung für die Beurteilung des Eiszeitalters (Zeitschr. f. Naturw., Bd. 82, Leipzig. 1910.)
34. *Zalányi B.*: Bioszociológiai összefüggések a Nagyalföldi neogén medencében. (Magy. Földt. Int. Évi Jel. 1933—35. Budapest.)
35. *Zalányi B.*: Neogén Ostracoda-faunák rétegtani értékelése bioszociológiai összefüggéseik alapján. (Beszámoló a Magy. Földt. Int. vitaüléseinek munkálatairól. 1942. Budapest.)