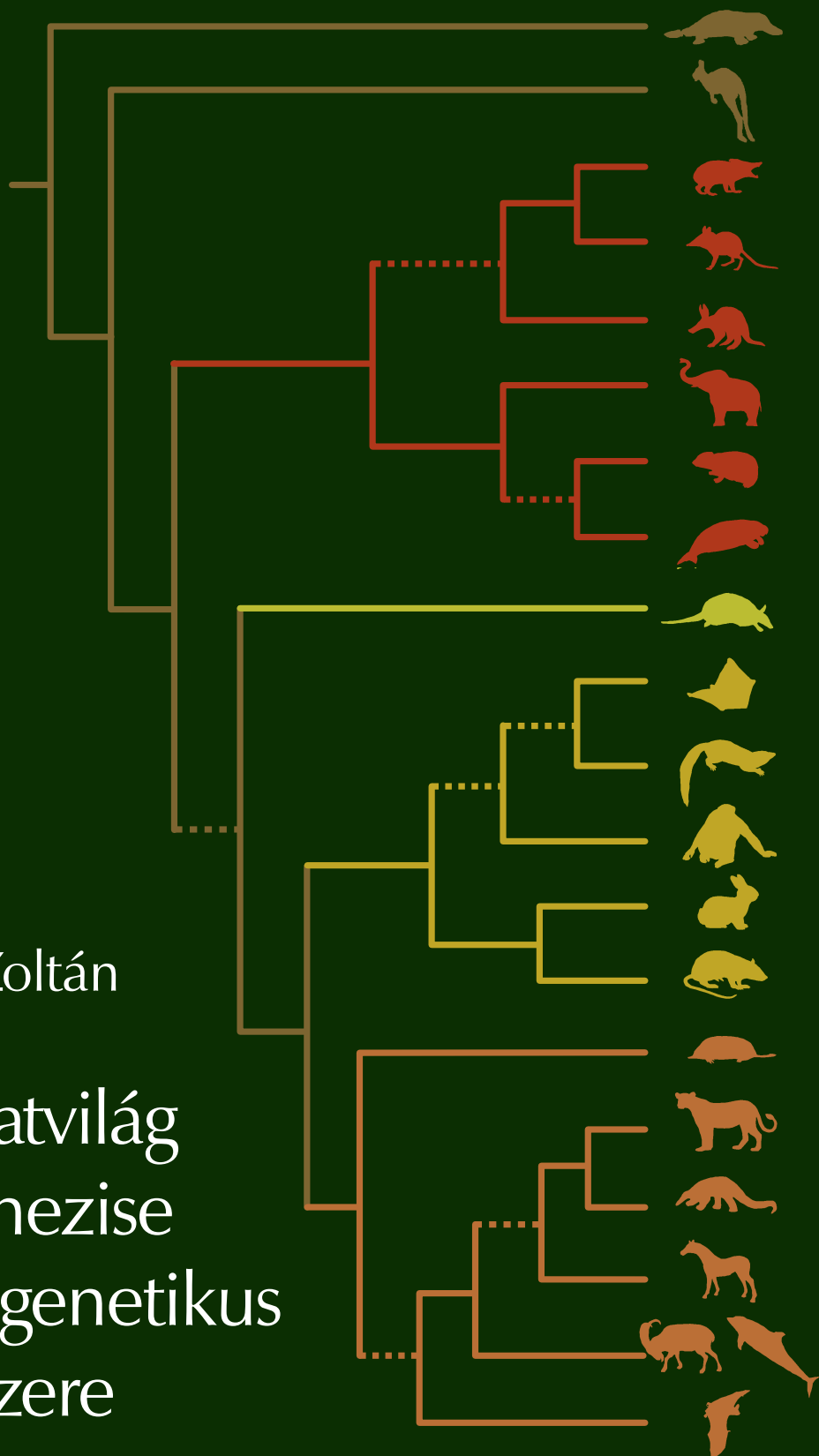


Varga Zoltán

Az állatvilág filogenezise és filogenetikus rendszere



AZ ÁLLATVILÁG FILOGENEZISE ÉS FILOGENETIKUS RENDSZERE

PARS KÖNYVEK

- Pecsenye Katalin (2006): Populációgenetika. Pars Kft., Nagykovácsi, 401 oldal, ISBN 963 06 0325 X
- Reiczigel Jenő – Harnos Andrea – Solymosi Norbert (2007): Biostatisztika nem statisztikusoknak. Pars Kft., Nagykovácsi, i-x + 455 oldal, ISBN 978 963 06 3736 7
- Izsák János – Szeidl László (2009): Fajabundancia-eloszlási modellek. Pars Kft., Nagykovácsi, i-x + 300 oldal, ISBN 978 963 88339 0 7
- Darvas Béla – Szerényi Gábor (2009): Enni vagy nem lenni? História kémiai és genetikai biztonságunkról. Pars Kft., Nagykovácsi, 216 oldal, ISBN 978 963 88339 1 4
- Papp, L. and Černý, M. (2015): Agromyzidae (Diptera) of Hungary. Volume 1. Agromyzinae. Pars Ltd, Nagykovácsi, 416 pp., ISBN 978 963 88339 2 1
- Papp, L. and Černý, M. (2016): Agromyzidae (Diptera) of Hungary. Volume 2. Phytomyzinae I. Pars Ltd, Nagykovácsi, 385 pp., ISBN 978 963 88339 3 8
- Papp, L. and Černý, M. (2017): Agromyzidae (Diptera) of Hungary. Volume 3. Phytomyzinae II. Pars Ltd, Nagykovácsi, 427 pp., ISBN 978 963 88339 5 2
- Varga Zoltán, Rózsa Lajos, Papp László és Peregovits László (szerk.) (2017): Zootaxonómia. Az állatvilág sokfélesége. Pars Kft., Nagykovácsi, ISBN 978 963 88339 4 5
- Tóth, M. (2017): Hair and fur atlas of Central European mammals. Pars Ltd, Nagykovácsi, 307 pp., ISBN 978 963 88339 7 6
- Reiczigel Jenő – Harnos Andrea – Solymosi Norbert (2018): Biostatisztika nem statisztikusoknak. 2. kiadás. Pars Kft., Nagykovácsi, i-x + 452 oldal, ISBN 978 883339 8 3
- Pecsenye Katalin (2018): Evolúciós kvantitatív genetika. Pars Kft., Nagykovácsi, 400 oldal. ISBN 978 615 81152 0 9
- Varga Zoltán (2019): Biogeográfia – az élet földrajza. Pars Kft., Nagykovácsi, 610 pp., ISBN 978 963 88339 9 0
- Bakonyi Gábor (2023): Ökotoxikológia szupraindividuális megközelítésben. Pars Kft., Nagykovácsi, 236 pp., ISBN 978 615 81152 2 3
- Rózsa Lajos (szerk.) (2024): A fajgazdagság vonzásában. Papp László 1946–2021. Pars Kft., Nagykovácsi, 192 pp., ISBN 978-615-81152-3-0
- Varga Zoltán (2024): Az állatvilág filogenezeise és filogenetikus rendszere. Pars Kft., Nagykovácsi, 214 pp., ISBN 978 615 81152 4 7

Az állatvilág filogenezise és filogenetikus rendszere

Varga Zoltán

Pars Kft, Nagykovácsi
2024

A kötet megjelenését a Magyar Tudományos Akadémia támogatta



Lektorok:
Dr. Rácz István András

Nyelvi lektor: Dr. Lőkös László

Szerkesztő: Peregovits László

Borító terv: Németh János
Grafika: Németh János és Peregovits László

ISBN 978-615-81152-4-7

DOI 10.18655/VargaFilogenet

Minden jog fenntartva, beleértve mű bővített, illetve rövidített változata kiadásának jogát. A kiadó írásbeli hozzájárulása nélkül sem a teljes mű, sem annak része semmilyen formában nem másolható, beleértve a digitális, mechanikai, xerográfia eljárásokkal való sokszorosítást is.

Megrendelhető

PARS Szoftverház Kft.
2094 Nagykovácsi, Balta u. 11.
E-mail: parskft@gmail.com

Nyomdai előkészítés: Pars Kft, Nagykovácsi
Nyomdai munkálatok: Primerate Kft, Budapest

Tartalomjegyzék

Szinopszis	7
Köszönetnyilvánítás	11
Az eukarióta szerveződés sejtteni és genetikai alapjai.	12
Az állatvilág eredete és filogenetikai tagolódása	20
Egy ősi filogenetikai oldalág: Ctenophora – bordásmedúzák.	30
Parazoa – álszövetes állatok	33
Eumetazoa – Valódi szövetes állatok	37
Bilateria – Háromcsíralemezű-állatok	44
Eubilateria (Nephrozoa) – Kétoldali-szimmetriájúak.	49
Lophotrochozoa – Csillóslárvájú állatok	50
Lophotrochozoa s. str. – Csillós-trochofórák (szűkebb értelemben)	58
Ecdysozoa – Vedlőállatok	77
Panarthropoda – Ízeltlábúak	83
Hexapoda (Insecta) – Rovarok	108
Deuterostomia – Újszájúak	120
Chordata – Gerinchúrosak	124
Tetrapoda – Szárazföldi gerincesek	133
Amniota – Magzatburkosak	140
Aves – Madarak	148
Synapsida – Egy-halántéklakúak	156
Primates – Főemlősök (hominizáció)	161
Filogenetika – fogalmak és értelmezések	177
Irodalomjegyzék.	187
Latin nevek mutatója	197

Szinopszis

Az állatvilág filogenetikus rendszeréről három magyar nyelvű forrásmunka vált hozzáférhetővé a közelmúltban. Nagy formátumú, igényes tipográfiai megjelenítésű könyvként vehettük kézbe az „Állatvilág sokfélesége” című munkát, a Papp László által évekkel ezelőtt kezdeményezett és szerkesztett „Zootaxonómia” jegyzet jelentősen átdolgozott és korszerűsített kiadását. Emellett a Szegedi Tudományegyetem és az egri Eszterházy Károly Katolikus Egyetem is kiadott egy-egy modern elektronikus zoológiai tananyagot. Mégis, a magyar nyelvű szakirodalomból mind a mai napig hiányzik egy olyan összefoglaló mű, amely az állatvilág filogenezisére vonatkozó ismereteinket a nemzetközi szakirodalom legújabb forrásai alapján tekinti át. Ez a – reményeink szerint – tan- és kézikönyvként egyaránt használható munka a fenti hiányt kívánja pótolni, filogenetikus szisztematikai megközelítésben, integratív szemlélettel.

Bebizonyosodott, hogy az összes jelenlegi eukarióta egy szimbiotikus eredetű, többszörös horizontális géntranszfer révén létrejött közös eukarióta ősből (LECA – *Last Eukaryote Common Ancestor*) fejlődött ki. Az eukarióta sejt szimbiotikus kialakulásában legalább három különböző prokarióta-eredetű komponensnek kellett részt vennie: a nukleo-citoplazmatikusnak (NCC), a mitokondriálisnak és a plasztisz-eredetűnek. Mivel a DNS-replikációval és a DNS-RNS transzkripcióval kapcsolatos gének Archaea-eredetűek, a szimbiotikus szerveződési folyamat „gazda”-szervezte Archaea lehetett. A legújabb, genomszintű vizsgálatok azt is megmutatták, hogy az Archaea-n belül melyik filogenetikai ág (Asgard-csoport) az, amely az Eukaryota testvércsoportjának bizonyult.

Az evolúció folyamán a genom két, nagy léptékű átrendeződésen ment keresztül:

- Az eukarióta genom és vele együtt egy új genetikai szabályozó rendszer létrejötté;
- Az eukarióta genom evolúciója során létrejövő új lehetőségek kibontakozása, főként az állatvilág Deuterostomia filogenetikai ágán, új gének és genetikai blokkok létrejöttének alábbi módjaival:
 - gén-, illetve géncsoport-duplikáció + mutáció,
 - korábbi gének feltagolódása új intronok beiktatódásával (*exon shuffling*),
 - korábban intronként át nem íródó szakaszok új exonokká válása,
 - az ún. „ritka” genomikai változások révén (lásd: molekuláris filogenetikai fejezet).

Ezzel együtt az is látható, hogy a Choanozoa + Animalia (beleértve Metazoa) testvércsoportját a tág értelemben vett gombák képezik, amelyeknek az életciklusa diploid és haploid szakaszokra tagolódik. Az állatvilágra – az előbbiekkal szemben – az jellemző, hogy életciklusukban nincs önálló *haploid életszakasz*, a haploidia az ivarsejtek redukciós osztódásai során következik be és a zigóta létrejöttéig tart. Az állatvilágra a *heterotrófia* mellett jellemzőek az *egyedfejlődés meghatározott stádiumai*, a *sejtek differenciálódása* és *kémiai mediátorokkal összehangolt működése*, a *hormonális és idegi szabályozás*, a *genetikailag meghatározott orális-aborális polaritás* és az *egyed integritását védő immunrendszer*. Az állatvilág evolúciója egyúttal a *szöveti-szervi differenciálódás* és az *egyediség (individualitás)* evolúciója is.

A Protostomia (összjáruak) mint összefoglaló elnevezés együttesen vonatkozik a csillóslárvájú állatokra (Lophotrochozoa) és vedlőállatokra (Ecdysozoa). A gasztruláció során létrejövő összaj (gastroporus) az egyedfejlődés során (rendszerint) a kifejlett állat szájníylásává alakul. A spirális barázdálódású csoportokra (Spiralia) a 64-sejtes állapotban meghatározódott (4d) mezoderma-öszejtből létrejövő teloblasztikus mezoderma-képződés a jellemző (pl. Mollusca, Nemertea, Annelida), a radiális barázdálódású csoportoknál viszont a mezoderma enterocöl mezodermaképződéssel, gastrodermális tasakokból jön létre. Ez az egyedfejlődési különbség egyben a szelvényesség kialakulását is meghatározza, a szelvényesség genetikai alapjai (*HOX* géncsoport, lásd: Lophotrochozoa törzsek egyedfejlődése) azonban nemcsak a szelvényezett, hanem a nem-szelvényes alapfelépítésű csoportokban is megvannak.

Molekuláris filogenetikai elemzések alapján a Protostomia-k két főirányra tagolódnak: (i) a trochophora lárvájú (Nemertea, Annelida, Mollusca, a lárvaalak gyakran módosul!) és a tapogatókoszorús (*lophophor*) szűrő táplálkozású (Brachiopoda, Bryozoa, Phoronida) Lophotrochozoa-ra, és (ii) az egyedfejlődés során a kutikulájukat hormonálisan szabályozott módon ismételtelen levedlő Ecdysozoa-ra (pl. Nematoda, Priapulida, Tardigrada, Arthropoda).

A könyv emellett kiemelt figyelmet szentel azoknak az állatcsoportoknak, amelyek evolúciója során a legnagyobb faji és organizációs sokféleség jött létre (ízeltlábúak, ezen belül főként a rovarok), illetve azoknak, amelyek a legbonyolultabb idegi és szociális viselkedési mintázatokat jelenítik meg (madarak, emlősök, beleértve fajunkat, a *Homo sapiens*-t is).

A rovarvilág fejlődéstörténete, különösen a tökéletes átalakulással fejlődő rendek evolúciója szorosan kapcsolódik a szárazföldi növényvilág, ezen belül a zárvatermők fejlődéstörténetéhez. Mindkét nagy filogenetikus egység fajgazdagságának kibontakozásában vannak szekvenciális és koevolutív összefüggések. Ez különösen nyilvánvalóvá válik, amikor az Alsó-középső Krétában* a Föld növényzetében egyre inkább a zárvatermők veszik át az uralmat, a teljes átalakulású „nagy” rovarrendek „modernizálódásával” együtt. A rovarvilág faji sokféleségének mintegy 85%-át (~800 ezer faj) a tökéletes átalakulású rovarok alkotják, olyan megoszlásban, hogy ez a fajváltozatosság döntően a „négy nagy” rovarrendre esik, ezek a bogarak (Coleoptera), a hártýásszárnyúak (Hymenoptera), a lepkék (Lepidoptera) és a kétszárnyúak (Diptera). Megjegyzendő, hogy az ezekhez a rendekhez tartozó nemzetségek és fajok túlnyomó többsége az evolúciósan leszármazottabb családokat képviseli, amilyenek pl. a növényevő bogarak családjai, a nyelespotrohú hártýásszárnyúak (Apocrita), a kettős-ivarníylású lepkék (Ditrysia) és a fejlettebb, pupáriumképző légycsaládok.

A Deuterostomia filogenetikai ágon belül kiemelten foglalkozunk a madarak és az emlősök filogenezisével kapcsolatos, az elmúlt egy-másfél évtizeden belül elért eredményekkel. A madarakat ma a Theropoda dinoszauruszok mintegy 150 millió éve kialakult fejlődési ágának tekintjük. Más, kihalt „tollas” dinoszauruszokkal

* A földtörténeti korokat – a földrajzi nevekhez hasonlóan – következetesen nagy kezdőbetűvel írjuk, mivel alapvetően tulajdonnév-jellegűek, emellett gyakran az adott kor rétegeinek földrajzi neveiből származnak (lásd: Kambrium, Perm, Jura stb.).

szemben, a madarak a gerincesek egyik legsikeresebb, egyben a szárazföldi gerincesek legfajgazdagabb csoportját alkotják. A közelmúltban – főleg Kínából – több olyan lelet került elő, amely a madarak jellegeinek a korai megjelenését dokumentálja. A jelenleg élő madárfajok két fő filogenetikai irányra tagolódnak. A Palaeognathae-ra az ősi, „hüllőszerű” (Archosauria) koponya jellemző. Korábban úgy vélték, hogy a Palaeognathae-k a Gondwanán alakultak ki, mivel szinte az összes jelenleg élő fajuk a déli féltekén él. Ezt a feltételezést cáfolták az északi-féltekei Paleocén kori, röpképes Palaeognath madarak leletei. Testvércsoportjukba a Neognathae-ba tartozik a jelenleg élő madarak túlnyomó többsége. Legtöbb jellegük adaptív, ezért sok köztük a konvergencia („vízimadarak”, „ragadozók” stb.), illetve a rokon csoportok esetenként erősen eltérő külsejűek (lásd: „Laro-Limicolae” – sirályok, alkák, parti madarak). A Passeriformes rend minden egyéb csoportot felülmúló radiációját meghatározó, különösen jelentős tektonikai folyamat volt a Wallacea kiemelkedése, illetve a Hengduan–Himalája hegységrendszer felgyűrődése.

Az emlősök nagy radiációjából a méhlepényes emlősök érték el a legnagyobb sokféleséget. Diverzifikációjukban döntő szerepe volt a harmadidőszaki éghajlati változásoknak. Az erdős vegetáció térhódításával járó Eocén klímaoptimum szinte az összes nagy filogenetikai ágon jelentős testméret-növekedéssel járt. Az Oligocén klímalehűlés erősen szelektálta az Eocénben virágzó csoportokat, így pl. a páratlanujjú patások radiációjának legtöbb csoportja a korai terciér üvegházhatású, erdős időszakának a végére kipusztult. Azok a csoportok voltak képesek túlélni a változásokat, amelyek alkalmazkodhattak a nyílt füves vagy füves-fás mozaikos térségek táplálékforrásaihoz. A laurázsiai csoportokon belül korán szétvált a pleziomorf végtagváz- és fogazati jellegeket megőrző Euarchodontoglires főág és a sok autapomorf specializációt mutató Laurasiothera.

A főemlősök (Primates) az előbbi irány egyik korán elkülönült ága, sok pleziomorf jelleggel. Ezen belül a Catarrhini filogenetikai ág az Oligocénben, mintegy 30 millió évvel ezelőtt tagolódott szét, a fosszilis leletek tanúsága szerint még Délkelet-Ázsiában, a Cercopithecoida vs. Hominoidea családcsoportokra. A Hominoidea ág főcsoportja, a Hominidae Ázsia felől jutott el Európába és Afrikába, ahol a fosszilis leletanyag alapján (10–8 millió éve) a *Dryopithecus* nemzetség fajai váltak nagy elterjedésűvé (lásd: Rudabánya). A szűkebb hominid csoport *Pongo* ága (orángután, három recens faj) megmaradt, leszűkült elterjedéssel Délkelet-Ázsiában, a másik viszont Afrikában vált szét a gorilla és a csimpánz filogenetikai vonalára, beleértve a „harmadik csimpánzt” is. Ez utóbbinak a sokfélesége (*Australopithecus* + *Homo*) Kelet- és Dél-Afrikában teljesedett ki, ahol a Pliocén folyamán nagy nyílt térségek jöttek létre, amelyek a bipedális mozgású, az elülső végtagukat szabadon használó alakok számára komoly túlélési előnyt biztosítottak. Így vált lehetségessé, hogy a kelet-afrikai szavanna biom területén akár négy hominid alak is együtt létezessen, a fogazati jellegei alapján nyilvánvaló táplálékforrás-felosztással.

Darwin: *Descent of man and selection in relation to sex* munkáját követve két fő szempont emelhető ki. Az egyik a vizualitás jelentősége; az ivari dimorfizmus egyúttal jelzi a szociális struktúrát is. A hím és női jelleget az embernél a „kiterjesztett fenotípus” hangsúlyosabbá teheti. Az embernél is megvannak emellett a kémiai szignálok, bár mérsékeltebben, mint a legkülönbözőbb emlősöknél, ahol kiemelkedő jelentőségűek, pl. a territórium megjelölésére (ragadozók), ivarzás jelzésére (fartáj

környéki mirigyek, pl. „mosusz”-mirigyek), időnként színjelzésekkel kombináltan (főemlősök). Az embernél korán megjelenik a testfestés, egyrészt a „törzsi” hovatartozás jeleként, másrészt esztétikai célzattal. Korán megjelennek a „szépségideálok”, a termékenységre, illetve annak kultuszára történő utalással, és idecsatlik a kozmetikumok használata, mint a szexuális szelekció tényezője, direkt és/vagy indirekt erotikus tartalommal. Az ember esetében az egyik oldalon a hosszú ivadékgondozási idő és a testtömeg mérsékelt ivari dimorfizmusa a tartós párkapcsolatot erősíti. A vizuális megjelenés erős eltérése viszont a polygynia esélyét növeli; itt is félreismerhetetlen az ember eszközeivel létrehozott kiterjesztett fenotípus („*extended phenotype*”), amely nemcsak biológiai jelleg, hiszen a történelem folyamán társadalmi viszonyoktól függően változott és folyamatosan változik! A dolgok tér-időben látása és tér-időbe rendezési képessége, mint a magasabb szintű vizualitás és intelligencia megnyilvánulása jelenik meg a korai művészeti alkotásokban, és a környező világgal szembeni újszerű, kreatív viszonyt jelzi a szellemek kultusza a természeti jelenségekkel és különösen az állatvilággal („lelkes állatok”) kapcsolatban.

Köszönetnyilvánítás

Nem mulaszthatom el, hogy ne fejezzem ki szívből jövő köszönetemet két kedves kollégámnak, akikkel több évtizedes barátság köt össze, és akik támogatása nélkül nem jöhetett volna létre ez a könyv. Dr. Rácz István András több évtizedes tanári és kutatói tapasztalatát és széles körű, mély olvasottságát vetette latba azért, hogy a könyv tartalmi és didaktikai szempontból is helytálló legyen. Peregovits László szintén évtizedekre visszamenő, sikeres könyvszerkesztői és kiadói tudásával járult hozzá, hogy a könyv méltó folytatója lehessen a legjobb magyar biológiai szak-könyvkiadói hagyományoknak. Végül, de nem utolsó sorban hálás vagyok Feleségemnek, Dr. Sipos Julianna Ilonának, aki a családi és szakmai életemben egyaránt társam immár több mint fél évszázada.

AZ EUKARIÓTA SZERVEZŐDÉS SEJTTANI ÉS GENETIKAI ALAPJAI

Az eukarióta genom – rövid áttekintés

Az eukarióta sejt szerveződése a prokarióta* szerveződéshez képest jelentősen eltérő. Míg a prokarióta genom egyetlen, gyűrűvé záródó (cirkuláris) DNS-molekula, addig az eukarióta sejt nukleáris genetikai állománya kromoszómákba szerveződik (lásd: a következő fejezetben). Az eukarióta sejt kompartmentekre tagolódása bonyolultabb, egyúttal magasabb szintű annál, mint amilyen a prokarióta szervezetek két fő filogenetikai ágán (Archaea, Bacteria) létrejött. Ezt a kompartmentalizációt bonyolult belső membránrendszer és az actin-tubulin-alapú citoszkeleton biztosítja. Mivel egy átlagos eukarióta sejt térfogata egy átlagos archaea- vagy baktériumsejt térfogatának mintegy ezerszerese, így lényegesen eltérő fizikai elvek szerint működik. Míg a prokarióták mérettartományában kulcsfontosságú a diffúzió, addig az eukarióta sejtekben a diffúzió szerepe nem jelentős.

Igazolódott, hogy az összes jelenlegi eukarióta egy szimbiotikus úton, többszörös horizontális (= laterális) géntranszfer révén létrejött közös eukarióta ősből (LECA – *Last Eukaryote Common Ancestor*) fejlődött ki. Mivel a DNS-replikációval és a DNS-RNS transzkripcióval kapcsolatos gének Archaea-eredetűek, a szimbiotikus szerveződési folyamat befogadó, „gazda”-szervezete Archaea kellett, hogy legyen. A genomszintű újabb vizsgálatok (Williams *et al.* 2019) azt is megmutatták, hogy az Archaea-n belül melyik filogenetikai ág (Asgard-csoport) bizonyult az Eukaryota testvércsoportjának.

Míg az eukarióta sejt információhordozó és –replikáló „apparátusa” Archaea-eredetű, addig az energiaátalakítási folyamatoknak az alapvető organelluma az α -proteobaktérium-eredetű mitokondrium. Mivel minden eukarióta szervezetben jelen van vagy a mitokondrium, vagy ebből levezethető organellum, ebből következik, hogy a közös eukarióta-ősnek (LECA – *last eukaryote common ancestor*) már mitokondriuma kellett, hogy legyen. A növényeknek és sok más eukarióta egysejtűnek további organellumai, plasztiszai is vannak. Az eukarióta sejtekben emellett bonyolult jeladó-vevő rendszerek működnek, ilyen például a kináz-foszfatáz rendszer, amely a fehérjék funkcióját foszforilálással-defoszforilálással szabályozza, továbbá az ubiquitin-hálózat, amely a fehérje-anyagcserét és -lokalizációt szabályozza. Az eukarióta transláció-szabályozásban döntő fontosságúak a microRNS-ek és a kromatin-módosulások (Koonin 2010).

Az eukarióta genom evolúciója

Az evolúció folyamán a genom két, nagy léptékű átrendeződésen ment keresztül:
– Az eukarióta genom és vele együtt egy új genetikai szabályozó rendszer létrejött;

* A **Prokaryota** valójában nem monofiletikus egység, ezáltal *nem filogenetikus taxonómiai kategória*! Ehhez: lásd a 4. ábrát és a hozzá tartozó szövegrészt!

- Az **eukarióta genom** evolúciója során létrejövő új lehetőségek kibontakozása, főként az állatvilág Deuterostomia filogenetikai ágán, **új gének és genetikai blokkok** létrejötteként alábbi módjaival:
 - gén-, illetve géncsoport-duplikáció + mutáció;
 - korábbi gének feltagolódása új intronok beiktatódásával (*exon shuffling*);
 - korábban intronként át nem íródó szakaszok új exonokká válása;
 - az ún. „ritka” genomikai változások révén (lásd: molekuláris filogenetikai fejezet).

Az első „nagy átmenetre” az eukarióta genom létrejötte során azáltal került sor, hogy megszűnt a szigorú korreláció a gének száma és a genom mérete között. A prokarióta genetikai szerveződés mindkét főirányára, az Archaea-ra és az Eubacteria-ra az jellemző, hogy *a gének száma és a genom mérete korrelatív*.

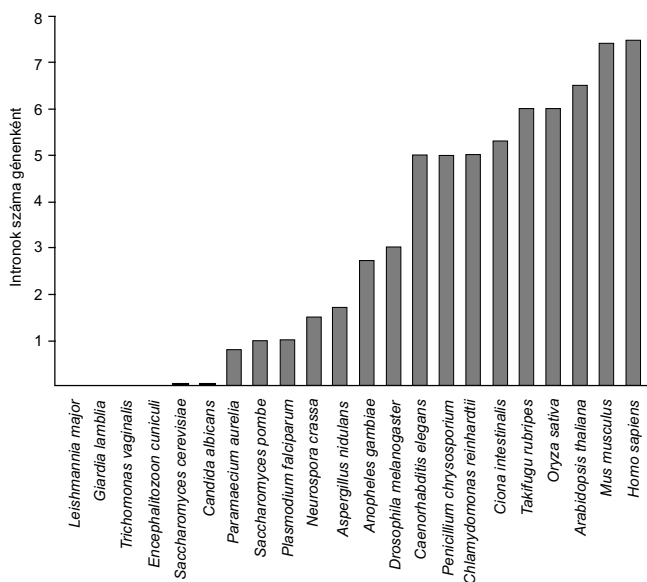
Mindkét esetben:

- a gének (~ 500 – 6000) a genom ($5,5 \times 10^5$ – $6,5 \times 10^6$ nukleotid) 85–90%-át teszik ki, és
- a génsűrűség igen magas, 800–1000 (Ngén/MB*) közt változó.

Mivel a prokarióták gyűrűvé záródó DNS-lánca egyetlen replikációs egységet alkot, a hosszú genom, és az ebből következő hosszú replikációs idő hátrányos a gyors sejtosztódás és szaporodás szempontjából. Ezért a prokariótáknál *a szelekció a nagy genom ellen hat!* Ezzel összhangban a genom kevésbé „redundáns”, kevés benne a nem fehérjekódoló DNS. Bár a gének száma az eukarióta genomban csupán alig egy nagyságrenddel nagyobb, a genom mérete legalább két nagyságrenddel nő!

Az eukariótáknál a gének (5800–32 000) a genomnak ($1,5 \times 10^7$ – 3×10^9 nukleotid) csak a töredékét (10^{-4} – 10^{-5}) részét teszik ki.

A génsűrűség egyes csoportokban (*Plasmodium*, *Arabidopsis*) megabázisonként 200 (Ngén/MB), míg a fejlettebb gerinceseknél, pl. az embernél ~ 10 .



1. ábra. Az intronok génenkénti átlagos száma az eukarióták különböző csoportjaiban (Roy & Gilbert 2006 nyomán, egyszerűsítve)

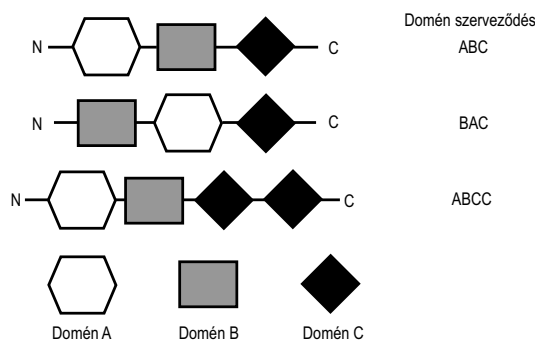
* MB megabázis = millió nukleotid

Az eukarióta genom általános jellemzője, hogy a genom méretéhez képest kevés a fehérje-kódoló gén, a szabályozó elemek átlagos mérete viszont nagy, illetve az egyes filogenetikai ágakon növekvő tendenciájú. Ezeknek a szakaszoknak a hossza az élesztőgombákban átlagban ~2 kilobázis (KB = 1000 nukleotid), a hajtásos növényeknél ~5 KB, az „összjáruaknál” (Protostomia törzsek) ~13 KB, az újszájuaknál (Deuterostomia törzsek) ~29–90 KB. Ezzel együtt a géneken belül az intronok átlagos száma is növekszik, amely – bár jelentős eltéréseket mutat a különböző filogenetikai ágakon – általános tendenciaként jellemző, hogy a magasabb szervezetségű hajtásos növényeknél és a gerinces állatoknál a legjelentősebb (1. ábra). Jellemző még az eukariótákra, hogy a gének nagyobb működési egységekre, blokkokra és hálózatokra szerveződnek. A genom több önálló replikációs egységre (replikonra) tagolódik, ezekben szinkron DNS-replikáció zajlik. Ezek egyúttal önálló strukturális egységek, a kromoszómák. Az eukarióta genetikai szabályozásra jellemző a többszintűség; a transzkripció szabályozásában RNS-frakciók (mikro-RNS-ek) vesznek részt, de fontosak a DNS-fehérje és fehérje-fehérje interakciók is. Jelentős lehet a génduplikációk és a poliploidia szerepe a genom növekedésében.

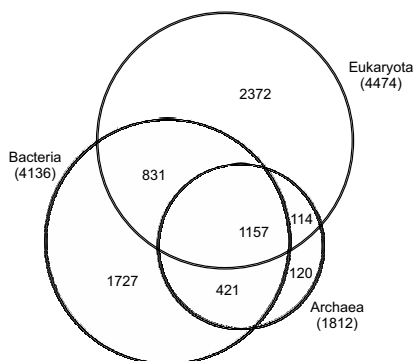
Az eukarióta sejt kialakulása

Alapvető fontosságú annak a megértése, hogy miként jött létre az eukarióta organizáció, majd ezt követően hogyan jött létre a soksejtű állati test szerveződése.

Az eukarióta sejt eredetével kapcsolatban korábban legalább húsz alternatív hipotézist állítottak fel, azonban az újabb vizsgálatok egyértelműen az Archaea-eredetet igazolták. A többszörös horizontális géntranszfer révén az eukarióta genom nagy részét Archaea- és Eubacteria-eredetű gének alkotják, és az általuk kódolt fehérjékben is nagyszámú közös domén van (vö. 2–3. ábra). Mindez azt bizonyítja, hogy az eukarióta szerveződés során az Archaea-ös többszörös bakteriális „megszállása” mellett a horizontális géncseré más formái (vö. konjugáció) is végbemehettek, a prokarióta genomok rendkívül sokféle kombinációját létrehozva, és ezzel változatos nyersanyagot szolgáltatva a szelekciónak.



2. ábra. A domének jellemző aminosavsorrendű rövidebb szakaszok a polipeptid-láncban, amelyek többszörösen ismétlődhetnek, meghatározott kombinációkban



3. ábra. A közös és a sajátos domének aránya az élővilág három főcsoportjában (Markov & Kulikov 2005)

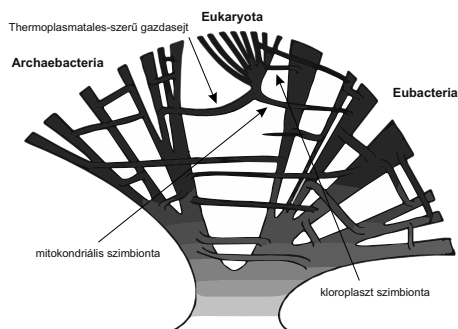
A domén a fehérjemolekula sajátos aminosav-sorrendű szakasza, amely a struktúrája és/vagy funkciója révén jól elkülöníthető. Például a homeodomén egy 60 aminosavból álló szakasz, amelyet a homeobox gének kódolnak.

Az eukarióta sejt szimbiotikus, „kiméra-szerű” kialakulásában legalább három különböző prokarióta-eredetű komponensnek kellett részt vennie: a nukleocitoplazmatikusnak (NCC), a mitokondriálisnak (MT) és a plasztiszeredetűnek (P). Erre vall a nagyszámú, az élővilág mindhárom nagy organizációs csoportjában közösen meglévő fehérjedomén jelenléte (2–3. ábra), illetve a prokarióta fehérjeszintézis transzkripció-s-transzlációs folyamatainak egységes mechanizmusa, beleértve ebbe a riboszómák egységes felépítését és működését is.

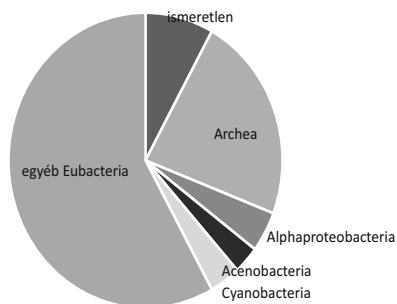
Az Archaea-, illetve Eubacteria-eredetű fehérjedomének funkcionális kapcsolatai is sajátos megoszlást mutatnak. A DNS-replikációval és a DNS-RNS transzkripcióval kapcsolatos gének alapvetően Archaea-eredetűek, ahogy ezt az eukarióta genomok részletes elemzésével igazolták (McInerney *et al.* 2008, Rochette *et al.* 2014, 4–5. ábra).

A genetikai információ tárolásával, replikációjával és leolvasásával kapcsolatos legtöbb domén, pl. a DNS-dependens RNS-polimeráz hét doménje, a tRNS poszt-transzkripció-s lebomlásának hat doménje, a riboszómális fehérjék, az iniciációs és elongációs faktorok számos doménje viszont egyaránt Archaea-eredetűnek bizonyult. A legújabb, genomszintű vizsgálatok pedig azt is megmutatták, hogy az Archaea-n belül melyik az a filogenetikai ág (Asgard-csoport), amely az Eukaryota testvércsoportjának bizonyult (Williams *et al.* 2019, 6. ábra). Az anyagcseréhez (aminosav-, szénhidrát- és lipid-anyagcserével, vitaminokkal stb.) kapcsolódó, illetve a környezeti tényezőkkel összefüggő, szabályozó-szignalizációs folyamatokkal kapcsolatos domének viszont nagyrészt Eubacteria-eredetűek (5. ábra); ezeket funkcióik szerint „autökológiai” (pl. receptorfehérjék) és „szünökológiai” (a bakteriális közösség más tagjaival kapcsolatos) típusúaknak is nevezhetjük. Ezek összességükben a prokariotikus eredetre visszavezethető eukarióta gének mintegy ~80%-át teszik ki.

Az organellumok eredetét meghatározott kapcsolatok mutatják. A mitokondriális genetikai információ forrásai az α -proteobaktériumok, a mitokondriumok elődje tehát aerob heterotróf baktérium lehetett. Viszonylag régen ismert, hogy a plasztiszok eredete a kékbaktériumokhoz (Cyanobacteria) kapcsolódik. Bebizonyosodott, hogy a zöld algák (Chlorophyta) és a növények (Charophyta + Plantae) kloroplasztiszai



4. ábra. A többszörös horizontális géntranszfer modellje és az ős-Eukaryota Archaea-gazdasejtje (McInerney *et al.* 2008 szerint, módosítva)

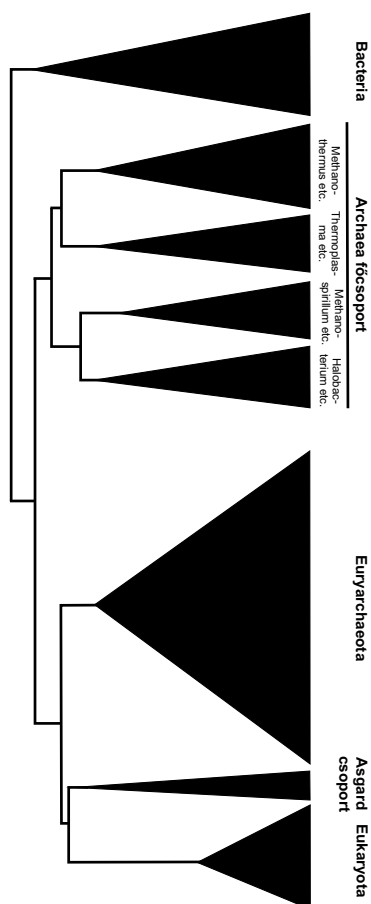


5. ábra. Az eukarióták prokarióta-eredetű (Archaea és Bacteria) génjeinek a megoszlása (Rochette *et al.* 2014 után, egyszerűsítve)

monofiletikus eredetűek, és olyan eukarióta sejteknek a kékbaktériumokkal való szimbiózis során jöttek létre, amelyeknek már mitokondriumai voltak. A fentiek alapján az eukarióta szerveződés kialakulása autotróf és heterotróf prokarióták együttesének „közösségevolúciós” folyamatként jellemezhető. Ennek során a kékbaktériumok fotoszintetikus aktivitása és oxigéntermelése olyan szelekciós nyomást eredményezett, amely ezekben a közösségekben mindinkább az aerob életműködést biztosító szimbiotikus kapcsolatoknak kedvezett (Markov & Kulikov 2005).

A fenti szerzők szerint ez az ősi protisztaközösség a térbeli és funkcionális szerveződése alapján háromrétegű lehetett. A felső réteget a kékbaktériumok alkothatták, amelyek a viszonylag magas hőmérsékletű sekély vízben a fotoszintetikus aktivitásuk során a 750 nm-ig terjedő hullámhossztartományt hasznosíthatták. Ebben a korai stádiumban a kezdeti elektrondonor a víz helyett egy redukált kénvegyület, a kénhidrogén (H_2S) volt. Az alatta elhelyezkedő réteg lakói fotoszintetizáló bíborbaktériumok lehettek, közöttük azok az α -proteobaktériumok, amelyekből a

mitokondriális genetikai információ származik. Ezek a >750 nm hullámhosszú sugárzást hasznosíthatták, és elektrondonorként szintén a H_2S -t használták. A legalsó réteget nem-fotoszintetikus archaeák és baktériumok alkothatták. Ennek a rendszernek az időleges túlmelegedésére utal a hősokkfehérjék jelenléte számos baktériumban, illetve a bakteriális eredetű hősokkfehérje-domének jelenléte az eukariótákban. Az ősi közösségnek az alapvető átrendeződése akkor indulhatott meg, amikor a kékbaktériumok áttértek az oxigéntermelő fotoszintézisre. Ettől kezdődően a víz szolgált elektrondonorként, ami O_2 jelenlétében az ökológiai változások új irányait indította el. E folyamatnak messze ható következményei voltak. Először maguknak a kékbaktériumoknak kellett szembesülniük ezzel a helyzettel, válaszul kialakították az aerob légzést, amely kezdetben az energiatermelés helyett leginkább a toxikus O_2 semlegesítését szolgálta. Az α -proteobaktériumok alakították ki a legfejlettebb oxidatív rendszert, a mitokondriumokban ma is ez működik. A 3. réteg Archaea szervezetei aktív predátorként kebelezhették be az α -proteobaktériumokat, majd a mitokondriumok megszerzése után a kékbaktériumokat és más, idegen genetikai elemeket tartalmazó baktériumokat is, kialakítva ezzel a mai eukarióták őseit.



6. ábra. Az élővilág nagy filogenetikai csoportjainak a kapcsolatai sokgéneselemzés alapján (Williams *et al.* 2019, egyszerűsítve)

A prokarióta szervezetek a **horizontális gén-transzfer** (*lateral gene transfer*, LGT) révén rendszeresen kaphatnak új géneket a velük egy kö-

zösségben élő más prokariótáktól, tehát populációikban nincs jelen az eukariótákra jellemző reprodukzív izoláció (Colnaghi *et al.* 2020). A horizontális géntranszferrel kapott DNS-szakaszok rekombinálódhatnak a sejt saját DNS-ének a megfelelő szakaszával, ahogy ez pl. a baktériumoknál a rezisztencia terjedése során történik, emellett kompenzálódhatnak a korábban meglevő kedvezőtlen mutációk káros hatásai is. Mégis, az eukarióta szerveződés evolúciója során a horizontális géntranszfer jelentősége egyre inkább megszűnt, és felváltotta a szexuális szaporodás, amely biztosította az eltérő genomú népségek reprodukzív izolációját. Mivel a szexuális szaporodás a rekombináció révén megszüntetheti a korábbi, akár az előnyös génkombinációkat is, így a szelekció számára új helyzetet hoz létre, egyúttal a meiózis során megfelel az egyes egyedekből, apai vagy anyai alapon, az utódokba jutó genetikai információt, ráadásul energetikailag költségesebb is, mint az aszexuális szaporodás. Ennek a paradoxonnak a megoldása egyike az evolúcióelmélet leg súlyosabb kihívásainak („*Queen of problems in evolutionary biology*”, Bell 1982). A megoldást a genom méretének növekedése adja meg, amely a többszörös géntranszferrel (LGT) és sejtfüzión is bekövetkezik. Modellekkel igazolták, hogy az eukarióta genom méretének növekedésével jelentősen csökkennek a horizontális géntranszfer (LGT) előnyei.

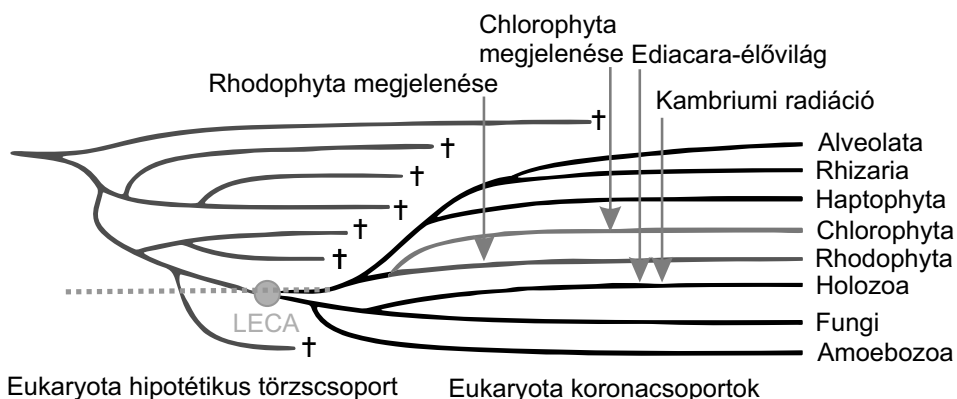
Energetikai szempontból jelentős változást eredményezett a mitokondriális genom beépülése, amely a „befogadott” α -proteobaktériumtól eredt. Az energiatermelő endoszimbionta tette lehetővé, hogy a legősibb eukarióták átléphették a genom méretét korlátozó energetikai határokat, és ezáltal elkezdődhetett az eukarióta genom méretének és a sejtszerveződés komplexitásának a növekedése (Lane 2020). Mivel ez az „evolúciós átmenet” biztosíthatta a szexuális szaporodással járó „költségtöbbletet”, így érvényesülhettek a szexuális szaporodás olyan fontos előnyei, mint a rekombináció révén megnövekvő genetikai variabilitás, amely új, előnyös jellegkombinációk sokaságát, ezáltal a szelekció nyersanyagát hozta létre. Ezért erős érvek vannak amellett, hogy az eukarióták utolsó közös őse (*Last Eukaryotic Common Ancestor*, LECA) már szexuálisan szaporodó szervezet volt. Ezt igazolja, hogy a meiózist szabályozó gének olyan aszexuális szaporodású eukarióta szervezeteknél is megvannak, mint a Choanoflagellata-k, a Diplomonadina-k és az Amoebozoa-k, tehát az eukarióta aszexualitás nem ősi, hanem másodlagos egyszerűsődéssel létrejött jelleg.

Az egyetlen körkörös DNS-t tartalmazó bakteriális kromoszóma a genom növekedésének és bonyolultabbá válásának komoly akadálya volt (Maynard Smith & Szathmáry 1995). Ennek is köszönhető, hogy a mai baktériumok, így a kékbaktériumok is, fenotípusosan alig térnek el a legkorábbi, fossziliaként ismert őseiktől. A következő nagy evolúciós átmenet szükségképpen a genetikai információhordozó rendszer több replikonra való tagolódása volt. Ennek a folyamatnak egyik kulcslépése a kromoszómák integritását védő telomerek létrejötte lehetett. A mai eukariótákban ezek sérülése vagy hibás funkciója malignus folyamatok kialakulásához vezet, az öregedési jelenségekkel kapcsolatos, illetve fejlődési rendellenességekkel járhat. Kitűnt az is, hogy a transzpozázibilis elemek (a genomon belül mozgó genetikai szakaszok) is jelentősen hozzájárultak a kromoszómák struktúrájának, ezen belül a centromer és a telomerek szerkezetének kialakulásához.

Az eukarióták korai radiációja és fő filogenetikai irányai

Noha az eukarióták számos csoportjának a monofiletikus eredete már korábban tisztázódott, az eukarióta egysejtűek filogeneziséről és a többsejtű, ún. „koronacsoportok” (növények, gombák, állatok) eredetéről téves nézetek kerültek túlsúlyba. Az állatok eredetével kapcsolatban például sokáig az ún. archaeozoon-hipotézis uralkodott, amely az állati szerveződést egy, a mitokondriális szimbiózis létrejötte előtti heterotróf ősprotisztára vezette vissza. Az utóbbi két évtized során azonban kitűnt, hogy a mitokondrium nélkülinek vélt protisztáknak a hidrogenoszóma és mitoszóma organellumai mitokondriális eredetűek, tehát ezek nem lehetnek filogenetikailag alapi helyzetű, ún. bazális csoportok. A genomikai elemzések azt igazolták, hogy a LECA-ösből az evolúció viszonylag gyors radiációval öt főirányba ágazott (Koonin 2010).

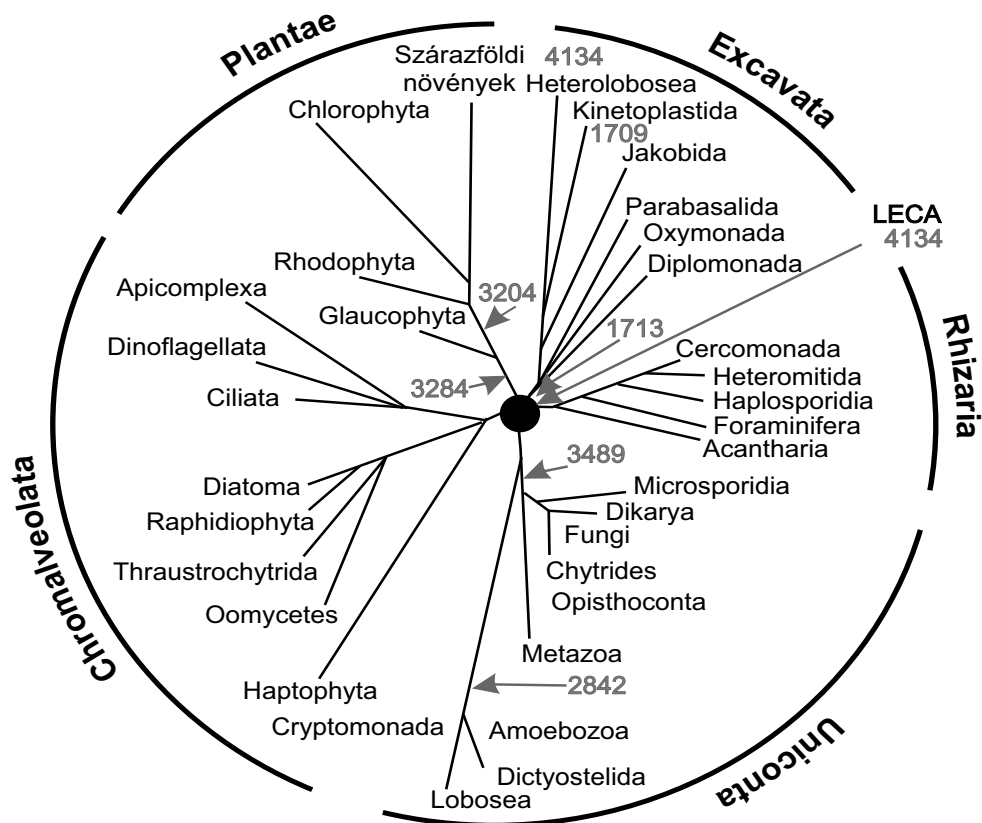
A fenti molekuláris genetikai alapú filogenetikai történetet újabban lényegesen kiegészítették és földtörténeti időben is pontosabban elhelyezhetővé tették azok a fosszilis leletek (főként protoszteroid kemofossziliák), amelyek a középső Ó-Idő (Proterozoikum) mintegy 1600–800 millió évig terjedő, az első globális lehűlést („jéglabda”-Föld, „iceball Earth”) megelőző időszakából az eukarióták kibontakozásának korai folyamatára vonatkoznak (Brocks *et al.* 2023). Ezek az eredmények egyrészt azt bizonyítják, hogy az eukarióta törzsfá valamennyi ún. koronacsoportja, az eukarióta protiszták, a gombák, algák, növények és állatok valóban a LECA leszármazottjai, másrészt azonban azt is megmutatják, hogy ezek radiációját több százmillió éves folyamat előzte meg, amelynek során protoszterolanyagcseréjű baktériumok és az eukarióták legősibb, a LECA-t megelőző kihalt csoportjai váltak szét. A legkorábbi „modern” eukarióták maradványai ~1000 M éves időszakból kerültek elő (Rhodophyta: *Bangiomorpha*, Chlorophyta: *Proterocladus*), megelőzve a legősibb gombák és szilárd külső vázú Amoebozoa-k megjelenését (~900 M év) és a vörösmoszatok mintegy 800 millió évvel ezelőtti kibontakozását (7. ábra).



7. ábra. Az Eukaryota korai radiációinak hipotetikus törzsfája és az idevonatkozó fossziliák (Brocks *et al.* 2023 nyomán)

Két további filogenetikai tanulmány (Keeling *et al.* 2005, Baldauf 2008, Koonin 2010; 8. ábra) több mint 130, az eukariótákra általánosan jellemző fehérje elemzése alapján megmutatta, hogy a főcsoportok az Uniconta, Excavata, Plantae (tág értelemben), Chromalveolata és Rhizaria. Az Uniconta-k (egyostorúak) az ún. ősheterotrófok, amelyek még a plasztiszok beépülése előtt alakultak ki.

Ezek két különböző őscsoportjából alakultak ki a gombák (Fungi) és az állatok (Animalia). Utóbbiak filogenetikai testvércsoportját a galléros-ostorosok (Choanoflagellata) képezik. Az Excavata-k általában másodlagosan legegyszerűsödött parazita vagy szimbionta heterotrófok, egy részüket korábban „állati-őstorosok” néven foglalták össze. A tág értelemben vett növényekhez a vörösmoszatok, a zöldmoszatok és a valódi növények tartoznak. A Chromalveolata csoportba különböző színtestés algák (pl. Chrysophyta) és színtestüket másodlagosan elvesztett ostoros alakok (pl. Dinoflagellata), valamint az erősen módosult élősködő Apicomplexa-k (a régi „spórások” egy része) és a bonyolult szerveződésű csillósok (Ciliophora) tartoznak. A Rhizaria csoportba tartozik a korábbi spórások további része (Haplosporidia), valamint a radiális axopodiaik miatt korábban a „gyökérlábúakhoz” sorolt likacsosházúak (Foraminifera) és sugárállatkák (Radiolaria).

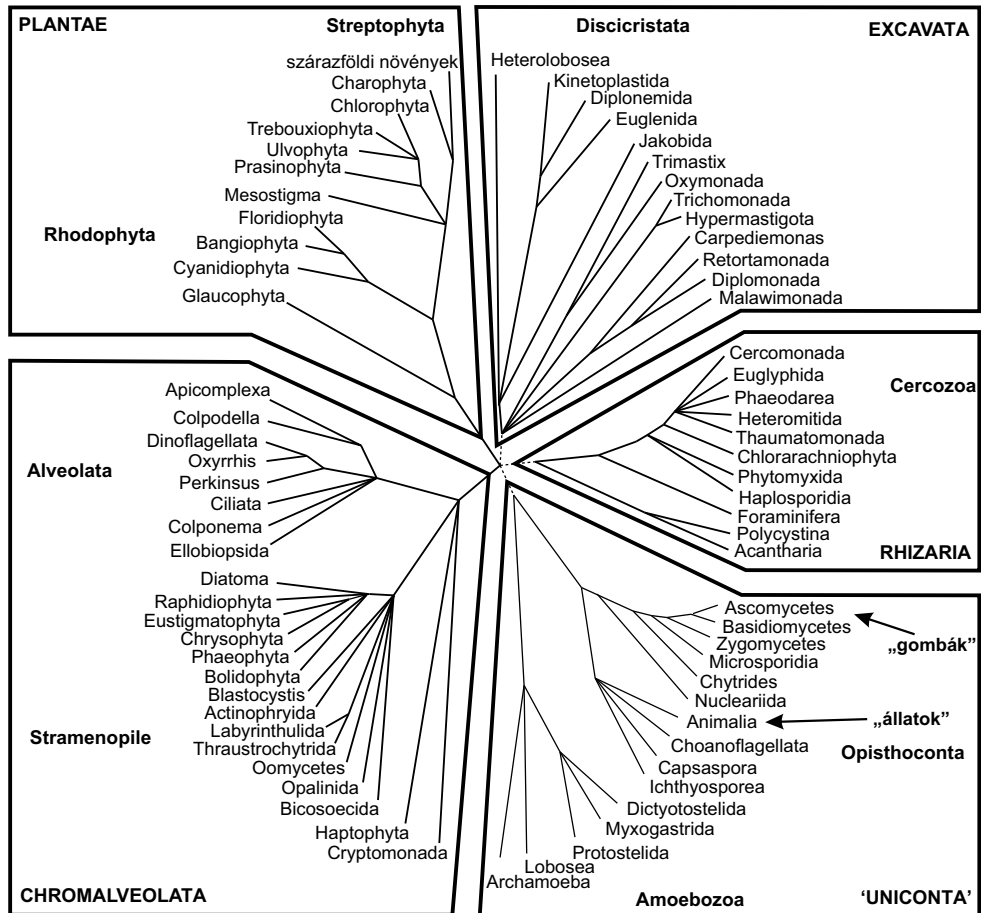


8. ábra. Az eukariótáknak a közös ősből (LECA) kiinduló 5 fő filogenetikai iránya (Koonin 2010 után). A szürke nyílak és számok millió éveket jelentenek

Az állatvilág eredete és filogenetikai tagolódása

Az állatvilág kialakulásának filogenetikai előzményei

Az állatvilág filogenetikai gyökereit az eukarióta egysejtűek egyik fő filogenetikai irányán belül találjuk meg. Az eukarióta protiszták molekuláris filogenetikai vizsgálata megmutatja, hogy az „állati”, heterotróf életmód több, egymástól független fejlődési ágon is létrejött. Ezért a hagyományos „Protozoa” „egysejtű állatok” kategória polifiletikus egységnek bizonyult. E fejlődési ágaknak csupán az a közös



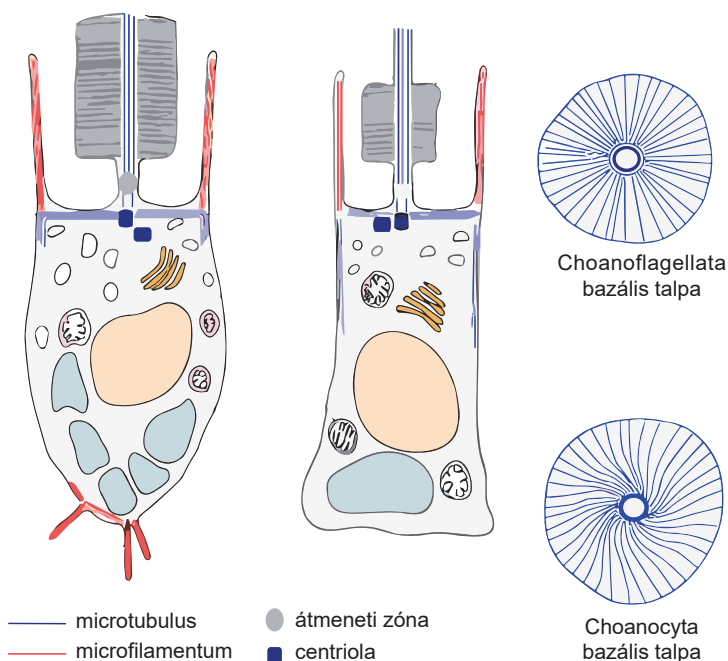
9. ábra. Az eukarióták fő filogenetikai irányai. A valódi többsejtűséget csak a nyilakkal jelzett csoportok (növények, gombák, állatok) érték el. Heterotróf („állati”) egysejtűek a Plantae főcsoport kivételével minden csoportban vannak (Keeling *et al.* 2005, módosítva).

sajátossága, hogy a differenciálódás és funkciómegosztás megmaradt a heterotróf táplálkozású sejt szintjén.

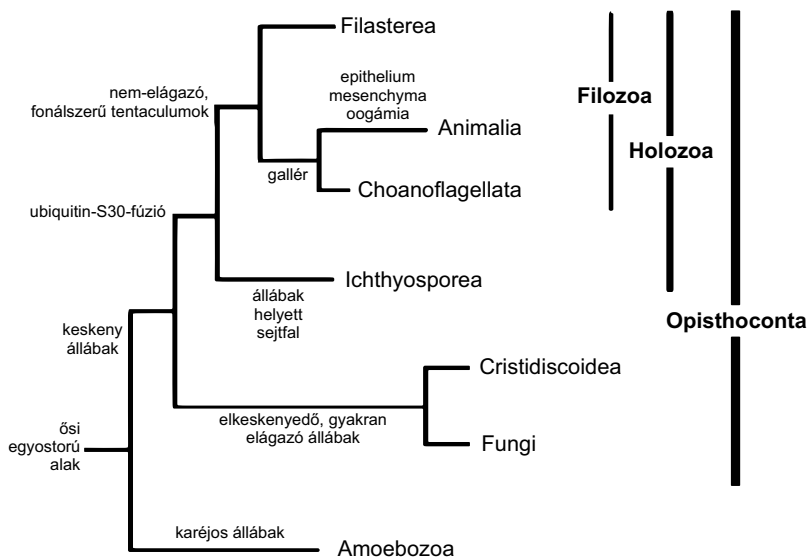
A valódi többsejtűség ezzel szemben mindig a sejtek morfológiai differenciálódásával és funkciómegosztásával jár. Az élővilág nagy léptékű, ún. megataxonómiai tagolódásából (8. ábra) látható, hogy az élővilágban erre egymástól függetlenül 3 nagy taxon (*regnum*) volt képes; a **növények** (Cormophyta), a (valódi) **gombák** (Eumycota) és az **állatok** (Animalia – más terminológia szerint Metazoa). Közülük a gombák és a növények életciklusában mind diploid, mind pedig haploid életszakaszok vannak, melyek többnyire külső megjelenésükben és testszerveződésükben is jól elkülönülnek.

Az állatok (Animalia) filogenetikai ágára jellemző soksejtűség a 9. ábrán piros nyíllal jelzett csoport evolúciója során alakult ki. A legősibb alakjaik microvilligallérral körülvett ostorú, baktériumokkal táplálkozó telepkepző ostorosok lehetnek, amelyek mintegy 600 millió évvel alakulhattak ki. Ezt igazolják azok a molekuláris filogenetikai vizsgálatok, amelyek a Choanoflagellata-t jelölik meg, mint az Animalia testvércsoportját (9. ábra). A következő átmenet a munkamegosztáson alapuló differenciálódás lehetett, ennek a folyamatnak a korai időszakából két élő modellcsoport, a szivacsok (Porifera) és a bordásmedúzák (Ctenophora) érte meg a Jelenkort.

Az állatvilág filogenezisének legkorábbi szakaszait a molekuláris filogenetikai vizsgálatok tárták fel. Az ubiquitin gén és a riboszóma kis alegységének (S30) génjei alapján a Holozoa (Filozoa + Ichthyosporea) monofiletikus csoportnak bizonyult.



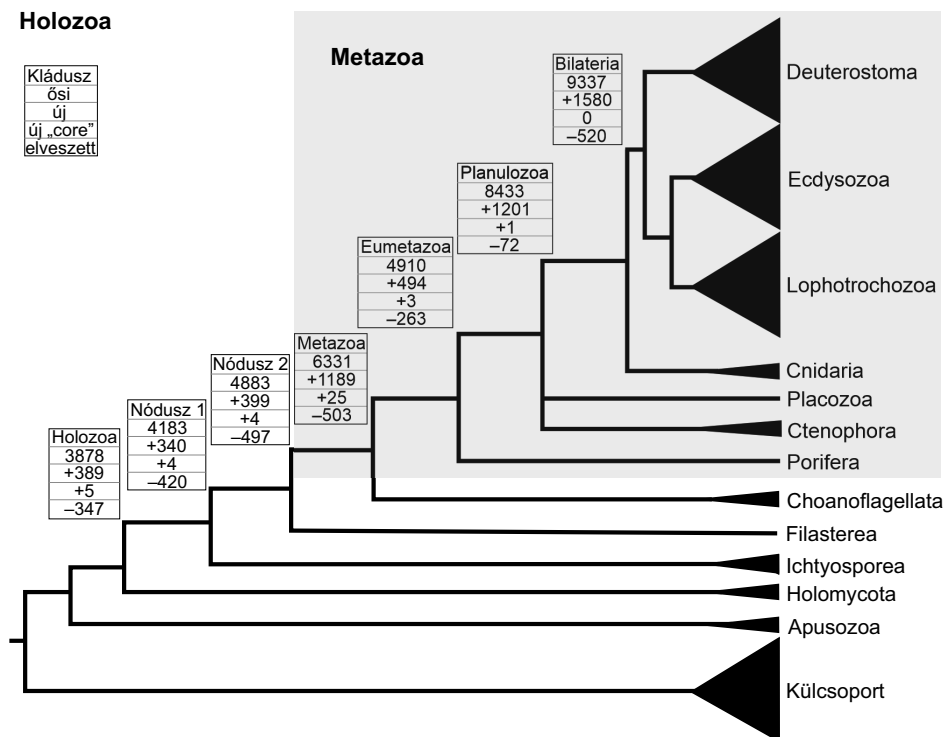
10. ábra. A Choanoflagellata (bal oldali ábra), mint egysejtű szervezet és a galléros ostoros sejt (choanocytá (jobb oldali ábra), lásd: Porifera – szivacsok), mint sejtípus homológiáinak összehasonlítása



11. ábra. Az Uniconta filogenetikai ág egyszerűsített dendrogramja (Shalchian-Tabrizi 2008 után, kiegészítve)

Holozoa

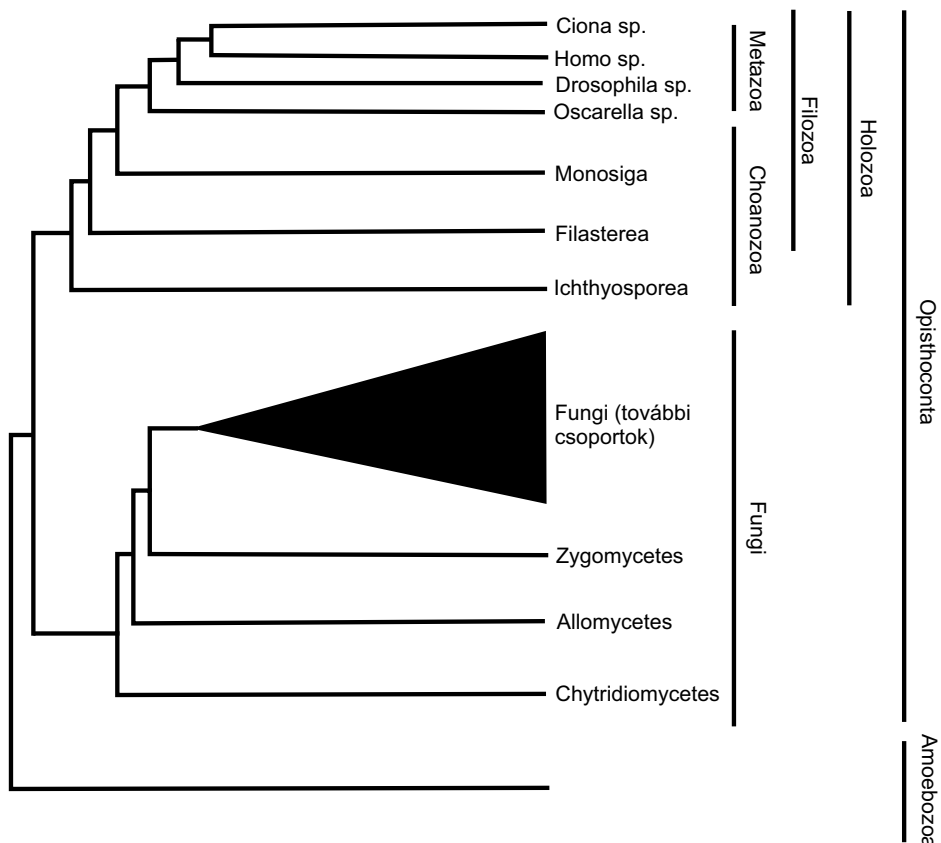
Kládusz
őszi
új
új „core”
elvesztett



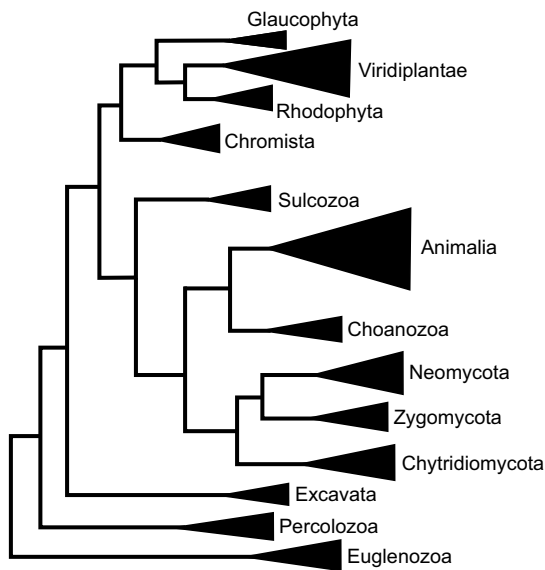
12. ábra. Különböző filogenetikai ágak és taxonok homológ géncsoportjai (HG), minden egyes elágazásnál (nodus) jelezve az ősi (AHG), az új (NHG), az új „core” (CHG) és elvesztett (LHG) csoportokat. A szivacsok (Porifera) képezik az összes Metazoa testvércsoportját, hozzájuk képest a Ctenophora bazális helyzetű, és a Placozoa képezik a szövetes szerveződésű állatok (Eumetazoa: Cnidaria + Bilateria) testvércsoportját (Paps & Holland 2018 nyomán)

Innen kiindulva, több lépésben alakulhatott ki az Animalia soksejtűsége. A *tirozin-kináz* enzim és a sejtadhéziót biztosító multidomén fehérjék génjei megtalálhatók a Choanoflagellata-nál is, jelezve, hogy a soksejtűség genetikai előzményei jelen voltak az egysejtű Choanozoa-nál. Így a Choanozoa-t az Animalia filogenetikai testvércsoportjának tekintjük, ahogy ezt az Uniconota alábbi egyszerűbb (11. ábra) és részletezőbb dendrogramjai mutatják (13. ábra).

Újabb az Uniconota genomok filogenetikai részleteinek feltárása végett nagyszámú taxon fehérjekódoló génjeinek (receptor- és transzporter fehérjék, hidrolázok, enzim-modulátorok, oxydo-reduktázok, chaperonok, extracelluláris mátrix fehérjék stb.) szekvenálási adatainak bioinformatikai feldolgozását végezték el (Paps & Holland 2018). Ezeket a géneket Markov-clustering módszerrel homológia-csoportokra (HG) tagolták (268 440 HG, a humán genomban 9451, a *Drosophila* genomban 7618 HG-t állapítva meg), majd filogenetikai elemzést végezve megállapították, hogy az egyes filogenetikai ágakon milyen új HG-csoportok jelentek meg, veszték el, illetve milyen módokon, pl. génfúzióval, -hasadással, horizontális géntranszferrel változtak meg, ahogyan ez a 12–13. ábrán látható.



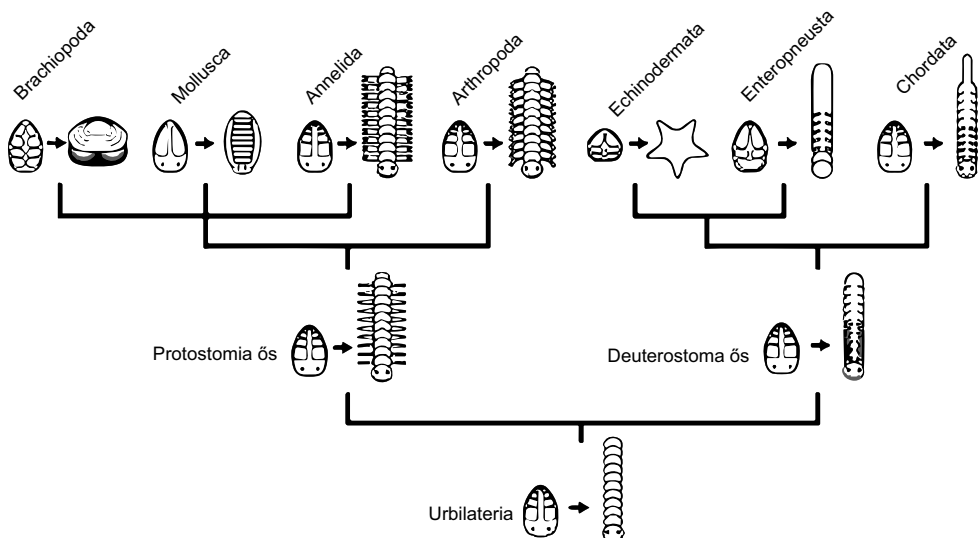
13. ábra. A Choanozoa + Animalia testvércsoportja a Fungi (Ascomycetes, Basidiomycetes, Zygomycetes, Allomyces, Chytridiomycetes); az Amoebozoa pedig az előbbieké együttesen



14. ábra. Az eukarióták filogenetikai fája (Cavalier-Smith 2015 után, egyszerűsítve)

Ezzel együtt az is látható, hogy a **Choanozoa + Animalia** (Metazoa is) testvércsoportját a tág értelemben vett **gombák** (Fungi) képezik (14–15. ábra), amelyeknek az életciklusa diploid és haploid szakaszokra tagolódik. Az *állatvilágra* – az előbbiekkal szemben – az jellemző, hogy *életciklusukban nincs önálló haploid életszakasz*, a haploidia csupán az ivarsejtek érési, redukciós osztódásai során következik be (ezt nevezzük *gametikus meiózissnak*), és csupán a zigóta létrejöttéig tart. Emellett jellemző az állatvilágra a *heterotrófia*, az *egyedfejlődés meghatározott stádiumai*: a blasztula, illetve gasztrula stádium, a *sejtek differenciálódása és kémiai mediátorokkal összehangolt működése*, a

hormonális és idegi szabályozás, a genetikailag meghatározott *orális-aborális polaritás* és az egyed integritását védő *immunrendszer*. Ezek a jelek hosszú fejlődési folyamat eredményei. Így pl. a szivacsoknál (Porifera) és korongállatkáknál (Placozoa) még nincs gasztruláció, nincsenek szövetértékű, szervképző csíralemezek, individualitásuk is tökéletlen; a csalánozóknál pedig még nincs immunrendszer stb.



15. ábra. Az „Ur-Bilateria” elmélet (Balavoine & Adoutte 2003) megmutatja, hogy a Protostomia–Deuterostomia közös ős triploblasztikus, valódi cölómájú és potenciálisan szelvényes lehetett

Az állatvilág evolúciója egyúttal a szöveti-szervi differenciálódás és az egyediség (individualitás) evolúciója is.

Az állatok tehát olyan *többsejtű, heterotróf* szervezetek, amelyek életciklusára a *gametikus meiózis* jellemző. Egyedeik életciklusuk nagy részében *diploidok*, és a redukció az ivarsejtek létrejötte során következik be. A diploidia a megtermékenyüléssel, a zigóta létrejöttével áll vissza, ezt követi a diplonta többsejtű test kialakulása: a pete barázdálódása, majd az egyedfejlődés különböző fázisai során a zigótából szedercsíra (*morula*), majd hólyagcsíra (*blasztula*) és bélcsíra (*gasztrula*) jön létre. Ez utóbbi többféle módon alakulhat ki, és ez a tény központi jelentőségű a többsejtűség magyarázatára kidolgozott elméletekben. Fontos további tény a *szomatikus* és *gametikus* sejtvonalak korai determinációja, szétválása.

A többsejtű állatok közös, *monofiletikus* eredetét az alábbi, az állatvilágra *egyesen érvényes* közös jelek bizonyítják; ***a mitózis egységes módja, a gametikus meiózis, a spermiumok egységes felépítése, az ostorok és csillók egységesen 9 + 2 mikrotubuláris szerkezete; az egyedfejlődés egységes alapvonásai, az elsődleges, pelágikus planuloid lárvaalakok, az elsődleges hermafroditizmus*** stb. Az állatvilág filogenetikai helyét az eukarióta élővilágon belül a 14. ábra. mutatja meg.

A legegyszerűbb, nem valódi („álszövetes”) többsejtű állatoknál (szivacsok – Porifera) nincs igazi szöveti differenciálódás. Sejtrétegeik nem szövetértékűek és nem szervképzők. A valódi szöveti szerveződés a csíralemezek kialakulásával jelenik meg. A csalánozóknál (Cnidaria) két sejtréteg van, amelyek a csíralemezekkel homológok; ezek az *ektoderma* és az *entoderma*. A korábban velük filogenetikailag rokonnak tekintett bordásmedúzák (Ctenophora) látszólag hasonló szerveződésűek. Mitochondriális genomjuk egyszerűsége és ingerületvezető elemeik alapvetően eltérő működése egyaránt arra vall, hogy többsejtűségük eltérő irányban jött létre. A fejlettebb többsejtűeknél három sejtréteg alakul ki; kialakul a *mezoderma*. A mezoderma létrejötte szempontjából az állatvilágban két fő egyedfejlődési irányt különböztethetünk meg. Ahol az egyedfejlődés *spirális* barázdálódással indul, ott a mezoderma a *4d mikromerából* ered, ezzel együtt a sejtszövetek sorsa korán meghatározott. Ahol viszont a barázdálódás *radiális*, ott a mezoderma képződése *enterocoel mezoderma* típusú, és a sejtszövetek sorsa rugalmasabban alakul. A csíralemezek fontos alapfunkciói a többsejtű állatokra általánosan jellemzők. Ilyen az *ektoderma* védő és érzékelő funkciója, belőle igen korán differenciálódik az idegrendszer. Az *entoderma* ősi funkciója az emésztés, entodermális eredetű az *elsődleges testüreg* és a *chorda dorsalis* is.

Az állatvilág filogenezisének genomikai alapjai

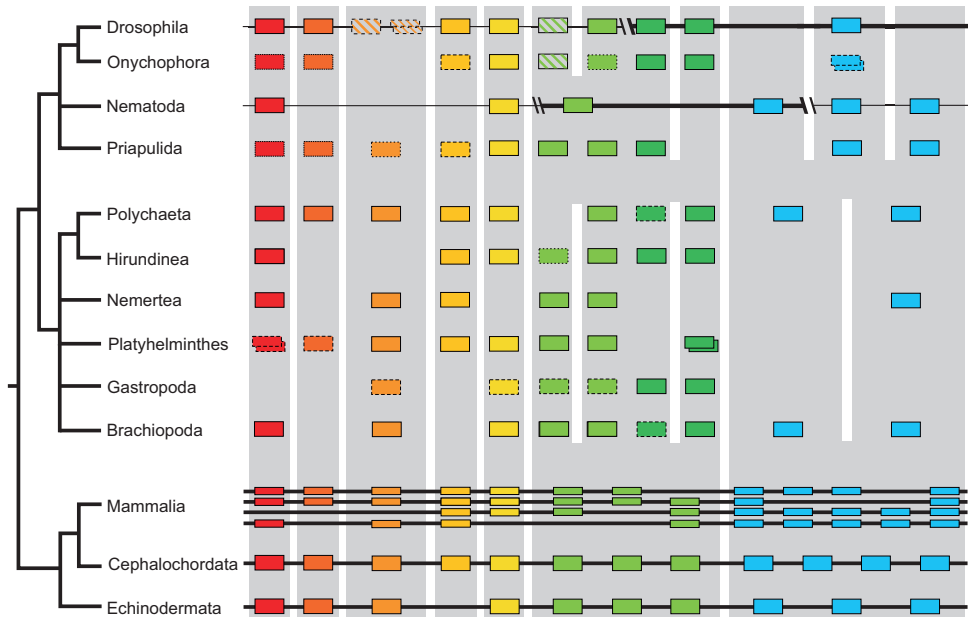
A komplexitás növekedésének további fontos folyamata volt az eukariótákra jellemző tagolt exon-intron génstruktúrák létrejötte, és ezzel együtt az alternatív hasításból (*splicing*) adódó egyre nagyobb számú kombinációs lehetőség megjelenése. Ez tette lehetővé, hogy a fejlettebb eukarióták korlátozott számú génekből álló készletükkel egyre többféle funkciót láthassanak el. Genomikai vizsgálatok megmutatták, hogy az alternatív hasítási esetek mintegy 8–10%-a a *Caenorhabditis elegans* fonálféregnél, az ecetmuslicánál (*Drosophila*), valamint az embernél is exon-duplikációk következménye. Az ősi génekbe beépülő újabb intronok tovább növelték a kombinációs lehe-

tősegeket, „megkeverve” az átíródo és a fehérjestrutúrákban megjelenő genetikai információt hordozó elemeket („*exon shuffling*”, „*shuffling*” a kártyalapok keverését kifejező hangutánzó szó). A Kambrium előtti időből (Proterozoikum), majd a Kambriumból származó fosszilis leletek egyaránt azt mutatják, hogy mindinkább olyan csoportok jelentek meg, melyek mai utódaiban egyre több és hosszabb intron van (1. ábra). Mindez arra vall, hogy az eukarióták evolúciójában az intronok jelentősége egyre nőtt, és mind komplexebb fehérjestrutúrák kialakulását tette lehetővé. A hatékony „*exon shuffling*” szintén hozzájárult a korai eukariótákban, majd az állatvilág ősi alakjainál genomkomplexitás növekedéséhez (Patthy 2003). A soksejtűség kialakulásában ugyanis nélkülözhetetlenek az *extracelluláris mátrix* fehérjéi; mint pl. a sejt-adhéziós proteinek és a celluláris receptorok. E fehérjék többsége moduláris felépítésű. Feltételezhető, hogy ezek a genomszintű innovációk döntő szerepet játszottak a valódi állatok (Eumetazoa), és különösen a három csíralemezű állatok (Bilateria) kialakulásában. E makroevolúciós folyamat a kambriumi fosszilis alakok sokféleségében jól érzékelhető, de a molekuláris bizonyítékok alapján biztosan korábbi eredetű.

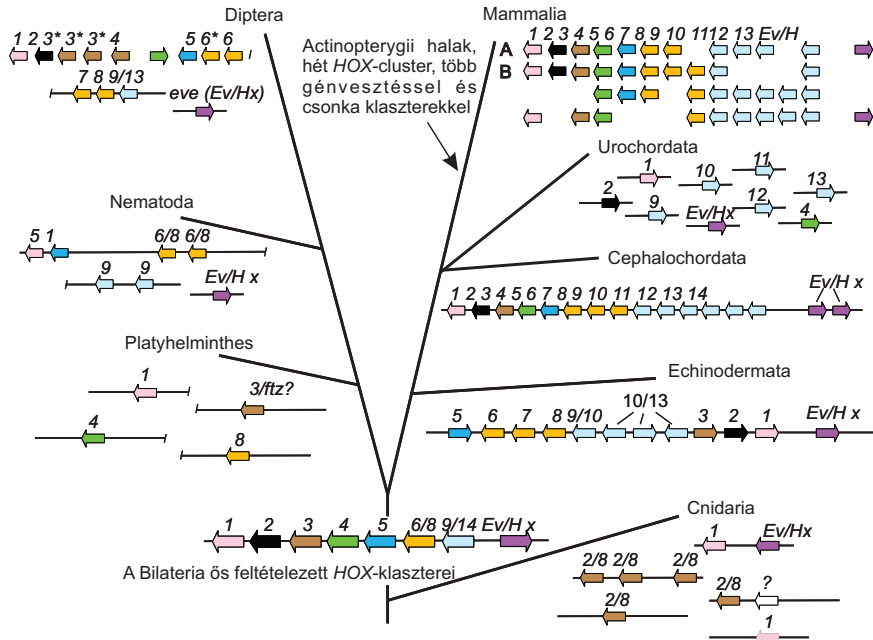
A génduplikációk és az ún. homeobox-géncsoportok kialakulása fontos szerepet játszott a soksejtűség, és különösen a testpolaritás, a bilaterális szimmetria, majd a szelvényezettség kialakulásában. Ezek közül legismertebb a *HOX* géncsoport. A *HOX* géncsoport ősi formája már a csalánozóknak (Cnidaria) is meghatározza a test polaritását. Többszörös duplikációjuk és differenciálódásuk (*HOX*, illetve *ParaHOX*) eltérő módon alakult a soksejtű állatok két fő fejlődési irányában, az „*őszájúak*” (Protostomia) és az *újszájúak* (Deuterostomia) kládusaiban. Az előbbiekben a *HOX* géncsoport mindkét fő fejlődési ágon (Lophotrochozoa, Ecdysozoa) lehetővé teszi a szelvényes test kialakulását, ahogy ezt az ősi, bilaterális szimmetriájú állatok hipotetikus alakjánál is láthatjuk (15. ábra). Ez azt eredményezi, hogy a szelvényezettség, mint genetikailag kódolt alapforma lehetősége minden filogenetikai ágon jelen van a bilaterális szimmetria kialakulása során. Az egyedfejlődés során zajló génexpresszió-szabályozási folyamatok határozzák meg, hogy a szelvényesség létrejön-e, vagy sem. Jól mutatják ezt a csillókoszorús-lárvák eltérő fejlődésmenetei a filogenetikailag rokon puhatestű és gyűrűsféreg törzsek esetében. Az újszájúak esetében viszont a *ParaHOX* nagy mértékben differenciálódott, majd az emlősökben az egész *HOX*-klaszter megtöbbszöröződött (16–17. ábra).

A génműködés többszintű szabályozásának felismerése az egyik legfontosabb új lépés az állatvilág evolúciójának megértésében. Különösen az „evolúció sötét anyagának” is nevezett mikroRNS-ek szabályozó funkciói játszhattak döntő szerepet a nagy filogenetikai irányok kialakulásában. A mikroRNS-gének ≈ 22 nukleotidból álló rövid, szabályozó funkciójú RNS-molekulákat (miRNS) kódolnak. Szerepet játszanak mind a sejt differenciálódásban, mind pedig a differenciálódott sejtek homeosztázisában. Lehetővé teszik az állatvilág különböző csoportjainak egyedfejlődésében megfigyelhető morfogenetikai sokféleséget. Jelentőségük az állati test bonyolultabbá váló organizációjával arányosan növekszik. Jellemző, hogy a filogenezis során a miRNS-gének száma gyarapodik, mutációrátájuk alacsony és ritkán is vesznek el, ezért különösen alkalmasak az állatvilág nagy filogenetikai irányainak elkülönítésére és jellemzésére (18–19. ábrák).

Azon túlmenően, hogy az Animalia (állatok „ország”, *Regnum Animale*) az Opisthoconta fő filogenetikai irányba beágyazott, a beágyazott hierarchia jellemző magának az állatvilágnak a nagy fejlődéstörténeti tagolódására is (20. ábra), amely-



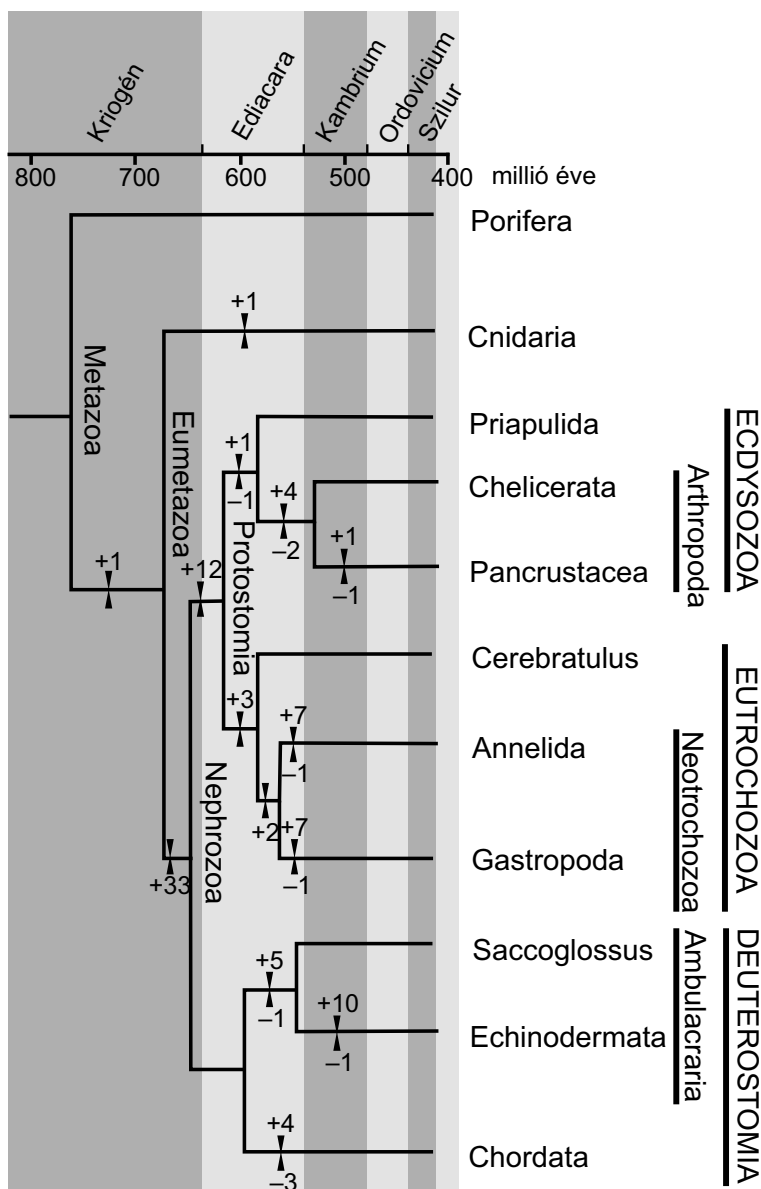
16. ábra. A *HOX*-gének megoszlása a Bilateria állatcsoportokban (filogenetikai fa: 18S rDNS alapján). A függőleges fehér választóvonalak az ortológ géncsoportokat különítik el, az egyes színek az egyes ortológ géncsoportokat jelzik, sávozottak a gyorsan evolválódó, izeltlábúakra jellemző szakaszok (De Rosa *et al.* 1999 után, egyszerűsítve)



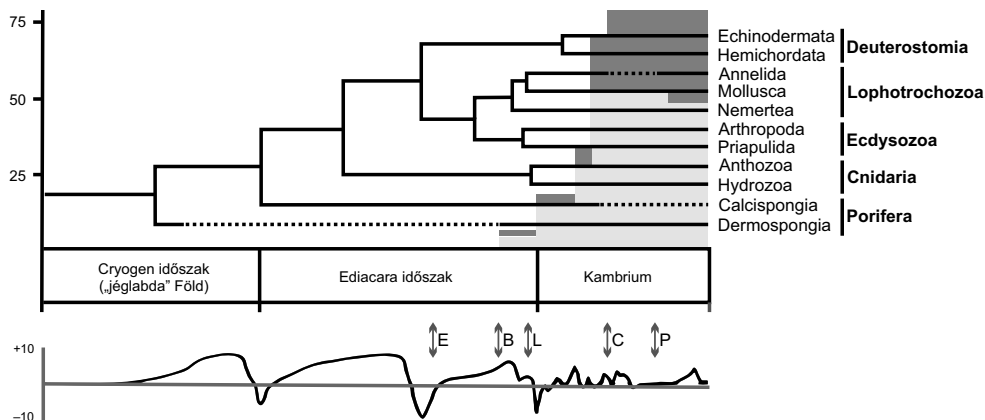
17. ábra. A *HOX* (fekete) és *ParaHOX* (szürke) géncsoport változásai a filogenezis során (Lemons & McGuinnis 2006 nyomán egyszerűsítve). Cnidaria, Platyhelminthes, Nematoda (*Caenorhabditis elegans*), Diptera (*Drosophila melanogaster*), Echinodermata – tengeri sünn, Cephalochordata (*Amphioxus lanceolatus*), Urochordata (*Tunicata*), Mammalia (*Mus musculus*)

nek meghatározói a szelvényességet kódoló genetikai rendszer (*HOX-ParaHOX*), a három csíralemezűséggel együtt a bilaterális szimmetria létrejötte, az ozmotikus homeosztázist biztosító kiválasztó rendszer („Nephrozoa”), a barázdálódás és a gasztruláció típusai, a lárvális alakok (Lophotrochozoa) és a vedlés (Ecdysozoa).

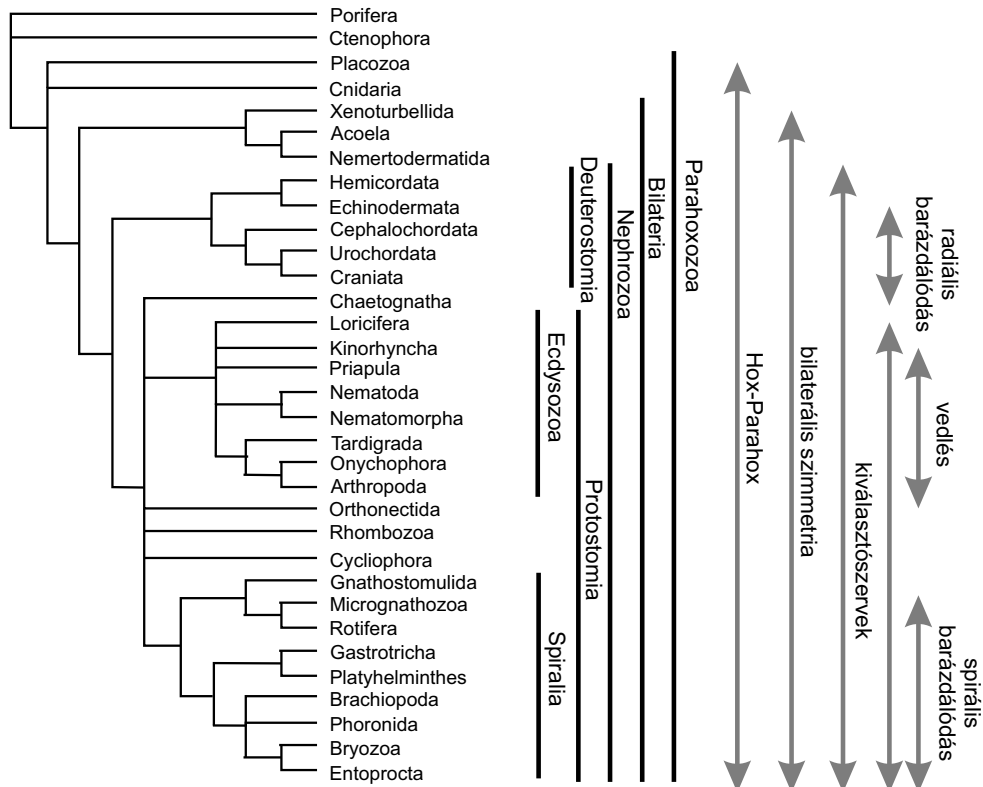
A fenti tagolódást az alábbi, egyszerűsített dendrogrammok szemléltetik, feltüntetve az egyes törzseket (phylumokat) is (21. ábra).



18. ábra MicroRNS többletek (pozitív számok) és veszteségek (negatív számok) az állatvilág filogenezi-se során (Wheeler 2009 alapján, egyszerűsítve). Jelentős többletek az Arthropoda, Annelida, Gastropoda, Ambulacraria és Chordata filogenetikai ágakon



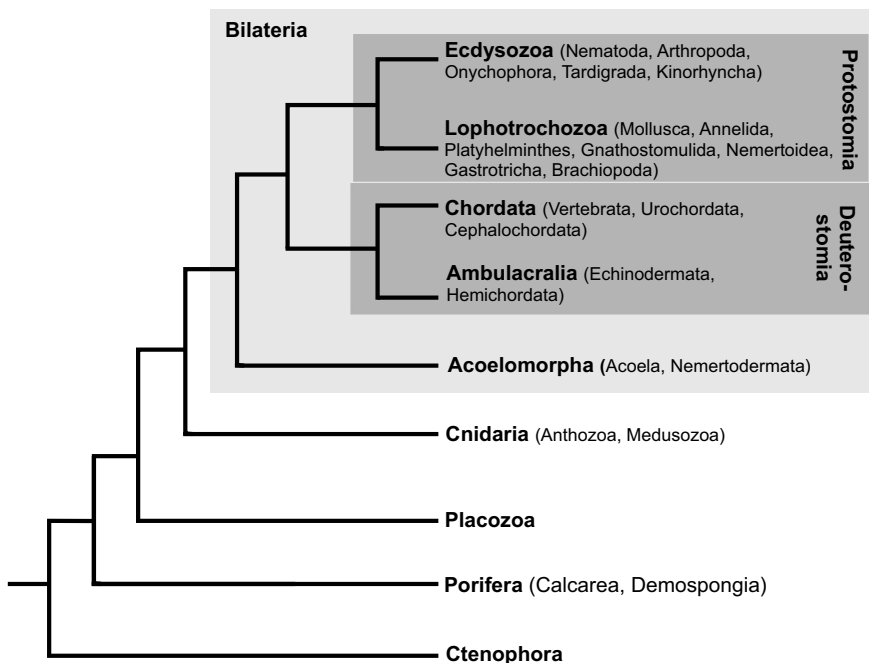
19. ábra. A fontosabb Metazoa törzsek osztályainak (sötétszürke) és rendjeinek (világos szürke) földtörténetileg igazolt megjelenése és mennyiségi arányai nagy léptékű időskálán (millió években) (Heron 2012 után, egyszerűsítve 2012 ábrájának egyszerűsítésével). Bizonyított jelenlét: fekete ágak, és feltételezett jelenlét: szaggatott vonalak, az egyes időszakokban. A nyílak melletti betűkódok jelentése: E = legősibb Ediacara-k; B = legősibb Bilateria-k; L = legősibb szilárd vázak; C = Chengjiang fauna, P = Burgess-palák. Az alsó diagrammon d¹³C skálán a globális hőmérsékleti változás látható, melyek a legősibb jégkorszakokat mutatják



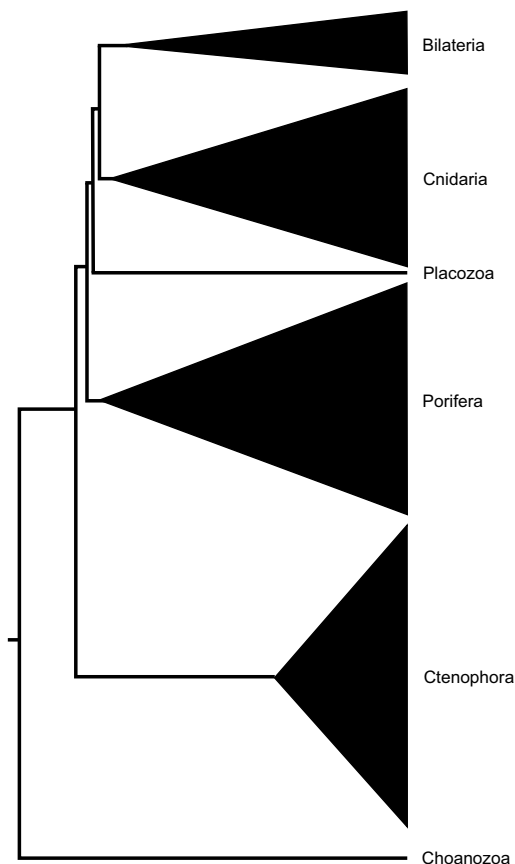
20. ábra. Az állatvilág beágyazott hierarchikus tagolódása az egyedfejlődés jellegei alapján (Giribet 2016 után, kiegészítve)

Egy ősi filogenetikai oldalág: Ctenophora – bordásmedúzák

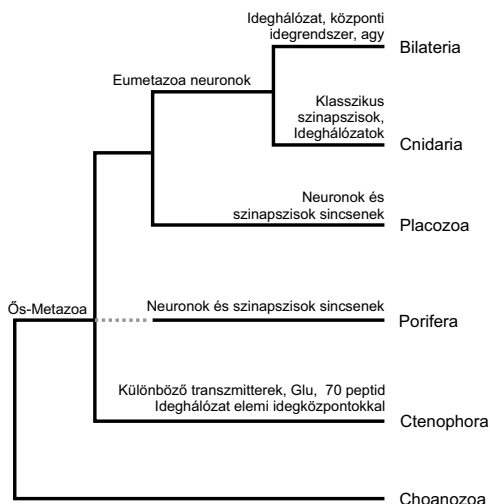
A Ctenophora törzs, eddig mintegy 200 leírt fajjal, a többsejtű állati organizáció sajátos ősi irányát képviseli. Fajaik benthikus vagy pelágikus életmódúak, mozgásuk vagy csillózáttal, vagy féregszerű izommozgásokkal történik. A bordásmedúzák onnan kapták a nevüket, hogy testük két oldalán 3–3 „bordaszerű” csillós meridián (remigium) húzódik, ezek összeköttetésben állnak a test csúcsán található helyzetérzékelő statocystával. Alapfelépítésükhöz tartozik, hogy egy pár, többnyire fésűszerű tentaculumuk van, ezek a test kétoldali, a gastrovaszkuláris rendszer oldalnyúlányaival összefüggő gödröcskéjéből indulnak ki. Tentaculumukat ektodermális epithel építi fel, rajtuk epidermális, ún. ragasztósejtek (colloblast) vannak. A planktonikus fajok ragadozók, zsákmányukat a tentaculumok epitheljében elhelyezkedő ragasztósejtekkel szerzik meg. A tentaculumok az *Ocyropsis* fajoknál ivaréreskor redukálódnak, a kucsamedúzák (Beroidae) pedig egész életciklusukban tentaculum nélküliek. Nemzedékváltakozásuk nincs. Viselkedésük és egyedfejlődésük bonyolult. Lárválisan is szaporodhatnak, majd ezt egy steril szakasz követi, mielőtt kifejetten ivarérettek lennének (dyssogonia). Hímnősek, ivarmirigyeik a „bordákhoz” csatlakozó gasztrovaszkuláris üregek entodermája alatt foglalnak helyet. Spermiumaik fejének szerkezete jelentősen eltér mind a csalánozókéétól, mind pedig a Bilateria csoportokétól. Az acrosomalis komplex jelen van, a spermium feji részében viszont csak egyetlen, laterális helyzetű mitokondrium található. A zigóta planktonikusan fejlődik, kivételek a benthikus fajok, amelyeknél ivadék-



21. ábra. Az állatvilág filogenézisének a beágyazott (nested) hierarchiája, a nagy filogenetikai egységekhez tartozó törzsekkel



22. ábra. A dendrogramon Ctenophora törzs törzs mint a többsejtű állatok (Metazoa) testvércsoportja szerepel, mint a valódi többsejtűség legkorábbi elágazása az Animalia filogenezisében (Whelan *et al.* 2017 után, egyszerűsítve)



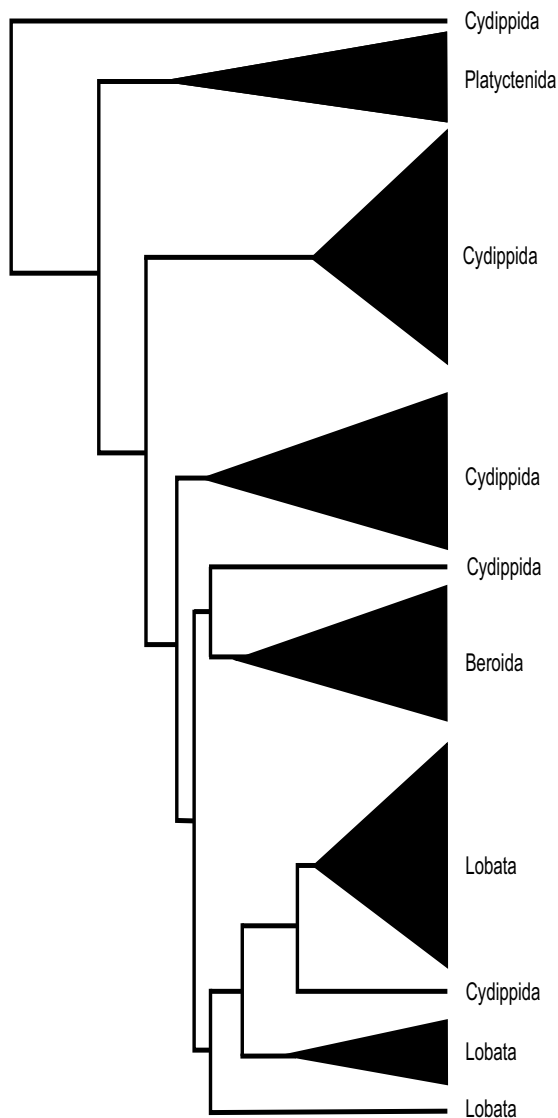
gondozás van. A barázdálódás totális, a 8 sejtés stádium után apró, gyorsabban osztódó sejtek (micromera) különülnek el, amelyek körülövik a nagy, lassabban szaporodó (macromera) sejteket, így epibolikus (körülövése) gasztrula jön létre. Utána a kisebb külső sejtek bevándorolnak (ektodermális immigráció). Először egyszerű ősbélüreg alakul ki, majd a gasztrovaszkuláris rendszer jön létre. A bilaterális szimmetria kezdeti négsugaras szimmetriából alakul ki.

A bordásmedúzáknak sima (egy fajnál harántcsíkolt-) izomsejtjeik vannak. Anatómiájuk azt mutatja, hogy izomrendszerük is a többi állatoktól függetlenül alakult ki. A többi ősi Metazoa-tól eltérően, komplex idegrendszerük jött létre, amely szubepithelialis hálózatot képez, benne ganglionok vagy fölérendelt funkciójú neuronok nincsenek. Idegrendszerük felépítésében és működésében minden más állattörzstől eltérőek: a Bilateriákra jellemző neuronspecifikus gén és az általánosan ismert neurotranszmitterek vagy hiányzanak, illetve ha megvannak, nem működnek a neuronok között. A Ctenophora-k mitokondriális genomja az egész állatvilágban különálló jellegű (22. ábra). A cirkuláris genom 11 016 nukleotidból, és csak 12 génből áll, így a legkisebb Metazoa mtDNS genom. Valószínűleg génvesztéssel egyszerűsödött. Az alábbi géneket foglalja magába:

23. ábra. Az állatvilág egyszerűsített filogenetikai vázlata, benne az idegrendszer és a neurotranszmitterek főbb sajátosságai és komponensei (Moroz *et al.* 2016 után, módosítva)

citokróom oxidáz I–II–III alegységek, NADH-dehidrogenáz 1., 3., 4. és 4L alegységek, NADH-dehidrogenáz 5. alegység és citokróom b, kezdő kodonnak a NAD1 kivételével (AUU) a többi mind az AUG-t használja, illetve UAA-t stop kodonnak.

Filogenetikai helyzetüket az utóbbi évtizeden belül, nagyobb számú transzkriptóm elemzésével sikerült tisztázni. Különállóságukat több géncsalád komparatív elemzése igazolja, így a *HOX* gének és a microRNS rendszer hiánya. Integratív elemzések azt mutatják, hogy a Ctenophora a Metazoa legkorábban elvált



24. ábra. A bordásmedúzák molekuláris filogenetikai dendrogramja megmutatja, hogy a morfológiai alapon elkülönített csoportok jelentős része (lásd: Cydippida, Lobata) nem monofiletikus, ellentétben a Beroida-val (Whelan *et al.* 2017 után)

filogenetikai ága (23. ábra), így a bordásmedúzák az összes Eumetazoa filogenetikai testvércsoportját képezik. A legősibb, valószínűleg Ctenophora-ként azonosítható maradványok az Ediacara-faunából ismertek, több biztos leletüket a Kambriumtól írták le. Nagyobb mértékű sokféleségük mintegy 350±88 millió évvel ezelőtt kezdett kibontakozni. Evolúciójuk nagyon korán két irányba vált szét. Nemzetségeik nagy többségére csak a simaizomsejtek jellemzők, míg az önálló filogenetikai vonalat képviselő *Euplokamis dunlapae* harántcsíkolt izomsejtekkel rendelkezik. A bordásmedúzák fenéklakó, bilaterális szimmetriájú fajai levezetettek és semmiképp sem a 3-csáralemezű állatok „ősformái”.

A bordásmedúzák korábban morfológiai alapon elkülönített több csoportjának (Tentaculata, Cydippida, Lobata) a monofiletikus jellegét molekuláris vizsgálatok nem erősítették meg (24. ábra). Más, morfológiailag is jól elkülönült csoportok, mint a benthikus életmódú Platyctenida-k és a tentaculum nélküli Beroida-k viszont monofiletikusnak bizonyultak. Szintén monofiletikusak a tentaculumokat az ivarézés során elvesztő, dioecikus *Ocyropsis* fajok, amelyek a Cestida-k (pl. vénuszöb – *Cestum veneris*) filogenetikai testvércsoportját képezik. Valamennyi további Ctenophora fi-

logenetikai testvércsoportjának az izolált filogenetikai helyzetű *Euplokamis dunlapae* bizonyult. Egyúttal ez az egyetlen Ctenophora faj, amelynek harántcsíkolt izomsejtjei vannak. A Bayes-féle ősiállapot-rekonstrukció (*ancestral state reconstruction*) azt mutatja, hogy a harántcsíkolt izomsejtek ezen a filogenetikai ágon azt követően alakultak ki, miután az *E. dunlapae* a többi Ctenophora-tól elkülönült, illetve azt is igazolja, hogy a harántcsíkolt izomzat az állatvilágban legalább három különböző filogenetikai ágon jött létre: az *E. dunlapae*-nél, egyes csalánozóknál (Cnidaria), illetve a három csíralemezű Eumetazoa-nál.

A bordásmedúzák ősi alakjaival kapcsolatban, főleg morfológiai-anatómiai analógiák alapján több hipotézis is megfogalmazódott. A jelenlegi bordásmedúzák közös ősei valószínűleg pelágikus, planktonfogyasztó ragadozók voltak, ezt igazolja a Ctenophora-k legjellemzőbb szünapomorfiája: a colloblastokat hordozó páros, elágazó tentaculumok. Ez a jelleg azonban az evolúciójuk folyamán több alkalommal is módosult, így a *Dryodora* fajoknál leegyszerűsödött, a *Beroe* kucsmamedúzákénál pedig teljesen redukálódott.

Az ősi állapot Bayes-féle rekonstrukciója szerint a bordásmedúzák eredetileg szabadon úszó-lebegő pelágikus életmódúak voltak, és legalább két, egymástól független filogenetikai ágon váltak benthikus vagy félig-benthikus életmódúvá (25. ábra). Ez a két átmenet a Platyctenida csoport, illetve a *Lobatolampea tetragona* kialakulása során ment végbe. Az előbbieket – a harántcsíkolt izomzatú *Euplokamis* kivételével – az összes többi Ctenophora filogenetikai testvércsoportját képezik, míg a *Lobatolampea tetragona* a „lobata” morfológiai típusú genuszok testvércsoportja. A szalagszerű testformájú *Cestum veneris* ez utóbbiak közé beágyazott. Arra viszont egyetlen csoport sem utal, hogy a benthikus csoportok bármelyike visszatérhetett volna a pelágikus életmódhoz. Korábban, morfológiai alapon úgy vélték, hogy a bordásmedúzák szerveződési alaptípusát a tankönyvekben gyakran a Ctenophora-k „típusfajaként” ábrázolt labdamedúza (*Pleurobrachia pileus*) mutatja. Ezt azonban megcáfolta az a felismerés, hogy a Ctenophora nemzetségekre általánosan jellemző a biolumineszcencia képessége, ez pedig a monofiletikus csoportot képező Pleurobrachiidae és Pukiidae családoknál hiányzik, illetve nyilvánvalóan másodlagosan elveszett, tehát ez a hiány az utóbbiak szünapomorf jellege.

A biolumineszcencia a nagyobb, fényhiányos vízmélyiségekben jelent szelekciós előnyt, a sekélyebb vízmélyiségekben élő Pleurobrachia-k számára nem jelentett szelekciós hátrányt az energia-háztartás gazdaságosabbá válása a biolumineszcencia elvesztése kapcsán.

A bordásmedúzák a világóceán szinte minden térségét sikerrel népesítették be, és fontos láncszemei a tengeri táplálékhálózatoknak. Tömeges elszaporodásuk súlyos gazdasági károkat okozhat a fiatal halivadék elfogyasztásával.

Parazoa – Álszövetes állatok

Az álszövetes állatok a soksejtű állati test (Metazoa) organizációjának ősi szintjét képezik. Mivel sejtjeik jelentős mértékben átalakulóképesek, ezért valódi szöveteik nincsenek. Vitatott, hogy testük két sejtrétege, a *pinacoderma* és a *choanoderma* homológoknak tekinthető-e az Eumetazoa-ék ekto- és entodermájával. Valódi soksejtűségüket

bizonyítja viszont az, hogy megvannak náluk a sejt közti kommunikációt biztosító galectin és integrin molekulák, és a transzmembrán sejtreceptorok is, mindezek a többsejtű állatok (Metazoa) monofiletikus eredetét bizonyítják. Egy kis méretű, Ausztrália Nagy korallzátony-menti (Great Barrier Reef) sekély tengereiben élő faj (Demospongia: *Amphimedon queenslandica*) genomikai vizsgálata megmutatta, hogy a szivacsok génkészlete sok tekintetben hasonló a fejlettebb szerveződésű állatcsoportokéhoz. Az Eumetazóákkal közös gének alapvetőek a sejtciklus szabályozásában, az egyedfejlődésben, a szomatikus- és az ivarsejtek elkülönülésében, a sejtadhézióban és az immunitás létrejöttében, emellett közös a *pán-metazoa transzkripció faktor*, illetve számos strukturális gén is. Ezek a jellegek nagyrészt szünapomorfiák, és a Metazóák monofiletikus eredetét igazolják.

Porifera – Szivacsok

Nagy valószínűséggel állítható, hogy a szivacsok lehettek a legősibb soksejtű állatok a Föld története során, bár fejlődéstörténetük legkorábbi, prekambriumi–kambriumi időszaka kevéssé ismert. Az újabban, főleg Kína és Ausztrália területéről előkerült fossziliák egyértelműen bizonyítják, hogy a Metazóák első jelentős hullámának kibontakozása, az ún. kambriumi radiáció idején a szivacsok főcsoportjai már jelen voltak. A legősibb, szivacsként azonosítható fosszília legalább 600 millió éves, és a dél-kínai Doushantuo formációból, a Prekambriumból írták le *Eocynthispongia qinnin* néven 2015-ben. Felszínét a pinacocytákra emlékeztető, pórusokkal átjárt lapos sejtek borították. A legtöbb ősmaradvány a különösen jól fosszilizálódó üvegszivacsokból (Hexactinellida) maradt fenn (lásd a dél-kínai Chengjiang faunaegyüttes a korai Kambriumból). Bár a nem-mészávas szivacsok leletei nagyon hézagosak, a legkorábbi Hexactinellida és Demospongia adatok is a Prekambriumból erednek. A molekuláris adatok alapján is mintegy 600 millió évvel ezelőttire tehető a legősibb Hexactinellida-k megjelenése.

A földtörténeti őskor (Proterozoikum) és a Kambrium határán már jelenlevő állatcsoportok közül egyedül a szivacsok és a bordásmedúzák azok, amelyek jelenleg is élnek. Ebben az értelemben valódi „élő fossziliák”.

A szivacsok monofiletikus eredetét bizonyítja néhány alapvető szerveződési „innováció”, mint a víz átáramlását biztosító pórusrendszerük (lásd: latin név – pórushordozó), sejteik többirányú átalakulóképessége (pluripotencia) és szaporodási rendszerük alkalmazkodóképessége. Mivel testüknek nincs polaritása és nem mutat semmilyen szimmetriát, nincsenek ingerületvezető sejteik és nincsenek elkülönült szerveik sem, így egyediségük is egészen kezdeti szintű. Sajátos ősi jellegük a Choanoflagellata galléros ostorosokkal nagyban egyező felépítésű choanocyta megléte. Ezt a kapcsolatot a molekuláris filogenetikai vizsgálatok is megerősítették, eszerint a filogenetikai testvércsoportjuktól, a Choanoflagellata-tól legalább 600 millió éve különültek el. Bár ezt a kapcsolatot már Ernst Haeckel (*Generelle Morphologie der Organismen*, 1866) megsejtette, sőt a szivacsokban a galléros ostorosok soksejtűvé vált fejlődési ágát feltételezte, ultrastrukturális részleteire és molekuláris hátterére csak újabban derült fény. Kitűnt, hogy míg a microvillusokból kialakult „gallér” a

Choanoflagellata-nál tölcseírszerű és a külső glycocalyx hüvelye folyamatosan megy át a sejtfelszínrre, addig ez a szivacsok galléros ostoros sejtjeinél inkább hengeres és a glycocalyx a microvillusokat összekötő hálózatot képez. A szivacsok számos jellege azonban a fejlettebb Metazoa csoportokkal való kapcsolatot bizonyítja. Ilyen a gasztrulációhoz hasonló embriogenezis, a spermiogenezis, a sejt közti kommunikációt biztosító galectin és integrin molekulák és a transzmembrán sejtreceptorok, és számos gén megléte, bár ezek egy része (pl. a chitin-synthetase) inaktív. Ugyanakkor sokáig úgy vélték, hogy a Metazoa egyedfejlődést és a szelvényesség kialakulását kódoló „antennapedia” (ANTP) géncsoport, a *HOX* és *ParaHOX* gének, amelyek génduplikációval létrejött paralógjai a különböző Metazoa csoportokra közösen jellemzőek, a szivacsokból hiányzanak. Az *Amphimedon* (Demospongia) genom szekvenálása azonban megmutatta, hogy a *HOX*–*ParaHOX* géncsoporthoz hasonló génklaszter a szivacs-genomban is megvan, és így a szivacsok és a fejlettebb Metazoa-k közös őseiben is jelen kellett, hogy legyen. A további bizonyítékot a mézszivacsok genomvizsgálata hozta, amelyeknél a *ParaHOX* gén a choanoderma sejtrétegben hasonlóan működik, mint a Metazoa-k entodermájában. Ha még mindehhez azt is hozzászámítjuk, hogy a Demospongia és Calcarea filogenetikai szétválása mintegy 600 millió évvel ezelőtt már megtörtént, akkor egyértelműnek tűnik, hogy a legősibb Metazoa-k genomjában a *HOX*–*ParaHOX* géncsoportnak jelen kellett lennie. Újabban a cadherin géncsaládhoz tartozó géneket is azonosítottak a szivacsokban, ami azért is fontos tény, mivel ezek a Metazoa sejtadhézió mediátorai, és fontos szerepük van a sejt differenciálódásban és morfogenezisben.

A Metazoa-k evolúciójára vonatkozó további fontos összefüggések rajzolódnak ki a szivacsok egyedfejlődési sajátosságai alapján, az „Evo-Devo” elv értelmében. A barázdálódási folyamat is több, pleziomorfnek tekinthető jelleget mutat. Ilyen a több Demospongia-nál igazolt radiális barázdálódás, amely holoblasztikus és nem mutat test-polaritást (ún. polyaxialis vagy kaotikus barázdálódás). Differenciáltabbnak mutatkozik egyes Calcarea-k barázdálódása, ahol a kezdeti aequalis szakaszt a külső micromera és a belső macromera réteg differenciálódása váltja fel, és ezt követően a kisebb sejtekből álló animális, és a nagyobb sejtekből álló vegetatív pólus is megkülönböztethető. Ez a stádium a blasztula inverziójának a folyamatába megy át.

Bár a szivacsok embrionális fejlődése eléggé sokféle, mindegyik esetben megfigyelhető egy határozott sorrend, ahogyan a blasztomerák osztódása és mozgása átmegy egy a csíralemezek kialakulásához hasonló differenciálódási folyamatba. Ezt egyes szerzők (Brusca 2015) a gasztruláció és a test polaritása megjelenése legkorábbi formájának tartják. A lárvális alakok sokféleségét a kutatók általában hét csoportba osztják. A Hexactinellida *trichimella* lárvaalakja totális aequalis barázdálódással indul, majd a blasztula stádium után egy külső syncytiális hálózat jön létre. Ez a szabadon úszó lárvalak megtapad, majd átalakuláson megy keresztül. A *trichimella* ostoros sejtrétegének sejtjei sokcsillósak, ez jelleg a szivacsok körében egyedülálló. Az egyedfejlődés a mézszivacsoknál is totális radiális barázdálódással indul, és üreges *cöloblasztula* alakkal folytatódik. A továbbiakban kétféle lárvalak különböztethető meg. A *calciblasztula* lárvánál a külső csillós sejtréteg egységes marad, míg az *amphiblasztula* lárvánál a test három sejtcsoportra differenciálódik, és a csillós sejtek egyik csoportja a test belsejébe vándorol, a későbbiekben az ostorkam-

rákat kialakítva. A Homoscleromorpha-k barázdálódása is totális aequalis, azonban a 3. osztódás után a sejtek további osztódása aszinkronná válik, és szikanyaggazdag sejtekből álló morula jön létre. A 64-sejtes állapot után a morula külső és belső sejtrétegre differenciálódik és az ún. *cinctoblasztula* lárvát alakítja ki. A legváltozatosabb és a legtöbbet is tanulmányozott a Demospongia-k fejlődése. Itt vannak direkt fejlődésűek (Tetractinellida), és de ismerünk sokat tanulmányozott lárvaalakokat is. A barázdálódás totális aequalis, és ezt követően üreges blasztula jön létre. Több esetben unipoláris vagy multipoláris sejt-bevándorlás megy végbe. A külső sejtek a 32–64 sejtes állapotokban csillóssá válnak, a belső sejtek archaeocyttákká alakulnak. Az leggyakoribb korai lárvastádium a *cöloblasztula*. Ez gyakran *parenchymella* lárvaalakba megy át, amelynek a csillós külső sejtei amöboid sejtekből álló belső sejtömeget vesznek körül. Ilyen a legtöbb Demospongia fejlődésmenete. Egy következő típusnál, a *disphaerula*-nál kettős külső epitheliális sejtréteg található, amely egy kisebb belső üreget vesz körül; ez a *disphaerula* lárvalak (Demospongia: Halisarcidae). Valamennyi lárvalak csillózata polaritást mutat, az elülső csillós részt tekintjük az animális pólussal homológ-nak, és ebből indul ki a choanoderma képződése, míg az ellenkező póluson elhelyezkedő amöboid sejtekből képződik a kifejlett szivacs külső sejtrétege, a pinacoderma. A szivacsok szerveződése genetikai alapjainak megértésében döntő áttörést jelentett az *Amphimedon queenslandica* Demospongia teljes genomjának a szekvenálása. Ez lehetőséget ad a Metazoa és a Porifera gének homologizálására, és az egyedfejlődés során manifesztálódó gének azonosítására. Ezek a vizsgálatok adhatják meg azoknak a régen függőben lévő kérdéseknek a megoldását, hogy a szivacsok külső és belső sejtrétege, az epidermis és gastrodermis homológ-e a szöveti szerveződésű állatok ektoderma és entoderma csíralemezével, illetve a külső sejtréteg befordulása (inverzió) a szivacsoknál tekinthető-e a gasztruláció ősi formájának.

Eumetazoa: Valódi szövetes állatok

Az élővilág fejlődéstörténetének az Eumetazoa szerveződéshez vezető ágán négy alapvető nagy átmenet, innováció állapítható meg. Közülük a minden további fejleményt megalapozó változásról, az eukarióta sejt evolúciójáról már volt szó. Ezt követte a soksejtűség kialakulása; ennek ősbibb formáját, az álszövetes szerveződést a szivacsok evolúciója kapcsán tekintettük át. A következő nagy átmenet a csíralemezekből történő szöveti szerveződés megjelenése, ezt láthatjuk a csalánozóknál (Cnidaria), és ezt követi a harmadik csíralemez kialakulásával a triploblasztikus és alapvetően kétoldali részarányos Eumetazoa test létrejötte (Bilateria). Az Eumetazoa nagy filogenetikai irány kialakulása tehát a *valódi szöveti szerveződéssel* indul, amely az egyedfejlődésben a *gasztruláció* során manifesztálódik. Az így létrejövő két elsődleges szövet *epithel*-jellegű, *ekto*- és *entoderma*. Hasonló folyamatok a valószínűleg korai filogenetikai oldalágat képező korongállatkáknál (Placozoa) is végbementek, ennek részletei azonban még kevésbé tisztázottak. Korábban a csalánozókkal (Cnidaria) együtt tárgyalták a bordásmedúzákat (Ctenophora) is, ez az állatcsoport azonban az újabb genomikai vizsgálatok szerint teljesen különálló ősi fejlődési irányt képez, amely az Eumetazoa-k kialakulásával párhuzamosan, sőt lehetséges, hogy még a szivacsok létrejöttét megelőzően, az Ediacara időszakban jött létre, és valószínűleg meg a többsejtes szerveződés sajátos formáját. Ezért a fenti csoportokat korábban összefoglalóan kezelő Epitheliozoa kategóriát polifiletikusnak tekintjük, és a fejlődéstörténeti alapú rendszerezésben nem használjuk.

Az Eumetazoa-k evolúciójának következő nagy átmenete a harmadik csíralemez, a mezoderma kialakulásával történt, amely elválaszthatatlanul összefügg a kétoldali (bilaterális) szimmetriájú test megjelenésével. Az Eumetazoa szerveződés új utakat jelölt ki az állatvilág sokféleségének a kibontakozásában. A bilaterális szimmetria határozza meg a test kettős, fej-farki (orális-aborális) és hát-hasi (dorsoventrális) polaritását. Ez a szimmetria teszi lehetővé a kefalizációt, a táplálkozással és az érzékeléssel kapcsolatos struktúráknak a fejtájon való koncentrálódását. A bilaterális szimmetria következménye a teljes bélcsatorna, illetve a proto- és metanefridiális kiválasztó rendszer létrejötte is. Mezodermás eredetű emellett az izomzat, a keringési és a kiválasztó rendszer, valamint a szaporodási rendszer szomatikus része.

A legősibb fosszilis, Bilateria-ként azonosítható maradványokat Kína Doushantuo formációs üledékeiben találták meg, korukat 630–600 millió évre becsülik. A Bilateria-k monofiletikus eredetét a molekuláris elemzések és a morfológiai-anatómiai vizsgálatok egyaránt igazolják. Legfontosabb szünapomorfiáik a harmadik csíralemez, a mezoderma megléte, a bilaterális szimmetria, a kefalizáció, valamint a hosszanti- és harántizomzat megléte, bár ezek az utóbbi jellegek esetenként redukálódhatnak, illetve erősen leegyszerűsödnek. Fontos hipotéziseket alaptak a lárvális fejlődési alakokra is (Evo-Devo elv), annak alapján, hogy ezek mutatják meg a Bilateria-k ősi szerveződési alapformáját (ún. Ur-Bilateria). A molekuláris elemzések viszont nemcsak a redukciós eredetű hasonlóságok eltérő filogenetikai eredetét tárták fel, hanem megmutatják azt is, hogy a legegyszerűbb szerveződésű ősi taxonok közül melyek azok, amelyek között valódi leszármazási kapcsolat áll fenn, és melyek képeznek korai filogenetikai oldalágakat, mint a bordásmedúzák (Ctenophora).

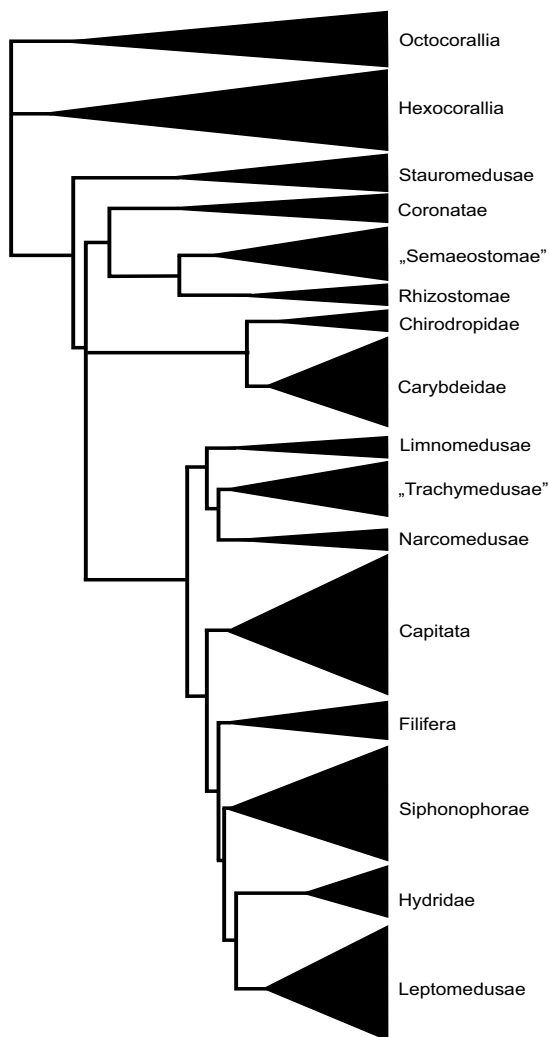
A korábbi rendszerek a legősibb Eumetazoa-ként a laposférgeket (Platyhelminthes) kezelték, annak alapján, hogy náluk a test belsejét egy kevésbé differenciált parenchimatikus szövet tölti ki. Az egyszerűbb laposférgek ektodermális csillózata alapján feltételezték, hogy ezek Ciliata-ősök „átsejtésedésével” jöttek létre (J. Hadzi hipotézise). A múlt században sokáig elfogadták a „planuloid-acoeloid” hipotézist is, azt feltételezve, hogy az Eumetazoa szerveződés ősi, ún. archetípusa a csillós planuloid lárva lehet. Ennek ellentételezéseként fogalmazódott meg az archicoelomata hipotézis, mely szerint az Eumetazoa-k ősi alakja komplex felépítésű, három csíralemezű lény volt, és a laposférgek testüreg nélküli jellege reduktív irányú fejlődés eredménye. Ezeket a morfológiai alapú hipotéziseket írták felül azok a molekuláris filogenetikai eredmények, amelyek megmutatták, hogy a testüreg nélküli, acoelomorph csoportok (Acoela és Nemetodermatida) és a Xenoturbella-k nem laposférgek (Platyhelminthes), hanem a három csíralemezű állatok bazális csoportját képezik. Az Acoelomorpha a jelenlegi filogenetikus rendszerekben mint az összes további Bilateria testvércsoportja jelenik meg, azzal együtt, hogy szerveződésük közel áll a Bilateria-k hipotetikus ősi formájához (Ur-Bilateria, v. ö. 15. ábra).

A valódi szöveti szerveződés legegyszerűbb, és minden bizonyíték szerint legősibb formáját a kétcsíralemezű csalánozók, Cnidaria alkotják. Ezért az Eumetazoa-k filogenetikai viszonyainak a tárgyalását ezzel a törzsszel kezdjük

Cnidaria – Csalánozók

A Cnidaria-k rendszerint váltivarúak. Három, a hagyományos rendszerben megkülönböztetett osztályukban (Hydrozoa, Scyphozoa, Cubozoa) jelen van a *polip-* és *medúza-*alak váltakozása. Ezért, és molekuláris jellegeik, főleg a mtDNS szerveződése alapján, egyes rendszerezők ezt a három csoportot együttesen egy altörzsbe foglalják össze Medusozoa (illetve Tesserazoa) néven. Az Anthozoa-knak viszont csak polip-alakjuk van. A polip- és medúza-alak elsődlegesen sugaras szimmetriájú, másodlagosan bilaterálissá válhat. A polip-alakra jellemző a különböző ivartalan módokon történő telepképzés (lásd pl.: korallok, pelágikus úszó hydropolip telepek stb.). A polip általában sarjadzással hozza létre a medúza-alakot, amely ivaros szaporodással *planula-*, illetve esetenként *actinula* lárvát képez. A lárva szesszilis alakká változásával jön létre a *polip*. Az *actinula* lárvából azonban szabadon úszó medúza-alak is létrejöhet. Ezt az átalakulási módot csak két Hydrozoa rendben ismerjük. A polip- és a medúza-alak elsődlegességének kérdése korábban vitatott volt. Amennyiben a szesszilizálódó polip-alak az elsődleges, akkor az a tény, hogy az Anthozoa osztályban nincs medúza-alak, pleziomorf jelleg, azzal együtt, hogy az anthopolip ivaros szaporodásra képes. Ebben az esetben viszont a medúza-alak jelenléte leszámaztatott, és ez a Medusozoa osztályok monofiletikus eredetét bizonyító szünapomorf jellege. Ebből viszont az is következik, hogy az is leszámaztatott jelleg, hogy a medúza-szaporodik ivaroson, és ezzel együtt a polip-alak elveszíti az ivaros szaporodás lehetőségét. Az újabb molekuláris filogenetikai vizsgálatok, és bizonyos pleziomorf jellegek (csalánsejtben *cnidocil* helyett ostor) meglelte az Anthozoa-nál, az előbbi hipotézist erősítik meg.

A csalánozók hosszú földtörténeti múltra tekinthetnek vissza. A legkorábbi, mintegy 600 millió éves fossziliák a praekambriumi Ediacara időszakból vannak, a dél-ausztráliai Ediacara Hills területéről. Ezek között medúzák és polipkolóniák is vannak, illetve egy, a mai tollkorallokhoz (*Pennatula*) hasonló képződmény. Bár egyes medúzaszerű maradványok ernyőjének szegélyén tentaculumok is láthatók, a leletek taxonómiai besorolása bizonytalan, illetve vannak olyan leletek is, amelyek a három-, öt- vagy nyolcsugaras szimmetriák alapján semmilyen jelenlegi élőlénycsoporttal sem azonosíthatók. A fossziliák alapján felállított taxonok (Vendozoa, v.ö. Seilacher 1880, illetve Rangeomorpha), és a szintén bizonytalan taxonómiai helyzetű *Dickinsonia*, a jelenleg élő állattörzsekkel egyelőre nem hozhatók származástani kapcsolatba. Az előbbieknél némileg fiatalabbak és jobban értelmezhetők azok a leletek, amelyeket 2014-ben Új-Fundlandból, *Haootia quadriformis* néven írtak le. Ez mintegy 6 cm testhosszúságú, négysugaras szimmetriájú medúzaszerű fosszília, amelyen kontraktilis izomszerű kötegek maradványai is láthatók, hasonló a jelenleg is élő Staurozoa-hoz. A Kambrium elejéről már benthikus, rögzült és kúszó Anemonia-szerű aktiniák maradványai és életnyomai ismertek. Szintén korai kambriumiak azok a Dél-Kínából leírt maradványok, amelyeket Scyphozoa-k embrionális alakjaiként azonosítottak. Mindmáig bizonytalan volt azoknak a két-csíralemezű állatoknak a taxonómiai besorolása, amelyeket 2014–2015-ben találtak a Dél-Ausztrália közeli tengerekben, 400–2900 m közötti mélységekben. Az első leleteket *Dendrogramma enigmatica* és *D. discoides* néven írták le. Molekuláris vizsgálatok során kitűnt, hogy ezek a mintegy 20 mm-es állatok, amelyeket eleinte az Ediacara-időszakból fennmaradt medúzaszerű „élő fossziliának” véltek, valószínűleg benthikus életmó-



25. ábra. A csalánozók – Cnidaria filogenetikai áttekin-tése (Collins 2002 után). Az Anthozoa (Octocorallia + Hexacorallia) testvércsoportja a Medusozoa néven össze-foglalt összes további filogenetikai ágának. Látható, hogy az alapi elágazások magas támogatottságúak

valószínűleg benthikus életmó-

dú, teljes telepekben egyelőre nem ismert Siphonophora-telepek egyedei, amelyek közeli rokonságban állnak Rhodaliidae család fajaival.

A csalánozók eredetének a kérdése szorosan összefügg a Metazoa-k létrejöttével. A szivacsok mellett a csalánozók az az állatcsoport, amelynek alapfelépítése a Kambrium óta lényegében változatlan maradt. A legelterjedtebb hipotézis szerint a Metazoa-testfelépítés koloniális eredetű. Eszerint Choanoflagellata-szerű telepképző ostorosok hozhattak létre egy belső üregű ős-Metazoa testet (*blastaea*), és ebből alakult ki a két sejtrétegű planuloid alak (*gastraea*). Ebből két különböző irányban továbbfejlődve jött létre a Porifera és a Cnidaria szerveződési forma. Ezzel a nézettel szemben formálódott meg az a nézet, hogy a két-csíralemezű Cnidaria test reduktív fejlődéssel, a három-csíralemezű bilaterális szimmetriájú test egyszerűsödésével jött létre. Ez a felfogás bizonyítéknak tekintti, hogy a legősibb Cnidaria-k az Anthozoa-k (lásd: később), ezek között pedig vannak bilaterális szimmetriájú alakok. Ezt a feltételezést azonban alapjaiban cáfolja az, hogy a Cnidaria-k egyedfejlődésében nincs semmilyen olyan mozzanat, ami a triploblasztikus eredetre utalna. Életmódjukban, táplálkozásukban sincsenek olyan tényezők, amelyek ilyen típusú reduktív („degeneratív”) változást indokolnának. Bár ismertek olyan esetek, amelyek a bilaterális szimmetriájú test (ál-)radiálissá válását mutatják (pl. Echinodermata), ezek ott nem járnak együtt a komplex szervrendszerek (pl. urogenitális rendszer) redukciójával. A radiális szimmetria elsődlegessége mellett szól a barázdálódás és a lárvális fejlődés menete is, mivel a különböző Cnidaria csoportokban egységesen a radiális barázdálódás különböző formái vannak jelen, és a lárvális alakok is eredetileg radiális szimmetriájúak. A Cnidaria törzset, mint filogenetikai ágazatot, a sokgénes elemzés a Bilateria testvércsoportjaként mutatja meg.

A Metazoa-k általános bevezetőjében már szó volt arról, hogy evolúciójuk igen korán szétvált a Protostomia és Deuterostomia fejlődési irányokra (20–21. ábra). Közülük a Deuterostomia-k többnyire radiális barázdálódásúak, és ez a pleziomorf jellegük valószínűleg közös a Metazoa-k közös ősével, illetve a Metazoa-k és a csalánozók közös ősével is. További fontos felismerések adódtak a *HOX-ParaHOX* gén-csoport evolúciója és manifesztációjának módja alapján. Ezek is azt igazolták, hogy a Cnidaria a Bilateria filogenetikai testvércsoportja. Bár a csalánozóknál nincs meg a Metazoa-ra jellemző minden *HOX* gén-csoport, közülük többről (*Gsx* és *proto-Xlox/Cdx*) sikerült igazolni, hogy ezek az Eumetazoa génekkel ortológok (Hejnol & Martindale 2008, Hejnol 2015).

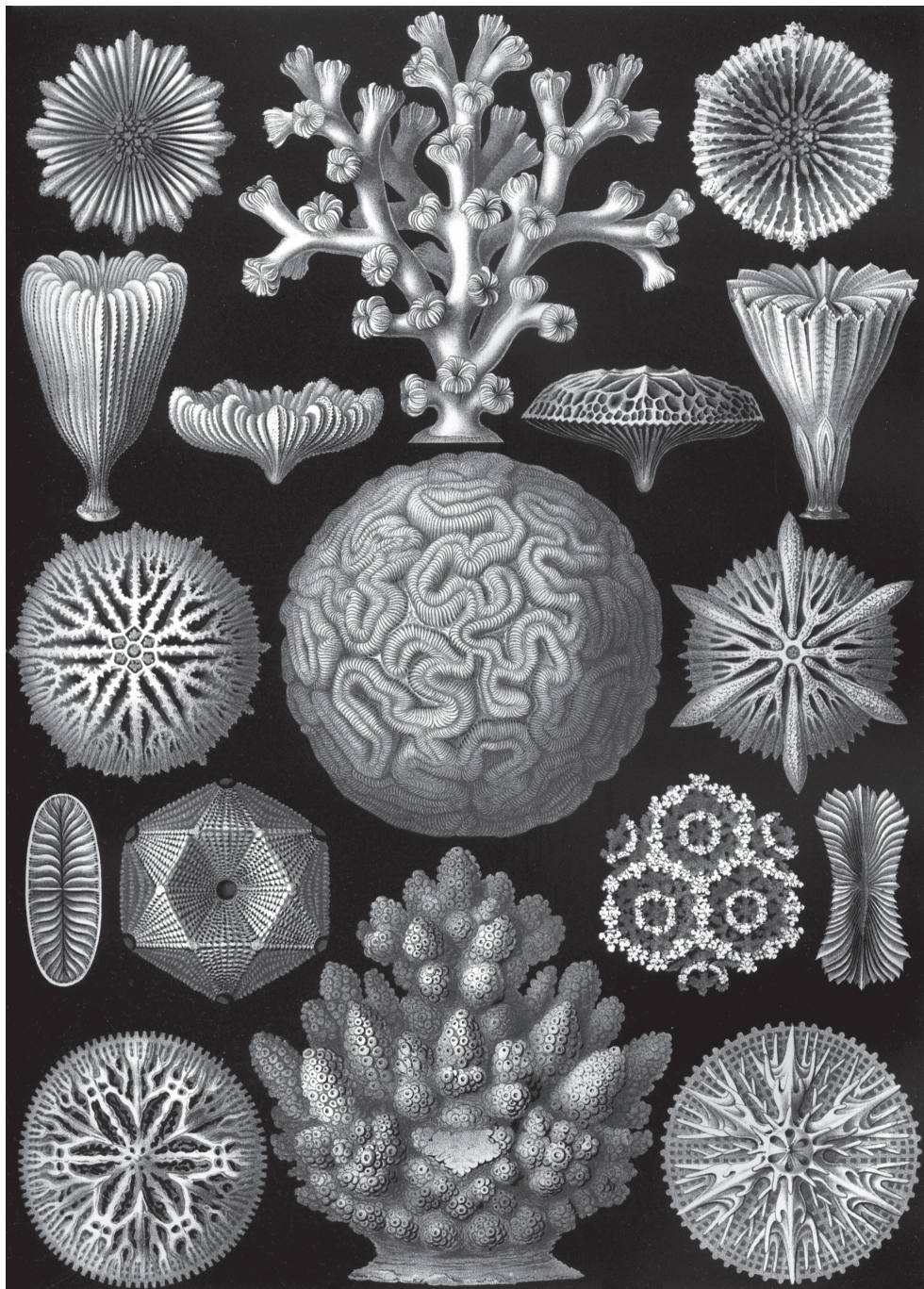
A *HOX* gének expressziójának evolúciós változásai az Eumetazoa nagy filogenetikai ágain

Sokáig vitatott kérdés volt, hogy a csalánozók két alapvető alakja, a polip- és a medúza közül melyik tekinthető elsődlegesnek, illetve az, hogy a Cnidaria osztályai közül melyik tekinthető a legősibb filogenetikai ágának. Korábbi elméletek a medúza-alakot tartották elsődlegesnek, mivel ez az ivarosn szaporodó életszakasz. Ezzel ellentétben, a polip-alak elsődlegességét vélték bizonyítani azzal, hogy (a Myxozoa-k kivételével) minden Cnidaria osztályban megvan a polip-alak, tehát ez

kell, hogy legyen az ősi csalánozó szerveződési forma. E két alapvető felfogás „köztes” változataként megfogalmazódott az ún. actinula-hipotézis is. Eszerint az ősi Cnidaria-k a benthikus aljzaton mozgó-úszó planuloid lárvalakhoz hasonlóak voltak, amelyből a tentaculumok kialakulásával egy, az actinula lárvához hasonló alak jött létre, és ez alakult át medúzává, ahhoz hasonlóan, ahogy ez egyes Hydrozoa-k életciklusában történik.

A molekuláris filogenetikai elemzések a vitatott kérdéseket jórészt tisztázták. Az egyik fontos eredmény az volt, hogy a 18S rDNS szekvenciája alapján a medúza nélküli Anthozoa osztály az összes többi Cnidaria (Medusozoa) testvércsoportjának bizonyult (28. ábra). Ezenkívül az Anthozoa-k mitokondriális DNS-e az Eumetazoa-mitokondriumhoz hasonlóan cirkuláris, míg a Medusozoa szünapomorfiája a lineáris elrendeződésű mitokondriális genom. A polip-alak elsődlegességét bizonyítja az is, hogy az Anthozoa-nál megvannak mindazok a szünapomorf jelek, amelyek megvoltak a Cnidaria-k feltételezett közös őseinél, ehhez képest viszont a Medusozoa a lineáris mtDNS mellett még egy szünapomorfiát mutat: a csalánsejt ostora helyett a cnidocil kialakulásával. Összegzésképpen leszűrhető, hogy a medúza eredetileg diszperziós feladatú, leszármaztatott alakként homológ módon van jelen a Medusozoa összes osztályában, és ezzel együtt átvette az ivaros szaporodás funkcióját is, míg a polip-alak funkciója a benthikus ökoszisztéma forrásainak kihasználása és a sarjadzások-telepképzéses szaporodás maradt.

A Cnidaria-k fejlődéstörténetének további fontos vonatkozása a telepesség kialakulása, amely több osztályban és többféle formában van jelen. Ez számos esetben differenciálódással és funkciómegoszlással jár, ahogy ezt a Hydrozoa osztályban a Siphonophora, Milleporidae és Stylasteridae csoportokban látjuk. Elentétes tendencia érvényesül a Scyphozoa és Cubozoa osztályokban, ahol sokféle pelágikus életmódú medúza-alakkal találkozunk, amelyek gyakran nagy méretűek, specializált izomsejtszerűek, mesenchyma-szerű köztes rétegük, komplex gasztrovaszkuláris rendszerük és fejlett érzékelő rendszerük van, csalánsejtjeikkel pedig sok esetben jelentős méretű zsákmányt is képesek bénítani. Az Anthozoa-ra mint szünapomorfia jellemző a biradiális szimmetriából kialakuló hat- vagy nyolcsugarú (hexa-, illetve octoradialis) szimmetria, az actinopharynx, a siphonoglypha és az ősbélüregben a mesenterialis fonalak jelenléte, illetve pleziomorfiaként a cnidocil és a cnidocytá operculum hiánya. Az Anthozoa-k gasztrovaszkuláris- és idegrendszere is bonyolultabb, mint a Medusozoa-ké. Számos filogenetikai „kísérletet” is láthatunk a koloniális életmód keretei között bizonyos „szuperorganizmusok” létrejöttére, ahogy ezt egyszerűbben a tollkorall (Pennatula), a szarukorallok (Antipatharia), bonyolultabb szerveződésű formában pedig az Octocorallia és Hexacorallia eseteiben látjuk. Utóbbiak a csalánozók fejlődéstörténetének nyilvánvalóan a legfiatalabb képződményei, mivel a legősibb Scleractinia maradványok csupán a középső Triásztól, mintegy 237 millió év óta ismeretesek, és ezek az alakok még nem voltak telepképzők. A korábbi, jelentős telepeket képező alakok három fő csoportra tagolódnak: Rugosa, Heterocorallia és Tabulata. Jellemző eltérés a jelenlegi, aragonitvázú Scleractiniákkal szemben, hogy a Kréta-időszaki alakok váza kalcitból épült fel, a fosszilis Rugosa-hoz hasonlóan. A Scleractinia-n belül a molekuláris vizsgálatok két fő fejlődési ágat azonosítottak, egy robusztusabb, vastag lemezes struktúrájú mészvázal rendelő, és egy vékonyabb, porózusabb vázú és



26. ábra. A hatosztatú korallok (Hexacorallia) sokfélesége (E. Haeckel grafikája)

változatosabb megjelenésű fajokból álló irányt. Filogenetikai viszonyaik megítélését bonyolítja, hogy a zooxanthellákkal való szimbiózis, ugyanúgy, mint a telep- és zátonyképzés is, a Scleractinia-k között több filogenetikai ágon párhuzamosan, egymástól függetlenül ment végbe. Emellett mint általános trend jelentkezik az egyes polipegyedek méretének a növekedése a mesenchyma bonyolultabbá válásával és a hatékonyabb izomműködéssel együtt.

Két olyan további csoport van, a Myxozoa és Polypoidozoa (a korábbi rendszerekben osztályok), amelyeknek a csalánozókkal való filogenetikai kapcsolatát csak újabban tárták fel (Chang *et al.* 2015). Mindkét fejlődési irány úgy értékelhető, mint két egymástól független „kísérlet” a parazita életmódra való átmenetre, a Myxozoa esetében szélsőséges leegyszerűsődéssel, a Polypoidozoa-nál viszont számos Cnidaria-jelleg fennmaradásával. A genomikai vizsgálatok bebizonyították, hogy a Myxozoa és Polypoidozoa, mint filogenetikai testvércsoportok, a Hydrozoa + Scyphozoa + Cubozoa monophylum (Medusozoa) ikerkládusát alkotják

Háromcsíralemezű-állatok (Bilateria)

A háromcsíralemezű-állatok (Bilateria) monofiletikus eredetét a morfológiai-anatómiai vizsgálatok és a molekuláris elemzések egyaránt igazolják. Legfontosabb szünapomorf jellegük a harmadik csíralemez (mezoderma) megléte, az elsődlegesen kétoldali részarányosság (bilaterális szimmetria), a test fej-farki (orális-aborális) hossz tengelye, valamint a hosszanti és körkörös izomzat (elsődlegesen bőrizomtömlő) megléte. A genomikai bizonyítékok közül a legfontosabbak a test polarítására és a szelvényesség genetikai alapjaira, a *HOX-ParaHOX* géncsoportra vonatkozó eredmények. Ezek azt is megmutatják, hogy nincs közvetlen összefüggés az anatómiai szerveződés bonyolultsága és a genomikai komplexitás között. A szelvényességet kódoló gének ugyanis számos csoportban nem manifesztálódnak, ezáltal a morfológiai leegyszerűsödés érvényesül, például a szesszilizáció vagy élősködő életmódra való áttérés következtében. Ilyenkor a tényleges filogenetikai helyzet a fejlődési alakok (Evo-Devo) és/vagy a genomikai bizonyítékok alapján tisztázható.

Protostomia vs. Deuterostomia – Összajúak és Újszajúak

A Bilateria csoportok filogenetikai viszonyainak feltárásában úttörő jelentőségűek voltak Halanych *et al.* (1995) és Aguinaldo *et al.* (1997) közleményei, amelyek a Bilateria-sokféleséget három főcsoportra, Lophotrochozoa és Ecdysozoa (együtt Protostomia), illetve Deuterostomia ágazatokra tagolták. Ezeket az eredményeket eleinte csak egyetlen génre, a 18S riboszomális RNS-t kódoló génre alapozták, azonban ez hamarosan kiegészült multigén és nagyon sok taxonra irányuló vizsgálatokkal (Telford *et al.* 2015, Halanych 2016), amelyeket az elmúlt évtizedben már új generációs szekvenálási módszerekre (mindenekelőtt *Illumina short reads*) alapozott kutatások követtek (Bleidorn 2019, Marlétaz *et al.* 2019).

A két fő egyedfejlődés-típusú ágazat a három csíralemezű állatok evolúciójának egészen korai szakaszában elkülönült. Ennek a két fő evolúciós iránynak, a Protostomia- és Deuterostomia-nak a megkülönböztetése a filogenetikai rendszerezés egyik alapkövévé vált. A Protostomia-nál a blasztopórus válik szájnírássá, vagy a környékén nyílik meg („összajú” jelleg), míg a Deuterostomia-nál a blasztopórusból rendszerint a végbélnírá (anus) alakul ki, és a szájnírá a test ellenkező pólusa közelében jön létre. Ezt az általános képet a molekuláris vizsgálatok több ponton módosították. Míg a Deuterostomia törzseknél (Echinodermata, Hemichordata, Chordata) a blasztopórus mindig végbélnírássá alakul, addig a Protostomia-nál csak az ánus másodlagos kialakulása egységes. A spirális barázdálódású törzseknél (Nemertea, Mollusca, Annelida stb.) a blasztopórus nem mindig alakul szájnírássá. Az Ecdysozoa csoportokban pedig létrejöhet a Deuterostomia-hoz hasonló egyedfejlődés is (Nematomorpha, Priapulida) a blasztopórus végbélnírássá alakulásával, és a test animális pólusán létrejövő szájnírással. Hasonló a helyzet az egyedfejlődés további vonatkozásaiban is. A Protostomia phylumok közül a spirális barázdálódású csoportokra (Spiralia) a 64-sejtes állapotban meghatározott

(4d) ősmezodermasajtóból létrejövő teloblasztikus mezodermaképződés a jellemző (pl. Mollusca, Nemertea, Annelida), a Deuterostomia radiális barázdálódású csoportjainál viszont a mezoderma a gasztrodermális tasakokból, enterocöl mezodermaképződéssel, jön létre. Ez az egyedfejlődési különbség egyúttal a szelvényesség eltérő kialakulását is meghatározza, jóllehet a szelvényesség genetikai alapjai (*HOX-ParaHOX* gének) mindkét filogenetikai ágon jelen vannak. A szelvényes test a Protostomia-ágon a mezodermasáv feltagolódásával és szelvényes cölómatasakokkal jön létre. A Deuterostomia törzsekre viszont a cölóma hármastagolódása (trimetameria) jellemző. További Protostomia-szünapomorfia még a cerebrális ganglionpárból és garatideggyűrűből álló ventrális helyzetű dúcidegrendszere; ezzel szemben a Deuterostomia-nál csak a magasabb szervezetségű Chordata csoportban jelenik meg a dorzális helyzetű velőcső, mint egységes központi idegrendszeri mintázat.

A molekuláris filogenetikai elemzések – a fenti kivételekkel együtt – megerősíteték a két nagy filogenetikai irány monofiletikus jellegét. Egyedül a **Xenacoelomorpha** törzs (Acoela, Nemertodermatida, Xenoturbella) az, amely a genomikai eredmények alapján a fenti fő irányok egyikéhez sem tartozik, hanem a Bilateria legkorábban szétvált, legősibb jellegeket megőrzött fejlődéstörténeti ágának bizonyult (lásd: a következő fejezetben).

A Protostomia-hoz 24 phylum tartozik, ezek erősen támogatottan két filogenetikai főirányba tartoznak: **Lophotrochozoa** (s. l.) és **Ecdysozoa** (Halanych 2004, Bleidorn 2019). A szélesebb értelemben vett Lophotrochozoa-t az újabb filogenetikai munkák (Marlétaz *et al.* 2019) petebarázdálódási típusuk alapján **Spiralia** néven említik; a kérdés részletesebb megtárgyalását lásd a Lophotrochozoa fejezetben. Ennek a nagy filogenetikai ágának a bazális elágazású csoportját a szklerotizált „állkapcsi” elemekkel bíró **Gnathifera** törzsek (Gnathostomulida, Micrognatha, Rotifera, Chaetognatha) alkotják, míg a továbbiak három filogenetikai ágra tagolódnak, amelyek megítélésében még a legújabb, genomikai alapú tanulmányok sem egységesek (Laumer *et al.* 2019 vs. Bleidorn 2019, Marlétaz *et al.* 2019). Abban viszont minden releváns közlemény megegyezik, hogy a lophophor-szűrő táplálkozású törzsek (Phoronida, Bryozoa, Brachiopoda) monofiletikus csoportot (Lophophorata) képeznek.

Nyolc további phylum alkotja az Ecdysozoa filogenetikai ágát, amely egyúttal az állatvilág legfajgazdagabb nagy egysége, a leírt állatfajok mintegy 80%-ával. Szünapomorf jellegük, hogy kutikulájukat hormonálisan szabályozott módon ismételtelen levedlik. Három nagyobb filogenetikai csoportra tagolódnak: *(i)* a leginkább „féregszerű”, leegyszerűsödött szervezetű Nematoida (Nematoda, Nematomorpha), *(ii)* a kutikulás páncélzatú Scalidophora (Priapula, Kinorhyncha, Loricifera) és *(iii)* a legnagyobb sokféleségű Panarthropoda (Tardigrada, Onychophora, Arthropoda). Filogenetikai viszonyaikat a megfelelő fejezetekben tárgyaljuk.

A háromcsíralemezű, bilaterális szimmetriájú állatok (Bilateria) másik fő fejlődési ága az **Deuterostomia** (Újszájúak). Jóllehet mind a törzsek (Echinodermata, Hemichordata és Chordata), mind a fajok száma (alig 100 000) jelentősen elmarad a **Protostomia** iránytól, emberi nézőpontból az állatvilág fejlődéstörténetének ez az iránya tűnhet fontosabbnak. Legfontosabb embrionális jellegüknek sokáig a radiális barázdálódást, a másodlagosan létrejövő szájníylást és a cölóma hármastagolódását tartották, azonban kitűnt, hogy ezek a jellegek vagy egy részük egyes Protostomia csoportokban is megvannak (lásd Lophophorata törzsek, pl. Brachiopoda). Sokkal

világosabban látszik ez a filogenetikai tagolódás az egyedfejlődést és szelvényeséget kódoló gének alapján (lásd: *HOX-ParaHOX* géncsoport, 16–17. ábra). Szintén Deuterostomia-szünapomorfia a *Nodal* szignalizációs citokinek kódoló gének megléte. Ezek az embrionális fejlődés korai szakaszában a mezoderma differenciálódását és a bilaterális szimmetria létrejöttét szabályozzák. A Deuterostomia-n belül, mint filogenetikai testvércsoport, elkülönül egymástól egyrészt a számos redukciós tendenciát mutató Ambulacralia (Echinodermata és Hemichordata), másrészt a bonyolultabb szerveződésű csoportokra tagolódó Chordata. Korábban felvetődött az is, hogy az 1949-ben felfedezett Xenoturbella-k a Deuterostomia-k korai, bazális elágazását képezik. Az újabb vizsgálatok azonban megmutatták, hogy ezek, az Acoelomorpha csoporttal együtt, a Bilateria legősibb monofiletikus elágazását alkotják.

Xenacoelomorpha – Bértelenférgék

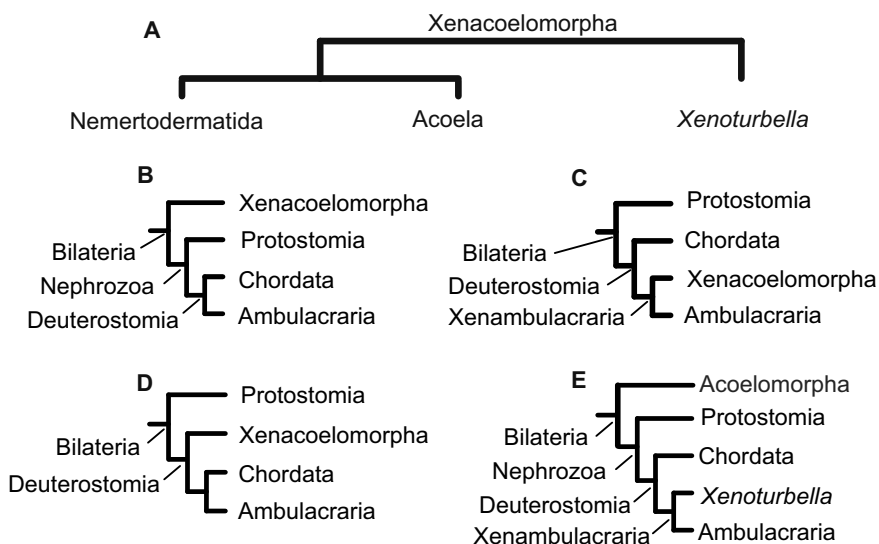
A Xenacoelomorpha-k többnyire kicsiny (Xenoturbella >10 cm) vagy parányi, néhány mm-es méretű (Acoela, Nemertodermatida), szelvényezetlen, csillós kültakarójú, közvetlen fejlődésű állatok. Csillózatuk minden más állatcsoporttól eltérő: a csillók csúcsa alatt négy mikrotubuluspár végződik, a szomszédos csillók gyökérnyúlványai egymáshoz kapcsolódnak, ezáltal sajátos hálózatot képeznek. Mezodermális eredetű hosszanti és körkörös izmaik vannak, viszont nincs cölómájuk, keringési és kiválasztó rendszerük sincs. Elülső testvégükön helyzetérzékelő szerv (sztatociszta) található. Párhuzamos hosszanti idegtörzseik vannak, többnyire agydúc nélkül. Bélcsatornájuk végbélnyílás nélküli, zsákszerű (Nemertodermatida, Xenoturbellida) vagy üreg nélküli syncytiális képződmény (Acoela). Emésztőrendszerüknek egyetlen, ventrális nyílása van, és ez valószínűleg a blasztopórussal nem homológ (ellentétben pl. a csalánozókkal és a protostomiális fejlődésű csoportokkal).

A bértelenférgeket a korábbi állatrendszertani művekben a laposférgéken (Platyhelminthes) belül, Acoela néven, mint az örvényférgék (Turbellaria) egyik osztályát különböztették meg. Miután felismerték, hogy a bizonytalan eredetűnek tartott és mindössze két fajjal képviselt Xenoturbella genusz is idetartozik (27. ábra), két fő filogenetikai hipotézis fogalmazódott meg. A korábbi morfológiai és molekuláris elemzések (Philippe *et al.* 2011) azt mutatták, hogy a bértelen férgek a Deuterostomia-n belül az Ambulacralia filogenetikai testvércsoportját képezik (27.c ábra). Ezzel szemben a nagyobb számú transzkriptóm szekvenálásán alapuló genomikai vizsgálatok (Cannon *et al.* 2016) megmutatták, hogy a Xenoturbellomorpha-k két filogenetikai ágra tagolódnak: *i.* (Acoela és Nemertodermatida), illetve *ii.* Xenoturbellida, és az (*i* + *ii*) kládusok együttesen az összes többi, Nephrozoa néven összefoglalt három-csáralemezű állattörzs (Protostomia + Deuterostomia) filogenetikai testvércsoportját képezik. *HOX* klaszterük egyszerű, az Bilateria törzsekre jellemző *HOX3* gén hiányzik. Az Acoela fajoknak három *HOX* génjük van (anterior, centralis és posterior), a Nemertodermatida-nak csak kettő (centralis és posterior), míg a Xenoturbella *HOX* készlete összetettebb: egy anterior, két-három centralis és egy posterior génből áll.

Ezek az eredmények a hipotézisek közül egyértelműen azt igazolják, amely a 27.b ábrán, illetve az egész állatvilág sokféleségét összefoglaló 28. ábrán látható.

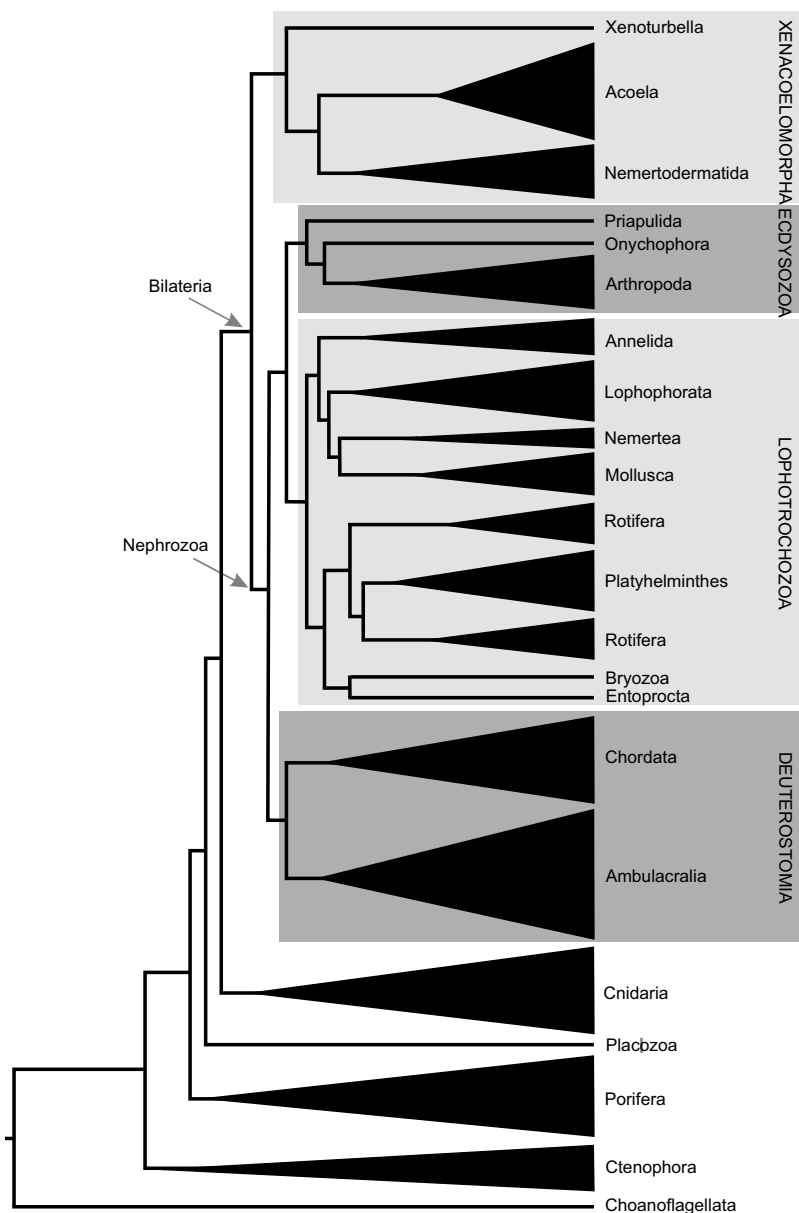
A Xenacoelomorpha filogenetikai helyzetének megítélését megnehezíti, hogy egyszerűségük mellett kevés szünapomorf jellegük van. Ilyen a csillók jellegzetes, az örvényférgекétől eltérő felépítése (lásd: előbb). Több jellegük az örvényférgекre emlékeztet, pl. a testüreg és az elkülönült légző- és keringési rendszer hiánya, a syncytiális parenchimatikus „töltelékszövet” megléte, azonban ezek nem szünapomorfiák, hanem filogenetikai rokonságot nem igazoló ősi jellegek (pleziomorfiák) vagy leegyszerűsödés eredményei. A fentiek azt a hipotézist erősítik meg, hogy a három csíralemezű Bilateria állatcsoportok legkorábbi közös őse benthikus életmódú, csillós kültakarójú, cölóma, keringési és kiválasztó rendszer nélküli állat lehetett, és ez utóbbi szervrendszerek csak azután fejlődtek ki, miután a Xenacoelomorpha ág elkülönült a többi, Eubilateria, illetve Nephrozoa néven összefoglalt filogenetikai főiránytól. A phylumon belül a molekuláris és a morfológiai-anatómiai vizsgálatok egyaránt azt igazolják, hogy az Acoela és Nemertodermatida együttesen testvércsoportjai a Xenoturbella-nak (27. ábra).

A korábban laposférgекhez sorolt **Acoela** a fajgazdagabb csoport, több mint 400 ismert fajjal, amelyek közül a nagyobbak benthikusak vagy biotektonlakók, a kisebbek (néhány tized mm-esek) a partközeli üledékek intersticiális vizének lakói. Számos jellegük a laposférgекre emlékeztető, ilyen a körkörös, hosszanti, ferde és spirális lefutású elemeket is tartalmazó testfalizomzatuk, a ventrális helyzetű szájnyílásuk, a garat megléte, és mindenekelőtt a bélüreg helyét kitöltő syncytiális képződmény. Idegrendszerük is laposférgекszerű: elülső idegyűrűből, agydúcából (esetenként), a sztatocisztát körülvevő gyűrű alakú kommisszúrából és a belőle kiinduló, változó számú (3–5 pár) hosszanti idegkötegből áll. Testvércsoportjuk a fajszegény (>20 faj), mirigysejteket is tartalmazó epidermiszű **Nemertodermatida**. Testfalizomzatuk az előbbiekhöz hasonló. Zsákszerű bélcsatornájuk ventrális szájnyílású, syncytiális emésztősejtek nélkül. Agydúcuk nincs, idegrendszerük a sztatocisztát körülvevő gyűrűszerű kommisszúrából és a belőle kiinduló 1–2 pár hosszanti idegkötegből áll.



27. ábra: Az Acoelomorpha phylum (A) és az állatvilág nagy filogenetikai ágainak eredetére vonatkozó főbb hipotézisek áttekintése (B–E) (Cannon *et al.* 2016)

A **Xenacoelomorpha**-nak mindössze hat faja ismert. Ezek a phylum legnagyobb méretű fajai, 1–10 cm-es lapos-ovális állatok. Hámsejtjeikben támasztó fibrillum található, epidermiszük és extracelluláris mátrixuk vastag. Testfalizomzatuk külső körkörös, belső hosszanti és radiális elemekből áll. Szájnyílásuk a hasoldalon közvetlenül a zsákszerű bélbe nyílik. Elkülönült ivarmirigyeik (gonádok), pároszerveik nincsenek, idegrendszerük diffúz, dúcok, idegtörzsek nélküli.



28. ábra. A Bilateria-k filogenezésének fáján az Acoela és a Nemertodermatida együttesen testvércsoportjai a Xenoturbella-nak (Cannon *et al.* 2016 után, egyszerűsítve)

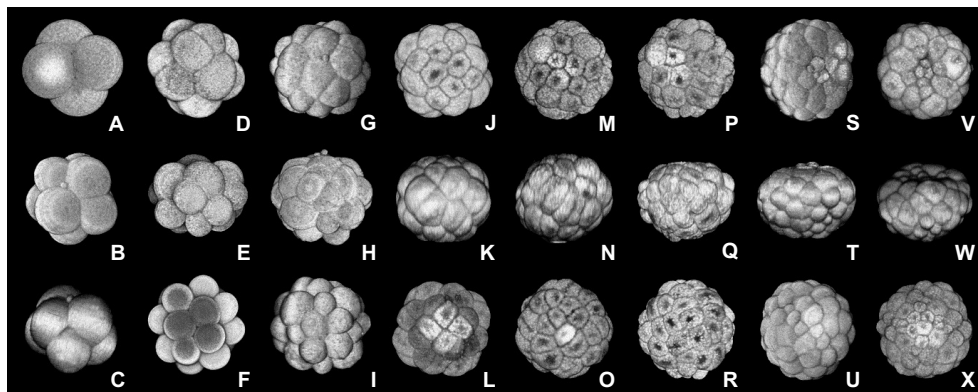
Kétoldali-szimmetriájúak – Eubilateria (Nephrozoa)

Bélcsatornájuk teljes, száj- és végbélnyílással, kiválasztószerveik nefridiális jellegűek (gör.: *nephros* – vese), innen a Nephrozoa taxonnév), idegrendszerük központja elülső helyzetű agydúc. Nagyobb számú (10–15) génből álló *HOX* klaszterük van. Mind-ezen apomorf jellegeik alapján elkülönülnek a Xenacoelomorpha-tól, mivel a legtöbb csoport bélcsatornája kétnyílású (kivétel: Platyhelminthes), és kiválasztószervük rendszerint nefridiális eredetű. Egyedfejlődésük alapján két filogenetikai főirányra tagolódnak: **összjájúak** (Protostomia) és **újszájúak** (Deuterostomia).

Összájúak – Protostomia

Kültakarójuk ősi típusa (pleziomorfia) a sokcsillós (multiciliaris) hám. Kiválasztószerveik elsődlegesen elővesécskék (protonefrídiumok), ezek vagy vesécskékké (metanefrídiumok, pl. pörgekarúak, puhatestűek, gyűrűsférgek), vagy más típusú, nem nefridiális eredetű kiválasztószervekké (pl. fonálférgek, medveállatkák, ízeltlábúak) módosultak, utóbbiak az egyes csoportokban egymástól függetlenül alakultak ki. Központi idegrendszerük jellemzően a garat fölött/körül elhelyezkedő agydúcból és az ebből kiinduló páros, a test hosszában végigfutó, elsődlegesen intra- vagy baziepidermális helyzetű hasi (ventrális) idegtörzsből áll. A *HOX* gének közül kizárólag erre a fejlődési irányra jellemzőek az *ftz* és *Antp* gének.

Petebarázdálódásuk többféle, elsődlegesen *kvadráns* típusú. A csoport annak alapján kapta a nevét, hogy embrionális fejlődésük során a szájníylás a tápcsatorna összajnyílás felőli oldalán nyílik meg (*proto* 'első' + *stoma* 'száj', gör.). Összajnyílásuk az oldalsó blasztopórusaikak fúziója következtében elsődlegesen osztott. Egyedfejlődésük során a másodlagos testüreg (cölóma), ha van, elsődlegesen hasadékkép-



29. ábra. A spirális barázdálódás során a zigóta osztódásával létrejövő blasztomérak egymáshoz viszonyítva eltolódva és ~ 45°-kal elfordulva helyezkednek el

zódással (schizocoelia), a mezoderális sejtek kompakt sejthalmazában alakul ki. A hosszanti idegtörzsek kialakulásakor az idegsejteiket ún. pionír sejtek koordinálják. Egyes csoportjaikra (pl. állkapcsos férgesek, kerek férgek, lapos férgek, fonálférgesek) jellemző (pleziomorfia), hogy a mitotikus sejtosztódások az embrionális fejlődés idejére korlátozódnak (sejtszám-konstancia). Elsődleges lárvalakjuk csillósávós, planktotróf típusú. Mindezen általános jellegek mellett nagyon változatosak, így ezek alkotják a Bilateria legnépesebb csoportját, mintegy 1,5 millió fajjal, amelynek döntő többségét (>85%) az ízeltlábúak (Arthropoda) teszik ki.

Két fő filogenetikai ágazatuk a **Lophotrochozoa – Csillóslárvájú állatok** és az **Ecdysozoa – Vedlőállatok**.

Lophotrochozoa – Csillóslárvájú állatok

Az állatvilág filogenezisét tárgyaló munkákban a Bilateria-nak ez a nagy filogenetikai ágazata, többnyire mint Lophotrochozoa (Halanych 2004, Bleidorn 2019), gyakran viszont **Spiralia** (Marlétaz *et al.* 2019) néven szerepel. Mindkét elnevezésnek fontos fejlődéstörténeti, *Evo-Devo* vonatkozású tartalma van. A csillós lárvalak, mint elsődleges lárvaforma, a legtöbb idetartozó törzs egyedfejlődésében megtalálható, szemben a Deuterostomia fő filogenetikai ágazattal, ahol vagy más lárvalakok vannak, vagy direkt fejlődési módok figyelhetők meg. A második elnevezés fontos szünapomorfiára utal, a sejtvonalak korai determinációját eredményező spirális barázdálódásra (29. ábra), amely azonban az idetartozó állattörzsek egyik fontos filogenetikai alcsoportjában, a Lophophorata-nál megváltozik.

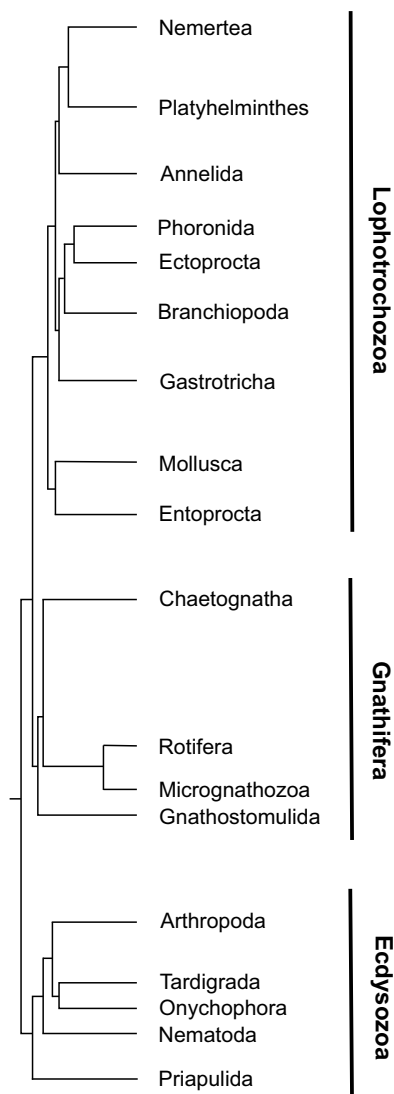
A spirális barázdálódásnak az a lényege, hogy a zigóta osztódásával létrejövő leánysejtek (blasztomérák) nem egymás felett, hanem egymáshoz viszonyítva kissé eltolódva és mintegy 45°-kal elfordulva helyezkednek el. Az egyes blasztomérák sorsa szigorúan determinált, a 64-sejtes állapotban már eldől, hogy belőlük mely csíralemezek és szervek fejlődnek ki. Így például a mezoderma egyetlen blasztomérából, a 4d jelzésű mikromérából alakul ki. Ez a barázdálódási típus jellemzi a laposférgeseket (Platyhelminthes), a Gnathifera ágazat tagjait (Chaetognatha, Gnathostomulida, Micrognathozoa, Syndermata törzsek), a nyelesférgeseket (Kamptozoa), a zsinórférgeseket (Nemertea), a puhatestűeket (Mollusca) és a gyűrűsférgeseket (Annelida).

A spirális barázdálódás más módon változik meg a csillóshasúaknál (Gastrotricha), illetve a Lophophorata törzsekben: a mohaállatokban (Bryozoa), a csöves-tapogatósokban (Phoronida) és a pörgekarúakban (Brachiopoda). A csillóshasúaknál a totális aequalis barázdálódás megmarad, az utóbbi három phylumban viszont változás történik a nagy mennyiségű szikanyag jelenlétének és/vagy az embrió közvetlen, placenta révén történő táplálásának következtében.

A tág értelemben vett Lophotrochozoa ágazat filogenetikai tagolódásának korábbi felfogását az újabb filogenomikai eredmények jelentősen megváltoztatták. Egyrészt erős támogatottságot kapott, hogy a Lophotrochozoa és az Ecdysozoa egyenrangú testvércsoportok, másrészt kitűnt, hogy a széles értelemben vett Lophotrochozoa-n belül bazális elágazásúak, és egyúttal az összes többi csoport testvércsoportját alkotják a szklerotizált szájkörüli függelékeket viselő Gnathifera törzsek, amelyekhez a bizonytalan helyzetű, korábban még a Deuterostomia-hoz

is társított Chaetognatha is csatlakozik. A további csoportok három nagyobb filogenetikai ágba tartoznak. Egyikük a Mollusca és a Kamptozoa (Entoprocta) mint testvércsoport, ezeket idegrendszeri alapsajátosságai miatt Tetraneuralia néven korábban is közeli rokonoknak tekintették.

Az új filogenomikai vizsgálatok alapján hozzájuk csatlakozik a különös fejlődési ciklusú Cycliophora. Ahogy várható volt, igazolódott a három tapogatókoszorús (Lophophorata) törzs (Bryozoa, Phoronida, Brachiopoda) monofiletikus ága, új elemként jelent meg viszont a Platyhelminthes, Nemertea és az Annelida filogenetikai összetartozása (Bleidorn 2019, Marlétaz *et al.* 2019, 30. ábra).

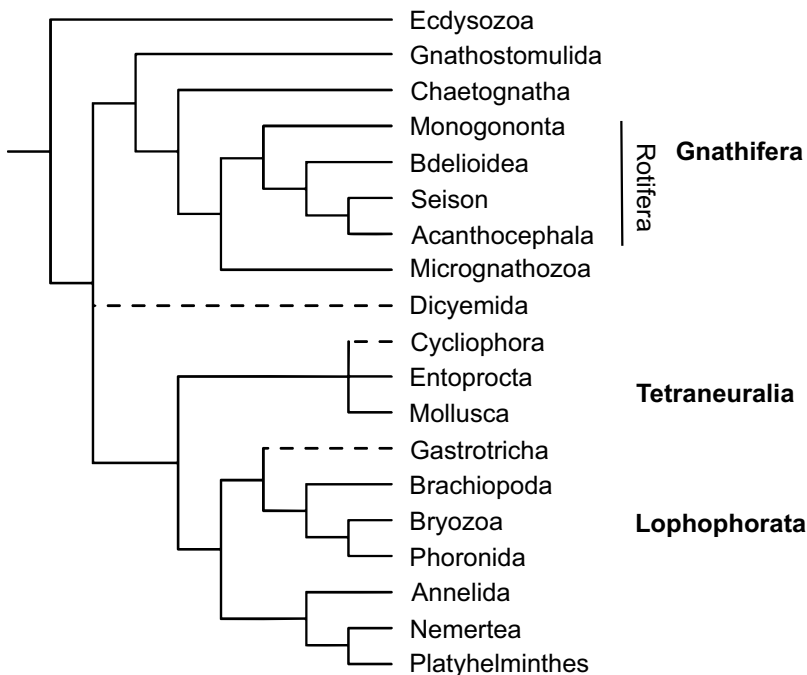


30. ábra. A Lophotrochozoa filogenetikai ágazat tagolódása (Marlétaz *et al.* 2019 után, egyszerűsítve)

A genomikai vizsgálatok alapján látható, hogy a tág értelemben vett Lophotrochozoa ágazatban négy nagyobb monofiletikus csoportot különböztethetünk meg. Ahogy láttuk, a Gnathifera törzsek bazális elválásúak, ezek képezik az összes többi Lophotrochozoa testvércsoportját. Egy további feltételezett filogenetikai ágazatról, az ún. Trochozoa-ról viszont kitűnt, hogy parafiletikus. Korábban ugyanis a trochophora lárvá alapján monofiletikusan összetartozónak vélték a Kamptozoa, Mollusca és Annelida (illetve a pilidium lárvaalak alapján a Nemertea) csoportokat, azonban a genomikai vizsgálatok ezt nem támogatták. Megmaradt a Mollusca és Kamptozoa, mint testvércsoport összetartozása (kiegészülve a Cycliophora-val), illetve újfent igazolódott a tapogatókoszorús (Lophophorata) törzsek, Bryozoa (Ectoprocta), Phoronida és Brachiopoda monofiletikus jellege. Az Annelida törzs viszont nemcsak a Nemertea-val, hanem a korábbi filogenetikai hipotézisekkel ellentétben, a laposférgekkel (Platyhelminthes) is egy ágazatba került, mint a Lophophorata filogenetikai testvércsoportja. Ez egyben azt is jelenti, hogy a Lophotrochozoa utóbbi filogenetikai ága csak a Lophophorata-val együtt monofiletikus, így az újabb közleményekben a Lophotrochozoa taxonnevét szűkebb értelemben használják (lásd 30. ábra).

Az új generációs szekvenálási módszerekkel végzett genomikai vizsgálatok számos korábbi, vitatott kérdést tisztáztak. Ilyen a laposférgek filogenetikailag rokon

csoportjainak az ügye. A korábbi, morfológiai-anatómiai jellegeken alapuló kutatások számos egyszerű, illetőleg másodlagosan leegyszerűsödött csoportot vontak össze „Platyzoa” néven (Platyhelminthes, Gastrotricha, Gnathostomulida stb.), illetve a laposférgeket és csillóshasúakat Rouphozoa néven. Újabb, infinit kevert modellek (CAT-GTR) alkalmazásával sikerült igazolni a korábban a lárvaalakok és izomrendszer alapján prediktált Mollusca–Entoprocta ágazatot (Tetraneuralia) és a Lophophorata monophylumot, egyúttal megcáfolva a korábbi Rouphozoa törzscsoportot (Platyhelminthes + Gastrotricha), illetve a konvergens hasonlóság alapján létrehozott Polyzoa (Entoprocta + „Ectoprocta” Bryozoa) taxont. A Platyhelminthes korrekt filogenetikai helyének meghatározása azért is nehéznek bizonyult, mert ez a csoport filogenetikai értelemben nagyon gyors változáson ment keresztül, illetve morfológiai-anatómiai jellegei alapján minden egyéb Protostomia csoporttól jelentősen eltér. Ehelyett a korábbi, a trochofora lárva meglétére és egyes génekre alapozott filogenetikai vizsgálatok a Mollusca–Annelida–Nemertea rokonságot helyezték előtérbe, holott a cölóma redukciója, illetve parenchimatikus „töltelékcsővel” való kitöltődése alapján a „Parenchymia” filogenetikai ágazat lehetőségét már korábbi szerzők is felvetették (Bürger 1897, 1907, Hyman 1951, újabban Nielsen 2001), illetve rámutattak egyes Polycladida-lárvaalakok (Götte- és Müller-féle lárvák) és a Nemertea pilidium-lárvaalak lehetséges közös eredetére (Maslakova *et al.* 2004). A korábban feltételezett rokonságot igazolta az Annelida és Nemertea cölóma-eredetű zárt véredényrendszerének újravizsgálata („Vermizoa”) is. A fenti összefüggéseket a 31. ábra teszi szemléletessé.



31 ábra. A Lophotrochozoa phylumok filogenetikai összefüggései (Bleidorn 2019 után, egyszerűsítve)

Gnathifera – Állkapcsosak

Nevüket az állatok garatjának elkülönült részén, az ún. rágógyomorban (mastax) található, változó számú (3, 7 vagy 20) tagból (trophus) álló **állkapcsi készülékükről** kapták (*gnathos* – gör.: állkapocs, *fero* – lat.: hordoz). Ez a szklerotizált, kitintartalmú, izmokkal mozgatható szerv a táplálékszerzésben játszik szerepet. A kerekessérgék (Rotifera) élősködő életmódra áttért leszármazottjainál, a buzogányfejű férgesknél (Acanthocephala), továbbá néhány állkapcsos féreg (Gnathostomulida) fajnál (*Agnathiella*) az állkapcsi készülék másodlagosan hiányzik. Négy fő filogenetikai csoportot különböztetünk meg, miután az újabb genomikai vizsgálatok megmutatták, hogy a serteállkapcsúak (Chaetognatha) is ebbe a phylum-csoportba tartoznak.

További filogenetikai egységeik: az állkapcsos férgescskék (Gnathostomulida), a csupán egyetlen fajjal képviselt Micrognathozoa-k, valamint a korábban önálló törzsként kezelt buzogányfejű férgeseket (Acanthocephala) is magukba foglaló kerekessérgék (Rotifera). Mivel a buzogányfejű férgesek nem a kerekessérgék testvércsoportját képezik, hanem a Rotifera törzsbe beágyazottak, ezért a korábban fölérendelt taxonnévként használt Syndermata ún. *nomen superfluum*-má, felesleges névvé vált.

Ennek a filogenetikai ágazatnak a földtörténeti múltjáról nagyon keveset tudunk, mivel ezeknek a többnyire apró férgeknek az állkapcsi elemek kivételével nincsenek szilárd szklerotizált képződményei. Egy korai különleges maradvány, amely a csoport ősi eredetét bizonyítja, de pontosan egyetlen jelenleg élő csoporttal sem azonosítható, a középső-kambriumi Burgess-palában talált *Amiskwia sagittiformis*, amely Chaetognatha-szerű testfelépítésű, de a szklerotizált állkapcsi elemei Gnathifera-szerűek.

Chaetognatha – Serteállkapcsúak

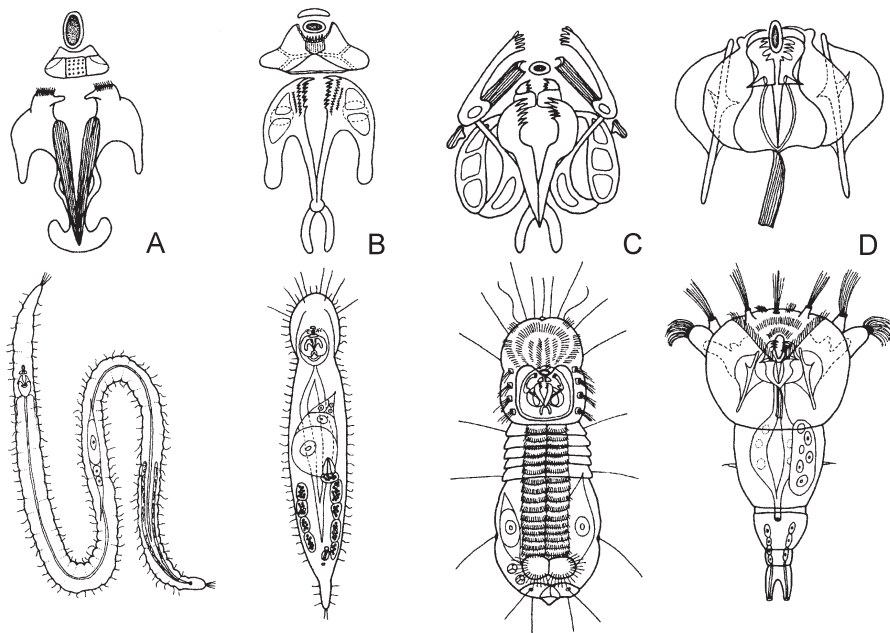
A serteállkapcsúak (korábban: nyílférgesek, *arrow worms*) törzsébe mintegy 130 tengeri, zömmel planktonikus, 12 cm-nél kisebb testhosszúságú, ragadozó életmódú faj tartozik. Táplálékukat főleg Copepodák és egyéb zooplankton-szervezetek képezik. Hímnősek, megtermékenyítésük belső. Petéik planktonikusak, vagy a szülő egyed testfelületére tapadnak. Petebarázdálódásuk radiális, teljes és aequalis. A gasztrula invaginációval keletkezik, a cölómaképzés enterocöl típusú, emiatt a csoportot korábban a Deuterostomia-ba sorolták. A farki rész cölómacskáiké azonban nem az ősbélből keletkeznek, hanem a törzs testüregéből másodlagosan válnak le. A testüregüknek nincs mezoderális fala. Idegrendszerük Protostomia jellegű, dorzális helyzetű agydúccal, garat körüli ideggyűrűvel és kétoldali dúcpárral, ventrális központi dúccal és hosszanti idegkötegekkel. Közvetlen fejlődésűek. Ehhez a törzshöz tartozik az a faj (*Spadella cephaloptera*), amelynek a legkisebb méretű ismert mitokondriális genomja van (Ctenophora után!). Molekuláris vizsgálatok szerint a serteállkapcsúak a Protostomia egyik legkorábban elvált bazális csoportját képezik. Nagyon kevés leírt fosszilis fajuk ismeretes, ilyenek: a Kora-Kambriumból (*Eognathacantha ercainella*), illetve a Karbonból (*Paucijaculum samarnithion*). További Kambriumbeli leletek úgy értelmezhetők, hogy a Protoconodonta maradványok fosszilis Chaetognatha-k állkapcsi készülékének szklerotizált elemei.

Gnathostomulida – Állkapcsos férgesek

Korábban a laposférgek közé sorolt fajszegény (~100 faj) csoport. Apró (0,5–3,5 mm) állatkák, a szerves anyagban gazdag litorális homoküledékek detrituszfogyasztó közösségének tömeges tagjai. Sajátos jellegeik a feji végükön (rostrum) található tapogató-cirrhosok és a kutikuláris eredetű rágókészülékük (36. ábra). Kültakarójuk egyrétegű monociliáris epithel, alatta kétrétegű bőrizomtömlő helyezkedik el. Emésztőcsatornájuk garatból és egy, a laposférgekéhez (Platyhelminthes) hasonlóan vakon végződő bélcsőből áll. Keringési- és légzőrendszerük hiányzik. Kiválasztószerveik a test két oldalán sorozatban (> 10 pár) ismétlődő elővesécskék (protonefrídiumok), lángzósejtjeik egycsillósak. Központi idegrendszerük agydúc-ból, a mastax izomzatába ágyazódott bukkális dűcből, valamint 1–3 pár hosszanti idegkötegből áll. Hermafroditák, egységes petefészkek és páros heréjük van. Belső megtermékenyítésük traumatikus, és a petéik is a testfalon képződő résen át jutnak a külvilágba. Petebarázdálódásuk spirális, holoblasztikus.

Micrognathozoa

A phylum egyetlen máig ismert fajt (*Limnognathia maerski*) 1979-ben fedezték fel a Grönland nyugati partjánál fekvő Disko-sziget hideg forrásainak mohapárnájában, és 1995-ben írták le tudományra új taxonként. Rágógyomrának (mastax) bonyo-



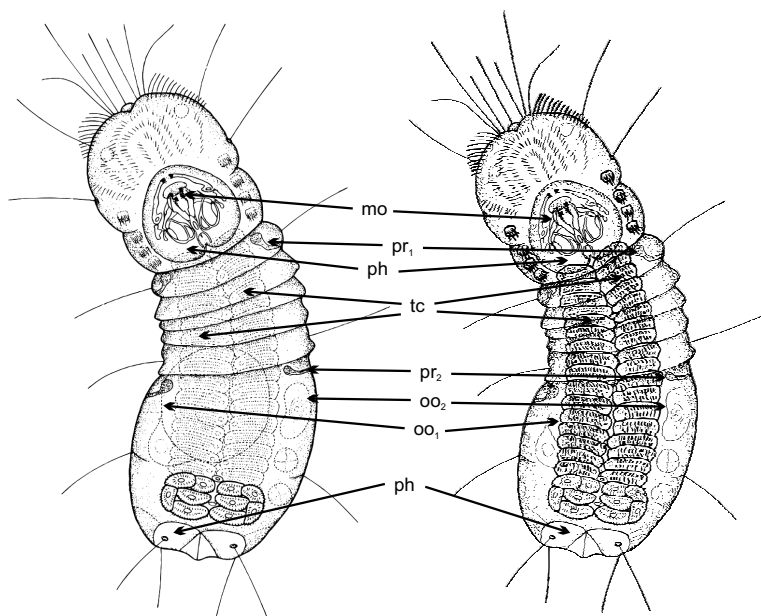
32. ábra. A Gnathostomulida (A, B), Micrognathozoa (C) és Rotatoria (D) állkapcsi készülékének összehasonlítása, alul a jellemző fajok habitusképei (Kristensen & Funch 2000 alapján)

lult szklerotizációját egy páratlan és kilenc pár nagyobb szklerit alkotja (32.c ábra), ezekhez harántcsíkolt izomzat csatlakozik. Teste hármas tagolódású. Törzsizomzata a fejtől a testvégig hat hosszanti párba szerveződik, ezeken kívül a testfalhoz még 13 pár dorzoventrális izompár csatlakozik (33. ábra). Ez a monotipikus taxon a molekuláris filogenetikai vizsgálatok alapján a Rotifera phylum testvércsoportja.

Rotifera – Kerekesférgek

A törzset korábban Syndermata („lemezeshámúak”) néven két egyenrangú taxonra tagolták, azonban a molekuláris filogenetikai elemzések megmutatták, hogy a korábban önálló törzsnek tekintett buzogányfejű férgek (Acanthocephala) a kerekesférgek Pararotatoria filogenetikai ágazatába beágyazottak és a kerékszerv nélküli Seisonidea testvércsoportját képezik. A kerekesférgek feji csillózata a mozgást és/vagy táplálékszerzést segítő ún. kerékszervvé (corona) alakult, amely fejlődéstörténetük során szünapomorfiaként jött létre, illetve a Pararotatoria (Seisonidea + Acanthocephala) ágazat közös ősnél az epizoikus életmódra való áttéréssel másodlagosan redukálódott. Ezt követően az endoparazitizmusra áttéréssel a buzogányfejű férgekkel teljesen eltérő jellegek jöttek létre.

A Rotifera fontos szünapomorfiája a syncytiális epidermisz (v.ö. Syndermata név), amelynek perifériás részén keratinszerű fehérjékből felépülő belső váz (szkeletális lamina) alakult ki; a szabadon élő fajok epidermiszt glikoprotein-réteg védi. Váltivarúak (gonochorisztikusak), ivari dimorfizmusuk általában jelentős, emellett számos esetben évszakos polimorfizmus is jelen van. Szaporodásuk megtermékenyítéssel és



33. ábra. *Limnognathia maerski* habitusképe. m = szájnílás, ph – pharyngeális készülék, oo1–2 = oocyták, pr1–2 = protonephridiumok; izomzat: fmm = f (Kristensen & Funch 2000 után, egyszerűsítve)

parthenogenetikusan is, illetve ennek a két típusnak a váltakozásával (heterogónia) is történhet. A heterogónia során több generáción keresztül csak szűznemzéssel szaporodó, ún. immiktikus nőtények jönnek létre. Évenként néhányszor az előbbtől alaktanilag nem különböző miktikus nőtények jelennek meg, amelyek haploid petéket képeznek, ezekből hímek és nőtények jönnek létre. A megtermékenyített nőtények vastag falú tartós petét képeznek. Ezekből ismét amiktikus nőtények fejlődnek.

A kerekessérgek egyedfejlődése módosult spirális barázdálódással indul. A spirális mintázat csak az első osztódásokra jellemző, beleértve a mezoderma-össejt kialakulását. Az izolecitális pete inaequális holoblasztikus osztódásokkal éri el a stereoblastula stádiumot, majd epibolia típusú gasztruláció megy végbe és létrejön a gastrocoel. A szájnylás a blasztoporús környékén jön létre. Egyedfejlődésük közvetlen, bár a szesszilis alakoknál van egy lárvának nevezett rövid időtartamú szabadon mozgó-terjedő alak, azonban ez a szabadon élő kerekessérgek felépítését mutatja. A posztembrionális szakasszal befejeződnek a sejtosztódások. A kerekessérgek ún. eutelikus szervezetek, a sejt szám-, illetve sejtmag szám-konstancia jellemző rájuk.

A molekuláris filogenetikai vizsgálatok alapján a **Monogononta** (egypetefészűek) képezik a Rotifera bazálisan különvált ágát, amelynek a filogenetikai testvércsoportja a **Hemirotifera** filogenetikai ágazat. A Hemirotifera két filogenetikai ágra tagolódik, egyikük az aljazaton mozgó Bdelloidea, az araszoló kerekessérgek csoportja. A másik csoportot (Pararotatoria), mint ikerkláduszok a rákokon élő, epizoikus életmódú, ektokommenzalista vagy ektoparazita kerékszerv nélküliek (Seisonidea) és a lárvakorban ízeltlábúakban (köztük rákokban), kifejlett korban pedig gerincesekben élősködő endoparazita buzogányfejű férgek (Acanthocephala) alkotják. Ezek a filogenetikai összefüggések azt bizonyítják, hogy az egypetefészűekre és az araszoló kerekessérgek többségére jellemző szabadon élő életmód pleziomorf jelleg, a buzogányfejű férgek endoparazitizmusa pedig a kerékszerv nélküliekre jellemző epizoikus (illetve ektoparazita) életmódból származtatható. A legkorábbi endoparazita buzogányfejű férgek gazdafajai valószínűleg rákok voltak, mielőtt a fakultatív, majd az obligát gazdacserés életmenet kialakult volna. Ez a változás okozhatta, hogy a vízi, kezdetben gazdafajcsere nélküli fejlődésmenetet felválthatta a gazdacserés, szárazföldi gerinces végleges gazdáiban történő élősködés.

A Rotifera phylum (*rota* – lat.: kerék, *fero* – lat.: hordoz) nagyszámú, mintegy 2000, többnyire mikroszkopikus méretű (100–1000 µm) fajt tartalmaz. Tudománytörténeti érdekesség, hogy első felfedezőjük Anthony van Leeuwenhoek (a 17. század végén), aki ezeket más parányi szervezetekkel együtt ún. „animalcules” néven említette. Viszonylag régen ismert a Rotiferák szezonális polimorfizmusa, amely a változó fotoperiodikus viszonyokkal függhet össze. Egyes algák is befolyásolhatják bizonyos fajok (*Asplanchna* sp.) morfogenezisét a belőlük felvett tocopherol révén, ugyanis az állatok ezt a vegyületet egyáltalán nem képesek szintetizálni. Újabban molekuláris vizsgálatok révén néhány közismert Rotifera fajról kiderült, hogy ún. rejtett (kriptikus) fajok komplexe, pl. a *Brachionus plicatilis*-t nem kevesebb, mint 22 fajra tagolták. További fontos felfedezés volt, hogy egyes kerekessérgek (Bdelloidea) kromoszómái telomerikus szakaszukban növényi-, gomba- sőt bakteriális eredetű géneket is tartalmazhatnak, amelyek közül egyesek még az aktivitásukat is megőrizhették.

Acanthocephala – Buzogányfejű férgek

A buzogányfejű férgeket (Acanthocephala, (*akanthos* – gör.: tövis, *kephalon* – gör.: fej) korábban önálló állattörzsként kezelték, az élősködő életmód hatására kialakult sajátos jellegeik miatt. Kicsiny (néhány mm) vagy közepes méretű (< 60 cm), megnyúlt testű, hengeres állatok. Belső élősködők, lárváik ízeltlábúak (Arthropoda) testüregeiben fejlődnek, a kifejlett állatok gerincesek bélcsatornájában élnek. A fertőzés a ragadozó-zsákmány kapcsolat során jön létre, a végleges gazdának el kell fogyasztania egy fertőzött köztigazdát. Jellemzőes szervük a gazdaállatban való rögzülést biztosító, horgokkal fedett ormány (*proboscis*), amely ennek a filogenetikai ágak autapomorf jellege. Kültakarójuk tegumentum, gyakran felszíni tüskékkel; alatta hosszanti és körkörös izmokból álló izomréteg van. Mindkettőben hálózatos csatorna- és üregrendszer húzódik. Az ormány a tegumentum páros betüremkedéseihez (*lemmings*) kapcsolódik és a cölómaeredetű ormányhüvelybe visszahúzható.

Váltivarú állatok, a hímek mindig jóval kisebbek. A hím ivarszervek páros heréből (testis), ezek vezetékeiből (vas efferens) és a cementmirigyekből állnak. Az ivarsejtek a pározástáskából kitüremkedő pározószerv segítségével kerülnek a nőtény ivarjáratába. A hímek pázás után a nőtény ivarnyílását cementmirigyük váladékával elzárják. A megtermékenyített peték a cölómaeredetű háti/hasi zsákban fejlődnek. A barázdálódás holoblasztikus-inaequalis, erősen módosult spirális alpmintázattal. Stereoblastula jön létre, benne a sejthártyák megszűnésével syncytiális képződmények alakulnak ki, majd egy külső héjjal fedett *acanthor* lárvája jön létre, amely ebben vagy már egy korábbi stádiumban elhagyja az anyaállat testét. Az Acanthocephala-k tehát *ovoviviparok*.

Két leegyszerűsödött Metazoa csoport

Erre a két állattörzsrre korábban a Mesozoa, illetve Moruloidea elnevezéseket használták, a szöveti szerveződésnél egyszerűbb felépítésük, illetve a szederocsíra állapothoz hasonló sejtes elrendeződésük miatt. Az utóbbi név Haeckel (1866) hipotézisére utal, aki szerveződésüket az egyedfejlődés szederocsíra (morula) stádiumával homológának tartotta. Ezt a felfogást azonban korán kétségbe vonták, és eleinte leegyszerűsödött laposférgeknek vélték őket az élősködő életmódjuk (endoparaziták), ozmotróf táplálkozásuk és szaporodásuk jellegzetességei alapján. Metazoa jellegük a hámszerű csillós epidermisz, és testük sejtes szerkezetű belső része, ahol az ivarsejtek képződnek. Bonyolult nemzedékváltkozásuk (heterogónia) és spermiumaik szerkezete (akroszóma megléte) is arra utal, hogy mindkét csoport tagjai valódi szövetes állatok (Eumetazoa). A filogenomikai vizsgálatok alapján a **Lophotrochozoa** ágazatba tartoznak, azonban egymással nincsenek közelebbi filogenetikai kapcsolatban, mivel a **Dicyemida**-k valószínűleg a puhatestűek rokonsági körébe tartoznak, az **Orthonectida**-k viszont erősen leegyszerűsödött gyűrűsférgek lehetnek.

A Dicyemida fajok csillós epidermisze mintegy 40 sejtből áll, ez a szám fajtánként állandó (sejtkonstancia!). A sejtek az axiális sejt mentén csoportosulva helyezkednek el. Lábasfejűek (Cephalopoda) belső élősködői. Heterogóniájuk ivartalan (nematogén) és ivaros (rhombogén) alakok váltakozásából áll. Ha ivartalanul sza-

porodnak, az ivartalan szaporító sejtekből vermiform lárvák fejlődnek, és ezek az ivaréretlen gazdaállatban újabb nematogén egyedekké alakulnak. A gazdaállat ivaréretlenségével egyidejűleg a paraziták ivaros szaporodásra térnek át. A rhombogén alakokban létrejönnek az ivarsejteket termelő ún. infusorigen sejtszaporok. Ezek hím és nő ivarsejteket is termelnek, tehát a rhombogén alakok hermafroditák, a kirajzó infusiform lárvákat önmegtermékenyítéssel hozzák létre.

Az Orthonectida fajok szintén erősen leegyszerűsödtek. Ivartalan alakjaik ozmotróf táplálkozásúak, sok különböző állatcsoport (pl. zsinórférgek, gyűrűsférgek, puhatestűek) belső élősködői. Rövid életű ivaros alakjaik az ivartalan egyedek plazmódiumot képező testében fejlődnek ki. Epidermisz sejtjeik csak részben csillósak, gyűrűkbe rendeződtek. Epidermisz sejtjeik és gyűrűsen elhelyezkedő izomsejtjeik a korábbi szelvényesség maradványai lehetnek. A molekuláris filogenetikai vizsgálatok megmutatták, hogy az Orthonectida-k valójában szélsőségesen leegyszerűsödött gyűrűsférgek.

Lophotrochozoa s. str. – Csillós-trochofórák (szűkebb értelemben)

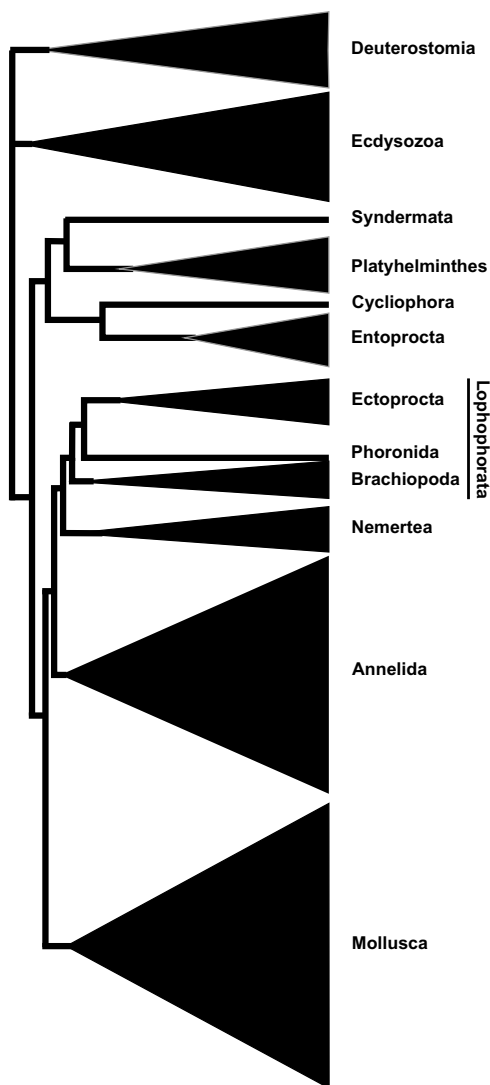
A következő állattörzsek három filogenetikai csoportra tagolódnak, amelyeket a **trochophora** típusú, illetve belőle leszármaztatható lárvaalakok kapcsolnak össze, ezért a szakirodalomban Lophotrochozoa (s. str.), illetve Trochozoa néven szerepelnek. Az első monofiletikus csoportjukat Lophophorata (tapogatókoszorúsak) néven különítik el, szünapomorf jellegük a patkó alakú mezoszomális lophophor (Bryozoa, Brachiopoda, Phoronidea). A Lophotrochozoa kategória a filogenetikai munkákban először (Halanych *et al.* 1995) mint a tapogatókoszorúsak és a trochophora lárvaalakkal jellemezhető további törzsek (Kamptozoa, Mollusca, Annelida) összefoglaló neve jelenik meg. A molekuláris filogenetikai munkák azonban azt mutatják, hogy egyrészt a Platyhelminthes és a Nemertea törzsek, másrészt bizonyos erősen leegyszerűsödött parazita csoportok (Dicyemida, Orthonectida) is ebbe a nagy filogenetikai ágazatba tartoznak.

A trochophora lárvatípus planktonikus életmódú és planktotróf táplálkozású, elsődlegesen három csillóövezettel a (ős)szájnyílás előtt és mögött (protrochus, metatrochus), és a végbéllyílás körül (telotrochus). Közülük a másodlagosan lecitotróffá vált lárvaalakoknál (lásd: Nemertea, pilidium larva) a metatrochus hiányzik. Fejlődésmenetükre korai determináció jellemző, a mezodermasáv a 4d mikromérából alakul ki (teloblasztikus mezodermaképződés). Az egyedfejlődés további menete ennek a sorsától függően alakul. Amennyiben feltagolóódik, akkor szelvényesen ismétlődő cölómatasakok alakulnak ki, a homológ szervek szelvényenkénti ismétlődésével (lásd: Annelida). Ettől az egyedfejlődési alaptípustól a Lophophorata törzsek eltérnek, mivel azokban a spirális barázdálódás helyett többféle, részben a radiálishoz közel álló barázdálódási formák jelennek meg, és a cölóma a Deuterostomia csoportokéhoz hasonló hármastagolódást vesz fel (pro-, mezo- és metacöl). Ez a jellegegyüttes valószínűleg szünpleziomorfia, és egyúttal azt is jelzi, hogy a Lophotrochozoa ágazat egyedfejlődési programja többféle variációs lehetőség is tartalmaz.

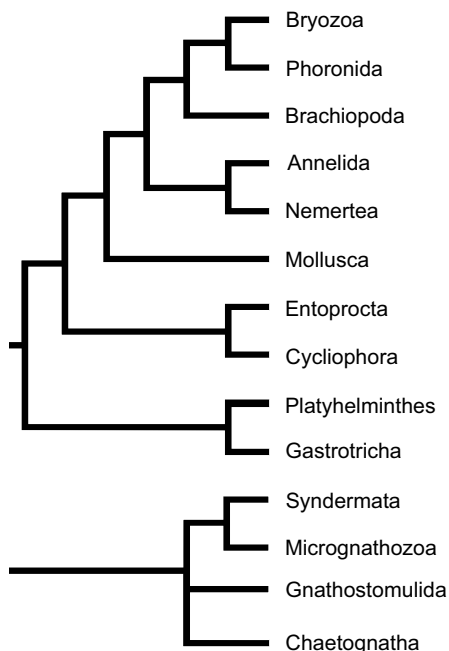
Lophophorata – Tapogatókoszorúsok

A következő három phylumról, **Phoronida**, **Bryozoa**, **Brachiopoda**, a 19. század végén már felismerték, hogy szorosan összetartoznak. Összetett szünapomorfiajuk a szűrő táplálkozás szerve, a **lophophor**, amely a mesosoma testfalszármazéka, és a hozzá kör vagy patkó alakban csatlakozó csillós tapogatók koszorúja, valamint az

epistomium, mint önálló izomzatú lebeny, amely a tapogatók által besodort táplálékot a szájnyílásba tereli. Jellemző rájuk a radiális-hoz hasonlóvá vált barázdálódás, amelyet enterocöl típusú mezodermaképződés követ, a cölóma hármas tagolódásúvá válásával (pro-, mezo- és metacöl). Korábban a radiális barázdálódással együtt az enterocöl típusú cölomaképződési módot tartották elsődlegesnek (archicoelia), így ezt a három törzset „Archicoelomata” néven foglalták össze. Emellett azt is megfigyel-



34. ábra. A Lophotrochozoa phylumok „maximum likelihood” fája 41 292 aminosav-pozíció génszekvenciája alapján. A „lophophorata” törzsek monofiletikus egységet alkotnak (Nesnidal *et al.* 2013 alapján, egyszerűsítve)



35. ábra. A Lophotrochozoa „posterior consensus” fája egyszerűsítve. A Lophophorata phylumok együttesen az (Annelida + Nemertea) ikerkláduszt képezik, külsoportjuk a Mollusca, és távolabbi rokonságú az Entoprocta + Cycliophora ágazat (Laumer *et al.* 2019 alapján)

ték, hogy a szájnylás gyakran másodlagosan, és nem a blastoporusból jön létre (lásd: Brachiopoda). Emiatt ezeket a csoportokat az **újszájúakkal** hozták kapcsolatba, és ezt a felfogást csak a részletes embriológiai és molekuláris filogenetikai vizsgálatok cáfolták meg. Először Rattenbury (1954) közölte, hogy a *Phoronis viridis* valójában spirális barázdálódású, majd azt is kétségbe vonták, hogy a többi csoportban is valóban radiális-e a barázdálódás, és testtagolódásuk homológ-e a Deuterostomia-k hasonló hármastagolódásával (Hyman 1951).

A Lophophorata filogenetikai helyzetének megítélésében központi kérdés a csoport tagjainak hármastagolódása, mint a Deuterostomia-val közös valószínű szünpleziomorfia, illetve az ágazat összetett szünapomorfiája, a lophophor. Hasonló képződmény megfigyelhető ugyanis a Deuterostomia-hoz tartozó fél-gerinc-húrosaknál (Pterobranchia – „csövesek”) is, az anatómiai részletek viszont erősen eltérőek. Míg a Pterobranchia-k idegrendszere és izomzata is rendkívül leegyszerűsödött, addig a Lophophorata törzsek a lophophor izomzatának és beidegzésének a tekintetében egységesek, és a Bilateriák idegrendszerének hipotetikus ősi alapformájához közeleiek (Temereva & Tsitrin 2014). A testfalizomzat egységes alakulása és egyedfejlődésük azonossága alapján is a mohaállatok (Bryozoa) és a csövestapogatók (Phoronida) a valószínű testvércsoportok. Mindkét csoport lárvái metamorfózisának elején a metasoma zsákszerű része a ventrális oldalon kifordul. Az újabb filogenomikai vizsgálatok (Nesnidal *et al.* 2013, Bleidorn 2019) is ennek a két csoportnak a testvércsoportként való összetartozását erősítik meg, illetve azt mutatják, hogy a Lophophorata együttesen a zsinórférgek (Nemertea) ikerkládusza (34. ábra).

További sokgényes filogenetikai elemzések viszont azt támogatják, hogy a Lophophorata phylumok együttesen az [(Annelida + Nemertea) + Mollusca] ikerkláduszt képezik, és hozzájuk képest távolabbi rokonságú az Entoprocta + Cyclophora ágazat (Laumer *et al.* 2019, 35. ábra). Mindez abban összegeezhető, hogy bár vannak módszerfüggő eltérések a közölt filogenetikai fákban, egyértelmű, hogy a Lophophorata-k a trochophora lárvájú csoportokkal állnak filogenetikai összefüggésben, tehát ennek a lárvatípusnak a hiánya nem pleziomorfia, hanem az egyedfejlődés másodlagos redukciójának a következménye.

Bryozoa – Mohaállatok

A mohaállatok mohára emlékeztető alakú telepeket képző (név: (*bryon* – gör.: moha, *zoon* – gör.: állat) édesvízi és tengeri állatok, amelyeknek eddig mintegy 6000 jelenleg élő fajt ismerjük. Mivel a fajok többségének meszes külső váza van, igen gazdag fosszilis anyaggal rendelkezünk róluk. Mivel a kihalt fajok száma nehezen becsülhető, a legrealisabb összehasonlítást a genuszok számával tehetjük. Ebben az összevetésben a jelenlegi 808 nemzetséggel szemben 1289 fosszilis genusz állítható.

A legősibb telepalkotó állatcsoportok egyike. Valószínűleg már a kambriumi radiáció során jelen voltak, de biztosan azonosítható maradványaik (bryozoás mészkövek) az Ordíviciumtól ismertek (Tremadoci emelet, 485–477 M év), ekkor érték el első nagy radiációjukat, majd a Perm-ben bekövetkezett tömegkihalás után a felső Jura – középső Kréta között következett be a sokféleségük robbanásszerű kibonta-

kozása. Recens fajaik többsége tengeri, a kontinensközeli sekély („self”) övezet lakója. Az édesvíziek (többségben Phylactolaemata, kevés Ctenostomata) főleg állóvizek és lassabb folyású vizek lakói. Noha az egyes állatkák (zooidok) mikroszkópos méretűek (<1 mm), telepeik többméteres méretűek is lehetnek. Az egyes állatkák hármastagolódása erősen módosult, két fő részből, a szájníylás körüli patkó (Phylactolaemata) vagy ellipszis alakú (Gymnolaemata) tapogatókoszorút viselő polipocskából (polypid) és a külső burkot, tokot vagy csövecskét képező tokocskából (cystid) áll, amelybe a polipocska zavarás esetén visszahúzódhat. A tok anyaga lehet vázfehérje és/vagy kitin, gyakran mész-berakódással. Szesszilis életmódjuknak megfelelően bélcsatornájuk visszagömbülő, U alakú; végbélníylásuk a lophophoron kívül helyezkedik el (Ectoprocta: *ektos* – gör.: külső, *proktos* – gör.: végbélníylás), szemben a szintén szesszilis Kamptozoa alakokkal (Entoprocta).

Ahogy a telepalkotás módja, úgy a szaporodás és egyedfejlődés formái is változatosak. A legtöbb Bryozoa hímnős, a megtermékenyítés belső, a barázdálódás totális, a radiálishoz közeli. Az ivadékigondozó fajokban külső költötások vagy belső költőzsák alakul ki, az utóbbiaknál gyakran placentaszerű kapcsolat jön létre a funiculus és a költötások között, ez biztosítja a táplálékot az anyából. Az egyedfejlődés általában valamilyen csillós lárvaalakkal történik. Ezek változatos formájúak, testvégükön tapadókészülékkel. A **cyphonautes** lárvák planktotrófok, viszonylag hosszú élettartamúak, néhány hónap is eltelik, míg letelepednek. A **coronata** lárvák viszont nem táplálkoznak, tápcsatornájuk csökevényes, és igen hamar rögzülnek.

Phoronidea – Csövestapogatósök

Nevüket Phoronis görög mitológiai személyről (Phoroneus, Argosz királyának lezármozottja) kapták. A csövestapogatósök a mohaállatokhoz hasonlóan szesszilis, szűrőgető táplálkozású szervezetek, azonban inkább megőrizték az ősi, féregszerű testformát. Benthikus, aljzathoz rögzült élőlények, tömlőszerű testük hármastagoltságú, metasomális részük vége kiszélesedve ún. ampullát alkot, ez rögzíti a csövébe az állatot. Kitintartalmú lakócsövéket mirigyes hámrétegük hozza létre, testüket ebbe húzhatják vissza. A páros lophophoron patkó alakban igen nagyszámú tentaculum (esetenként több ezer) helyezkedik el. Ezek egy részének elvesztését regenerációsan pótolni képesek. A lophophorpárt és a tentaculumokat a prosoma mögött található agydúc idegzi be, ehhez garatideggyűrű és egy-két óriás idegrost csatlakozik. Zárt véredényrendszerük van, hemoglobint tartalmazó nagyméretű vörsejtekkel, ezáltal a víz alacsony oldott oxigéntartalmához alkalmazkodni tudnak. Légzésük a tentaculumokon keresztül megy végbe. Az Annelidákkal feltételezhető filogenetikai kapcsolatot jelezheti a páros metanefridium jelenléte.

A fajok többsége hímnős, általában ivaroson szaporodnak, de egyes fajok (pl. *Phoronis ovalis*) oldalsarjakkal kisebb kolóniákat képeznek. Gonádjaik az ampullában találhatók, gamétáik a metanefridiumok kivezető nyílásain keresztül jutnak a szabadba, a megtermékenyítés külső. Totális-radiális barázdálódással cölöblasztula jön létre, a gasztruláció invagináció. A Phoronoideák **actinotrocha** lárvái lecitotróf típusúak, pelágikus planktonikus szervezetek. Többféle módon alakulhatnak ki, egyes fajoknál az anyai szervezetből közvetlenül a vízbe kerülnek, másoknál az

adult szervezet tentaculumai között fejlődnek tovább. Újabban a közvetlen fejlődésre is találtak eseteket, ezekben a szülői egyed csövéből actinotrocha lárvák szabadulnak ki. Ezek a lárvális alakok biztosítják a fajok szétterjedését. Kevés, alig több mint húsz fajuk van (két nemzetség), de ezek éppen emiatt nagy elterjedésűek.

A molekuláris filogenetikai elemzések megmutatták, hogy a Brachiopoda testvércsoportját képezik, de a fosszilis leletek alapján valószínűleg még a kambriumi radiáció előtt elkülönültek.

Brachiopoda – Pörgekarúak

Nevük tükörfordításban „karlábút” jelent (*brakhion* – gör.: kar, *pousz* – gör.: láb). Egyike azoknak a csoportoknak, amelyekre jól illik az „élő fossziliák” jelző. Fosszilis anyaguk szilárd külső héjképződményeiknek köszönhetően igen gazdag, egészen a Kambriumig nyomozható vissza. Így a jelenlegi mintegy 350 fajjal szemben több mint 12 000 fosszilis fajukat ismerjük. Közülük a legkorábbiak már a „kambriumi radiáció” idején jelen voltak, virágkorukat az Ordovíciumtól a Karbonig élték, sokféleségük fontos szintjelző. A kőszénkutatás „hőskorában” a *Productus* „vezérfossziliával” jellemzett rétegek jelezték a munka sikerességét. A Perm végi tömegkihalás óta gyakorlatilag folyamatos hanyatlásban vannak, ökológiai niche-üket egyre inkább a kagylók (*Bivalva*) vették át, amelyek számos jellege a hasonló életmóddal összefüggésben, de eltérő egyedfejlődési előzményekkel alakult ki. Míg a kagylók tipikusan spirális barázdálódásúak teloblasztikus mezodermaképződéssel, addig itt a barázdálódás spirális és biradiális mintázatú is lehet, invaginációs gasztrulációval és enterocöl mezodermaképződéssel.

Bár földtörténetileg ősi, mégis sok specializációs jelleget hordozó csoport, alapfelépítésük a földtörténeti Ó-Idő óta szinte változatlan. Kizárólag tengeriek, szesszilis, mikrofág életmódúak. Nagyságuk 1 mm (fövenylakók) – 8 cm között változik, fosszilis alakjaik között vannak 30 cm-esek is (*Productus*, felső Karbon). Testüket egy pár, dorzális, illetve ventrális teknő védi, a lophophor és a tentaculumok is ebben helyezkednek el. Ez egyúttal azt is jelenti, hogy míg az előző két csoport fajai közvetlenül a környező vízből szűrik ki a táplálékukat, addig a pörgekarúak a kagylókkal analóg módon a köpenyüregükbe áramoltatott szuszpenzióban lebegő tápanyagot használják fel. A dorzális és ventrális teknőből álló külső vázat a metasoma epithelijének dorzális, illetve ventrális redője hozza létre. Anyagukat kitin- és foszfátrétegek, vagy többrétegű kalcium-karbonát képezi, szerves periostracum burkolattal. A lophophor és a tentaculumok belsejében *mesosomal*is cölómaüreg húzódik, felépítésük a Phoronida-k megfelelő szerveivel egyező, emiatt korábban e két csoportot egy törzsbe vonták össze. A *metasoma* rögzítő szerepű, kitinizált kutikulájú nyélben folytatódik. belsejében egy, ritkábban két pár *metanefridium* van. A gonádok a cölómát tagoló mesenteriumokhoz kapcsolódnak, az ivarsejtek kivetetői a metanefridiumokkal közösek.

A pörgekarúak rendszerint váltivarúak, ritkán hermafroditák, a megtermékenyítés többnyire külső, az utódgondozó fajoknál belső, utóbbiaknak gyakran költőtasakjaik vannak. Az invaginációs típusú gasztrulációt követően a testüreg schizocölomikus és enterocölomikus úton is létrejöhet. Miután a blasztopórus záró-

dik, a szájníylásuk és a végbélníylásuk is másodlagosan jön létre, az újszájúakéhoz (Deuterostomia) hasonlóan. Fejlődésük közvetlen vagy közvetett. A közvetetten fejlődő fajok lárvái szabadon úszó planktotróf vagy lecitotróf típusú lárvák. A lecitotróf lárvák pelágikusak, trochofóraszerűek, és hamar letapadnak.

Nemertea – Zsinórférgék

A zsinórférgék számos jellege a laposférgекhez (Platyhelminthes) hasonló, és ezért korábban ezeket a törzseket, mint a legegyszerűbb, cölóma nélküli három-csíralemezű (triploblasztikus) állatokat, ősi csoportnak tekintették. Jellegeik abban is a laposférgекhez hasonlóak, hogy idegrendszerük és érzékszerveik is egyszerűek, és kiválasztó rendszerük protonefridiális jellegű. Az előbbiektől eltérően viszont teljes bélcsatornájuk van, végbélníylással. Cölóma-eredetű a zárt keringési rendszerük és autapomorf jellegük az ormányüreg (rhynchocoel) is, amelyben a kiölthető ormány (proboscis) foglal helyet. További jellegeikben is és egyedfejlődésükben is a „Spiralia”, Kamptozoa, Annelida és Mollusca törzsekkel, illetve a Lophophorata phylumokkal mutatnak rokonságot. Az újabb molekuláris filogenetikai vizsgálatok is ezeket a kapcsolatot erősítették meg, illetve pontosították annyiban, hogy a [(Nemertea + Annelida) + Mollusca] tagokból álló kládus a Lophophorata törzsek filogenetikai testvércsoportja. Filogenetikai helyzetüket mutatja, hogy barázdálódásuk spirális-holoblasztikus. Elsődleges fejlődésmenetük közvetett, csillós planktotróf ún. pilidium (sisak-) lárvával indul. Ez egyes csoportokban lecitotróf típusú lárvává (Iwata-lárva, Desor-lárva) módosul, illetve a fejlődés lárvalak nélkülivé, közvetlenné válik.

Nemertea fosszíliák nem ismertek. A törzs belső filogenetikai viszonyait újabban több száz génen alapuló filogenomikai módszerekkel vizsgálták. Ezek néhány korábbi megállapítást megerősítettek, több csoportot viszont új megvilágításba helyeztek. Korábban a proboscis tüskézettsége, illetve annak hiánya alapján **Enopla** vs. **Anopla** csoportokat (osztályokat) különböztettek meg. Kitént azonban, hogy az ormány tüskézettségének hiánya pleziomorf jelleg, így az Anopla parafiletikus, és az Enopla a **Neonemertea** filogenetikai ágazatba beágyazott.

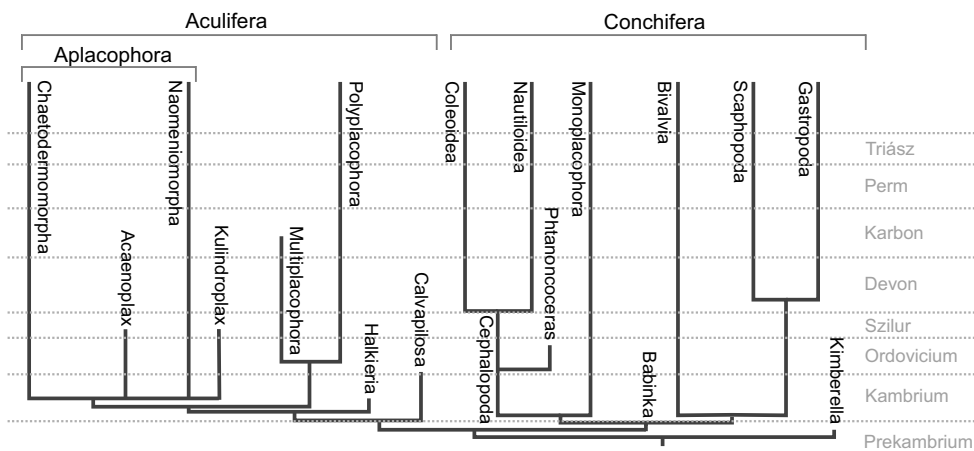
Az egyszerű szervezetű litorális formákat magába foglaló, fajszegény **Palaeonemertea** ágazatban az idegrendszer felszínközeli, epidermális helyzetű, az ormányüreg és a szájníylás pedig elkülönült. A Neonemertea ágazatra jellemző, hogy az idegrendszer mesenchymába ágyazottá válik, az ormányüreg nyílása és a szájníylás pedig fuzionál. Az egyik Neonemertea filogenetikai ág (Pilidiophora) pleziomorf jellege a pilidium lárva megléte (egy csoportokban módosultan). Testvércsoportját a „szuronyos” ormányúak (Hoploneimertea = Anopla) alkotják. Utóbbiaknál az egyedfejlődés közvetlen, filogenetikailag két ikerágazatra különülnek, aszerint hogy ormányszervük „fegyverzete” egy vagy több szuronyt (stylett) hordoz-e.

A zsinórférgék többnyire ragadozók, illetve dögevők, kisebb vízi vagy talajlakó gerinctelenek fogyasztói. Egyes fajaik kagylók köpenyüregében kommenzalista módon táplálkoznak, mások pedig tízlábú rákok (Decapoda) epibiontái és a gazdaállat tojásait fogyasztják. A Nemertea törzs kozmopolita, a legtöbb zsinórféreg tengeri aljzatlakó, esetleg nyíltvízi (pelágikus), de vannak édesvízi és talajlakó fajaik is.

Mollusca – Puhatestűek

A puhatestűek egységes testfelépítése és a molekuláris vizsgálatok egyaránt azt igazolják, hogy monofiletikus eredetűek. Testük jellemzően három testtájról, fejre, lábra és zsigerzacskóra tagolódik. A zsigerzacskót hátoldalon a köpeny (*pallium*) fedi, amelynek háma a meszes héjat (illetve tüskéket) választja ki. A héj másodlagosan csökevényessé válhat (pl. csupasz csigák, polipok). Általában egy vagy több pár fésűs kopoltyújuk (*ctenidia*) vagy a köpenyüregben, vagy a talpat körülvevő köpenybarázdában helyezkedik el. A köpenyüregbe nyílnak a gonádok, a metanefridiumok és a végbélnyílás is, emellett itt található egy páros érzékszerv (*osphradia*). A fej bukkális részén található a reszelőnyelv (*radula*), ezt kitinfogak szalagszerű haránt és hosszanti sorai borítják (kagylóknál a radula másodlagosan eltűnt). A mozgás szerve a ventrális talpat alkotó bőrizomtömlő, a mozgást elősegíti a talp csillós-mirigyes háma (*monociliáris epithel*) és az általa termelt nyálka. Valódi testüregük redukálódott, részekre tagolt (*gonocoel*, *haemocoel*, *nephrocoel*, az utóbbi kettőt a *pericardium* köti össze). Periférikus keringési rendszerük nyílt (kivéve a lábasfejűekét). Barázdálódásuk spirális, egyedfejlődésük során trochophora és/vagy veligera lárva jöhet létre, a közvetlen fejlődés is gyakori. Fejlődésük során szelvényezettség nem jön létre.

A puhatestűek fejlődéstörténetét gazdag fosszíliaanyag alapján követhetjük nyomon, különösen a robusztusabb héjképződményű csoportokét (36. ábra). A legkorábbi fossziliák azt mutatják, hogy a puhatestűek kialakulása a Prekambriumba nyúlik vissza. A prekambriumi *Kimberella quadrata* valószínűleg vagy a legősibb Mollusca, vagy a puhatestűekkel rokon kihalt csoport képviselője. A csigák, kagylók, maradványcsigák, és a Perm végén kihalt *Rostroconchia*-k legkorábbi fossziliái a korai Kambriumból (≈560 millió év), a lábasfejűeké a középső Kambriumból, a cserepeshéjúaké a késő Kambriumból, az ásolábúaké pedig a középső Ordovíciumból ismertek. Jó megtartású fosszilis leletek bizonyítják a csigák (†*Aldanella*), kagylók (†*Fordilla*) és a lábasfejűek (†*Nectocaris*) Kambrium időszaki jelenlétét.



36. ábra. A puhatestűek főbb csoportjainak kialakulása a földtörténet során (Wanninger & Wollesen 2018 szerint egyszerűsítve)

A puhatestűek korai megjelenése után sokféleségük az Ordovíciumig alacsony maradt, majd ekkor elkezdődött a csigák, kagylók és lábasfejúek diverzifikációja. A nagy tömegkihalások, különösen a Perm és a Kréta végén, több csoportjukat súlyosan érintették (pl. az Ammonitesek a Kréta végén kipusztultak). Ennek ellenére a nagy fajszerű osztályok, a lábasfejúek, a csigák és a kagylók sokfélesége növekvő maradt, és több csoportból ún. „élő fossziliák” is megmaradtak, mint pl. a maradványcsigák és a csigáspolip (*Nautilus pompilius*). A puhatestűek és a velük rokon csoportok alkalmazkodóképességét mutatja, hogy a mélytengeri hidrotermális kúrtók extrém, oxigénhiányos élőhelyein rendszeresen találhatók puhatestűek, más Lophotrochozoa csoportok, így a pörgekarúak és gyűrűsférgek társaságában.

A puhatestűek testvércsoportját illetően a morfológiai-anatómiai jellegek elentmondások. Az irodalomban korábban felvetett „Annelida-hipotézis” (féregszerű test, szelvényezettség) és a szintén idejét múlt „Turbellaria-hipotézis” (dorzoventrálisan lapított test, szelvényezetlenség) sem tisztázta a puhatestűek filogenetikai helyzetét. Az újabb molekuláris eredmények szerint a puhatestűek a spirális barázdálódású Lophotrochozoa-k csoportjába tartoznak (pl. Kamptozoa, Nemertodea, Annelida), ám a testvércsoport tisztázását megnehezíti az Eumetazoa csoportok kambriumi gyors radiációja. Az újabb filogenomikai eredmények azt valószínűsítik, hogy a puhatestűek (Mollusca) a Lophotrochozoa korán divergálódó filogenetikai ágazatát képviselik, a nyelesférgekkel (Kamptozoa) és a Cyclophora törzzsel (Tetraneralea) együtt.

A puhatestűek közös őse a Prekambriumban kialakult kistestű, féregszerű testfelépítésű állat lehetett, az viszont nem ismert, hogy kültakaróját kutikula, tüskék vagy héjlemezek borították. Ezenkívül, az ektoderma szklerotizációja több más Lophotrochozoa csoportra is jellemző, így a puhatestűek héjának lemezes mikrostruktúrája valószínűleg pleziomorf jelleg. Erre utalhat az is, hogy a meszes réteget kívülről burkoló fehérjéreteg és a belső gyöngyházréteg meglete a pörgekarúakra is jellemző. A gyöngyházréteg a kagylóknál és a csigáknál eltérő szerkezetű, így egymástól függetlenül alakulhatott ki. A filogenetikai viszonyaik tisztázását megnehezíti, hogy a redukált vázú csoportok, a csatornáshasúak (Solenogastrea) és a fejpajzsosak (Caudofoveata) őseinek tűnő egyszerűsége valószínűbb, hogy másodlagos leegyszerűsödés eredménye lehet. A féregszerű testű filogenetikai ágak és a tagolt vázú Polyplacophora szétválása is legalább 540 millió évesre tehető (36. ábra).

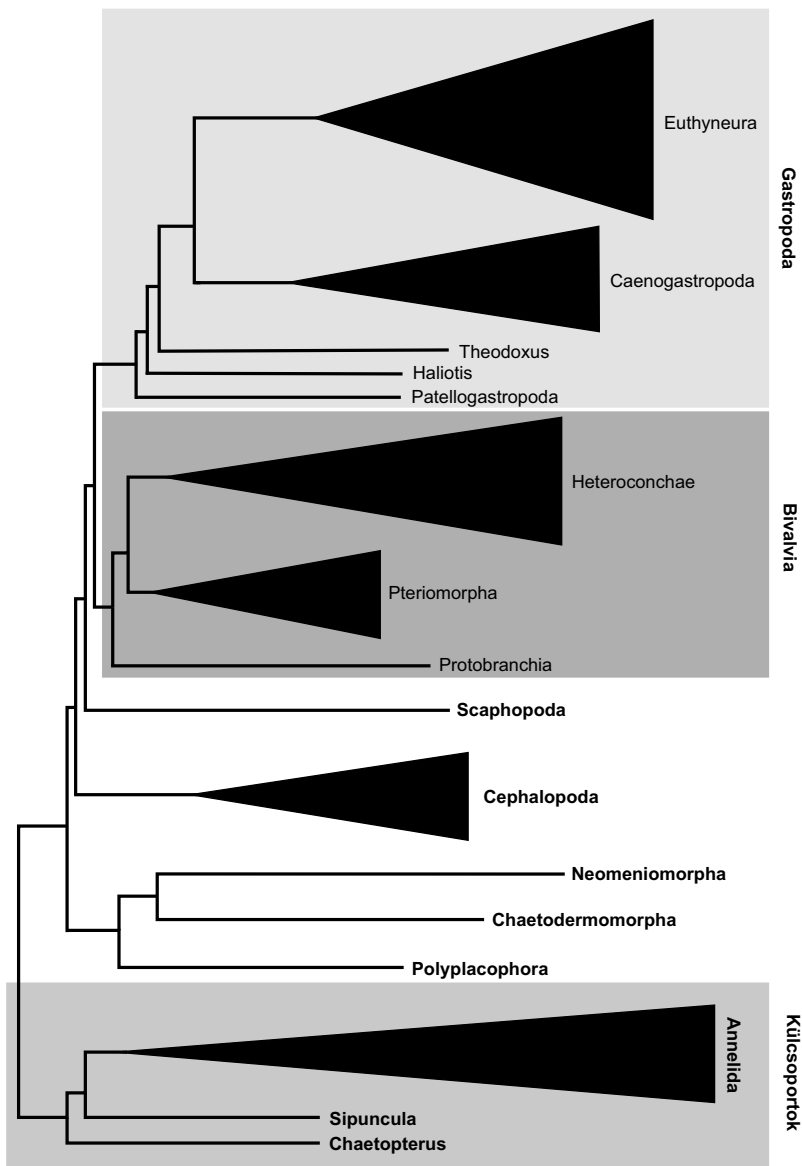
Az Aculifera filogenetikai ágon (36. ábra) a külső váz redukciója mellett a héjlemez számának növekedése is jellemző volt. Ezt a jelleget a mai csoportok közül a cserepeshéjúak 8 loricája őrzi (*lorica* – lat.: páncél), míg a többi Aculifera esetében a héjlemezek száma 7-re csökkent (kihalt taxonok) vagy akár teljesen redukálódott (recens Solenogastrea és Caudofoveata). A fosszilis alakok a héjlemezek tekintetében nagy változatosságot mutatnak, így pl. a héjlemezek száma a fosszilis *Halkieria* esetében kettő, a *Matthevia* esetében nyolc (ebből egy az ún. holoperifériális poszterior lemez, a további hét üreges, tüskeszerű), a szintén kihalt *Multiplacophora* cserepeshéjúaknál (pl. *Polysacos*, *Protobalanus*) pedig hét. Ezzel együtt az izomzat is komplexebbé vált, például a dorzoventrális izmok mellett az összegömbölyödést lehetővé tevő körkörös izmok is vannak. A ma élő két Aplacophora csoportot, a fejpajzsosakat és a csatornáshasúakat a héjatlanság jellemzi. Őseik a hasonlóan egyszerű, redukált lábú, radula nélküli, féregszerű megjelenésű, de hét héjlemezű

fosszilis alakokhoz (+*Acaenoplax*, +*Kulindroplax*) hasonlóak lehettek. A ma élő fejpajzsosokban (pl. *Chaetoderma*) a hét, meszet kiválasztó ismétlődő papilla, illetve a csatornáshasúak posztlárvális stádiumában megfigyelhető hét hasonló régió is arra utalhat, hogy az őseiknek hét meszes héjlemezüik lehetett. A héjlemezek elvesztésével járó leegyszerűsödésük pedomorfózis (lárvaként ivaréretté válás) során valósulhatott meg. Ezt a hipotézist erősítheti meg, hogy az egyedfejlődés során először az elülső (anterior) és középső (mediális) lemezek jelennek meg, a hátulsók (poszterior) viszont csak később, illetve hogy a fosszilis alakoknál először a poszterior lemez tűnt el (pl. +*Kulindroplax*), a többi csak utána.

A legősibb héjasok (Conchifera), a cserepeshéjúak (Polyplacophora) és a maradványcsigák (Monoplacophora) is szilárd aljzaton tapadó, bevonatot fogyasztó életmódúak. Feltételezhetően ez volt az elsődleges életmódja a kihalt maradványcsigáknak (Tryblidia) és a további külső vázas csoportoknak (Conchifera) is. A cserepeshéjúak és maradványcsigák testfelépítésére egyaránt jellemző még bizonyos szerveik ismétlődése. Mindkét csoportban ilyenek a kopolyúk és a lábviszszahúzó izmok, a héjelemek csak a cserepeshéjúaknál; a vesék, gonádok és a szív pedig csak a maradványcsigáknál. Ez azonban nem valódi szelvényesség, mivel a különböző szervek ismétlődése az egyedfejlődéstől független. Az ismétlődés más csoportoknál is megállapítható, pl. a „csigaházás” lábasfejűeknek (Nautiloidea) is két pár kopolyúja és két pár veséje, az Ordovíciumból ismert egyes kagylófajoknak nyolc záróizma van. Ezért a cserepeshéjúak és a maradványcsigák hasonlósága részben szünpleziomorfia (szervek ismétlődése), részben konvergencia (aljzaton tapadó életmód) következménye.

Az újabb molekuláris vizsgálatok és a fossziliák alapján felvázolt filogenetikai rekonstrukciók alapján is az Aculifera és a Conchifera a két fő filogenetikai ágazat (37. ábra). Az Aculifera csoportban a cserepeshéjúakat (Polyplacophora) tekintjük a csatornáshasúak (Solenogastrea) + fejpajzsosok (Caudofoveata) testvércsoportjának. A Conchifera-tól eltérő filogenetikai ágazatot képviselnek a csatornáshasúak, fejpajzsosok és a cserepeshéjúak osztályai, ezeknél a csillós hám csillóinak tövén a Metazoa-ra általánosan jellemző két gyököcske található, mint pleziomorf jelleg. Ezzel szemben a Conchiferákra az egyetlen gyököcske jellemző, mint apomorf jelleg. A Conchifera monofiletikus jellegét támogatja a maradványcsigák veséinek köpenyperemi elhelyezkedése is, ellentétben a cserepeshéjúak veséinek zsigeri helyzetével. A Conchifera ágazaton belül az eddigi eredmények alapján a csigák (Gastropoda) + kagylók (Bivalvia), valamint a lábasfejűek (Cephalopoda) + maradványcsigák (Monoplacophora) alkotnak testvércsoportokat. A Conchifera csoport ősei kihalt maradványcsigák (Tryblidia) lehettek, leszármazottaik a ma élő maradványcsigák és a többi héjas puhatestű. Jellemző apomorf sajátosságuk az egységes (elsődlegesen egyetlen, másodlagosan két darabból álló) héj megléte. Korábban a maradványcsigák héjfelépítését azonosnak vélték a többi héjas osztályával. Kiderült azonban, hogy a héj mikrostruktúrája és a periosztrákum felépítése is eltérő. A további négy osztálynak kevés a szünapomorf jellege. Mindegyikre jellemző a héjhoz tapadó ún. dorzoventrális izmok számának csökkenése. A kagylóknak (Bivalvia) kétoldali félből álló héjuk van, melyet a hátoldalon a sarokpánt fog össze. A héjakat két pár záróizom mozgatja. A kagylóknál 3–6 pár (kihalt csoportoknál 8 pár) lábviszszahúzó izmot találunk, ezek homológok a cserepeshéjúak és marad-

ványcsigák héjon tapadó páros izmaival. A jelenleg élő kagylók testfelépítése a szűrőgető életmóddal járó változásokat tükrözi; a radula és a nyálmirigyek eltűntek. Míg a csigák, lábasfejűek és ásólábúak esetében az elkülönült fejvisszahúzó izmok és az izmos-hidrosztatikus rendszer lehetővé teszik a testfüggelék aktív mozgását, addig a kagylók csak testfolyadéknyomáson alapuló lassú mozgásra képesek. Emellett mindhárom osztályra, de különösen a csigákra jellemző az ivarrendszer aszimmetriája, a dorzális tengely mentén megnyúlt test és a fordított U alakban hajlott bélcsatorna (anopedális flexió).



37. ábra. A puhatestűek molekuláris filogenetikai fája (több forrás alapján, egyszerűsítve)

A csigákat és lábasfejűeket korábban „Cyrtosoma” néven vonták össze, szembeállítva a „Diasoma” ágazattal (Bivalvia). Jellemző rájuk az elkülönült fej, a cerebrális ganglion által beidegzett érzékszervek és a köpenyüreg redukciója, ami miatt a visceralis idegtörzs nem a héjon tapadó visszahúzó izmok körül, hanem azok között fut. Ennek következtében az idegdúcok nagyobb fokú koncentrációja és a lábasfejűeknél erősen fejlett agydúc kialakulása állapítható meg. A „Cyrtosoma-Diasoma” hipotézist azonban már a korábbi molekuláris vizsgálatok is cáfolták, és azt támogatták, hogy a Gastropoda + Bivalvia (Pleistomollusca) együttesen alkotják az ásólábúak (Scaphopoda) testvércsoportját (36. ábra). A csigák autapomorfiaja a lárvális torzió, ennek során a zsigerek a fejhez és a lábhoz képest 180°-ban elfordulnak. Ez az idegtörzsek kereszteződéséhez és a páros szervek aszimmetriájához vezet. Az ásólábúak feji érzékszerveinek hiánya viszont másodlagos leegyszerűsödés eredménye. A lábasfejűek nagy testű ragadozók, karjaik a szájníylást veszik körül, emellett jellemző rájuk a tölcser (szifon). A külső héj a lábasfejűeknél ősi jelleg (lásd: fosszilis Ammonitesek, *Nautilus*), a héj redukciója és a belső héj ehhez képest leszármaztatott tulajdonság. Számos szervük (pl. szívpitvar, kopoltyú és vese) megkétszereződése is autapomorfianak tekinthető, mivel a rokon csoportokban ezekből csak egy-egy pár van. A csigák elkülönült feji régiója, fejlettebb központi idegrendszere és érzékszerveik viszont csupán homopláziák, így ezek alapján nem tekinthetők a lábasfejűek filogenetikai testvércsoportjának.

Kamptozoa – Nyelesférgek

Ezt a törzset az angol nyelvű szakirodalom általában Entoprocta néven említi (*entos* – gör.: bent, belső, *proktos* – gör.: végbélníylás), a hazai forrásmunkák (Dudich és Loksa 1978) után Kamptozoa (*kamptos* – gör.: hajlott) néven említik. Mintegy 200 ismert fajuk zöme telepképző, néhány önálló (szoliter) életmódú, külsőleg a hidroidpolipokra emlékeztető. Az édesvízi telepképző, monotipikus (valószínűleg rejtett fajokat tartalmazó) *Urnatella* és *Loxosomatoides* nemzetségek kivételével tengerlakók. A kolóniaképző alakok mindig valamilyen élő (kagyló, alga) vagy élettelen szilárd aljzaton rögzülnek, míg a szoliter formák különféle gazdaállatok (szivacsok, gyűrűsférgek, fecskendőférgek) kommenzalistái.

A csoport filogenetikai viszonyainak tisztázását megnehezítette, hogy tentaculum-koszorújuk miatt külsőleg roppant hasonlóak a mohaállatokhoz (Bryozoa). Alapvetően különböznek azonban abban, hogy a nyelesférgeknél nemcsak a szájníylás van a tapogatókoszorúval körülvett kehelyszerű mélyedésben (atrium), hanem a kis anális conusban nyíló végbélníylás is (erre utal az Entoprocta név). Az atriumba nyílik a protonefrídiumok kivezető csatornája is, ami szintén döntő eltérés mindhárom Lophophorata törzsszel szemben. Egyedfejlődésük tipikus holoblasztikus-spirális barázdálódással indul. Aszinkron osztódásokkal öt micromérakvartett jön létre, és a spirális barázdálódású törzsekre jellemzően a 4d mikroméra (mezoderma-össejt) további osztódásával alakul ki a mezoderma. A cöloblasztula betűródéssel (invagináció) fejlődik tovább, és planktotróf trochophora lárvává fejlődik. A lárvá az aljzaton megtapadva nyelet fejleszt és mikrofág szűrőgető életmódra vált.

A nyelesférgeket egyedfejlődésük és idegrendszeri sajátosságaik alapján már korábban is a Tetraneuralia filogenetikai ágba tartozónak vélték, amit az újabb molekuláris filogenetikai vizsgálatok (Bleidorn 2019, Marlétaz *et al.* 2019, lásd 30–31. ábra) megerősítettek.

Cycliophora – Pandóra-állatkák

Újabban, 1995-ben felfedezett és leírt állattörzs, kezdetben egyetlen fajjal (*Symbion pandora*), amelyhez máig csupán egyetlen további faj (*S. americana*) társult. Mindkettő specifikus, mozgó gazdaállathoz rögzül (forézis), sajátos szexuális-aszexuális nemzedékváltakozási ciklussal. Az aszexuális részciklus során a táplálkozó stádiumú egyedek ($\approx 350 \mu\text{m}$) a testük belsejében végbemenő sarjadzással szaporodhatnak, és szabadon úszó Pandóra-lárvákat ($170 \mu\text{m}$) hoznak létre, amelyek a Decapoda rák gazdaállaton (ez a *S. pandora* esetében *Nephrops norvegicus*, a *S. americana*-nál *Homarus americanus*) megtapadva újabb táplálkozó egyedekké válnak. A szexuális részciklus során a táplálkozó egyedben hím, illetve nőstény vonal különül el. A hím vonalon hím lárvá, ún. Prométheusz-lárvá ($120 \mu\text{m}$) alakul ki, amely egy táplálkozó egyeden megtapadva két-három törpe hím lárvát ($40 \mu\text{m}$) hoz létre, amelyek a nőstény lárvákat, pontosan nem ismert módon, megtermékenyítik. Ezt követően a nőstény lárvá megtapad a Decapoda gazdaállat szájszervei környékén és tisztát képez. Ebben, a megtermékenyített petesejtből a nőstény lárvá szöveteit fölhasználva, az ún. chordoid **lárvá** fejlődik, amely módosult trochophora lárvának tekinthető, és ez a terjedő alak. A cisztából kiszabadulása után letelepszik egy másik rákgazdán, és táplálkozó alakká fejlődik.

A molekuláris vizsgálatok szerint a Cycliophora a Kamptozoa filogenetikai testvércsoportja, és a Tetraneuralia ágazaton belül a Mollusca phylumhoz csatlakozik.

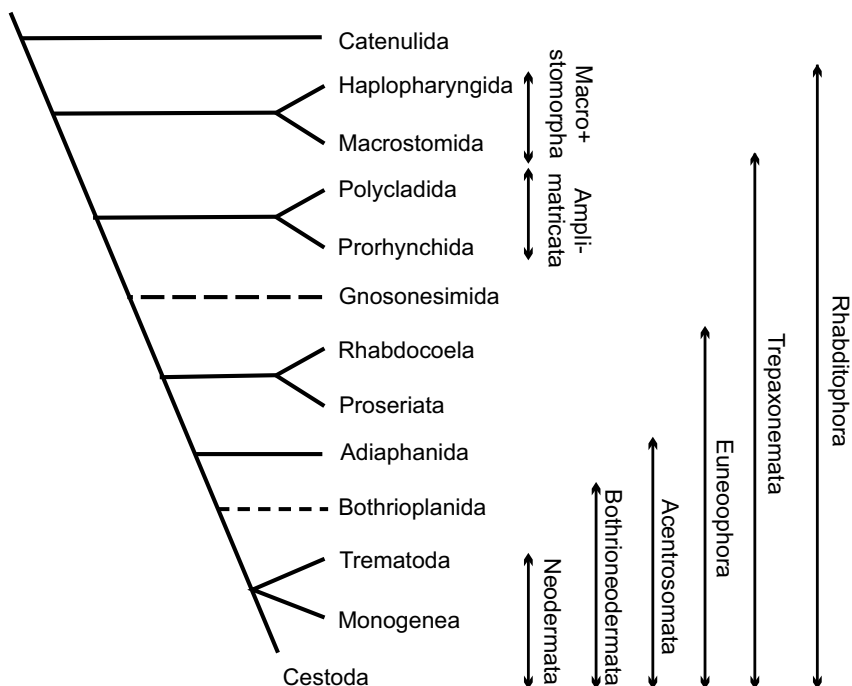
Platyhelminthes – Laposférgek

A laposférgek eredetéről a fosszilis bizonyítékok gyakorlatilag hiányzanak. Ezért korábban számos, mára megcáfolt hipotézis fogalmazódott meg, zömmel analógiák vagy pleziomorf jellegek alapján. Ilyen volt pl. Jovan Hadzi „Ciliata” hipotézise, amely a sokmagvú Ciliophorák „átsejtesedésével” próbálta magyarázni a laposférgek elsődlegesen csillós kültakarójának az eredetét („szünpleziomorfia”). Egy másik hipotézis, az ún. Ctenophora–Polycladida elmélet az aljzaton csúszó bordásmedúzák szervezetét állította analógiába az ágazatosbelű örvényférgek szerveződésével. Ezekkel szemben biztosra vehetjük, hogy a legősibb laposférgek szabadon élő, leginkább a mai örvényférgekhez hasonló benthikus életmódú szervezetek lehetnek, egyszerű garattal és divertikulumok nélküli, zsákszerű bélcsatornával, ahhoz hasonlóan, ahogy ezt ma a Catenulida és Macrostromomorpha fajoknál láthatjuk. Szintén az ősi, pleziomorf jellegeikhez tartozott az egyetlen sejtrétegből álló csillós epidermisz, az endolecitális pete és a totális-spirális barázdálódás. Ezt a felfogást megerősítették, egyúttal pontosították azok a molekuláris filogenetikai vizsgálatok,

amelyek kiemelték az **Acoelomorpha**-kat a laposférgek törzséből, és egyesítve a Xenoturbellida-val, **Xenacoelomorpha** néven bazális helyzetűvé tették az összes Eumetazoa törzshöz viszonyítva. Ezek a vizsgálatok módosították azt a korábbi felfogást is, hogy a laposférgek a csillós, illetve csillózatlan kültakarójuk alapján két főcsoportra, altörzsre tagolhatók: **Turbellaria** vs. **Neodermata**. Ez a felosztás azért vált tarthatatlanná, mert bár a Turbellaria-ból leszármaztatott Neodermata filogenetikai ág (Trematoda, Monogenea, Cestoda, 38. ábra) monofiletikus, nélküle a Turbellaria parafiletikussá válik. A kérdés azzal oldódik meg, hogy a törzs bazális elágazása a **Catenulida** (38. ábra), és ennek ikerágazata a **Rhabditophora**, amely az összes többi laposférget magába foglalja.

A lánctelepések (Catenulida) pleziomorf jellege a telepképzés; anatómiailag egyszerűek, egyszerű garattal és bélcsatornával, valamint egyetlen, kétstorú protonefridiummal; barázdálódásuk spirális inaequalis. A Rhabditophora két ikerágazata a Macrostomorpha és a Trepaxonemata, ez utóbbihoz tartozik a laposférgek túlnyomó többsége, a legtöbb szabadon élő csoport, valamint a Neodermata élősködő csoportok. A Trepaxonemata ágazatra jellemző az összetett garat, és az, hogy spermiumaik kétstorúak. Egyedfejlődésüket tekintve, a Macrostomorpha (hidrafaló örvényférgek) és a Polycladida (ágazatosbelűek) megőrzik a tipikus spirális barázdálódást és az endolecitális petealakat. Utóbbi a leszármaztatott Rhabditophora taxonokban ectolecitális jellegűvé változik (a korábbi rendszerek Neoophora csoportja: Prorhynchida, Rhabdocoela, Proseriata és Acentrosomata).

Ez a sokáig elfogadott csoportosítás filogenetikailag azért helytelen, mert az egyik ágazatot a Polycladida és a Prorhynchida (Amplimatricata) alkotja. Ennek



38. ábra. A laposférgek (Platyhelminthes) filogenetikai vázlata

az ikerágazata az Euneoophora, amelynek a bazális leágazásai a Rhabdocoela és Proseriata. A további filogenetikai ágakra a spirális barázdálódás jelentős módosulása jellemző (Acentrosomata). Ennek az ágazatnak szabadonélő tagjai a **Tricladida** (hármasselű örvényférgék), **Adiaphanida** és **Bothrioplanida**. Az utóbbiak filogenetikai testvércsoportját alkotják a módosult kültakarójú parazita csoportok (Neodermata). A Neodermata-n belül a **Trematoda** (métélyférgék) bazális helyzetű, ennek az ikerágazata a **Cercomeromorpha**, amely a **Monogenea** (csáklyásférgék) és **Cestoda** (galandférgék) csoportjaira tagozódik. A Neodermata ágazat legfontosabb szünapomorfiája a syncytialis jellegű ún. sülyesztett epithel, a szubkutikulárisan lesülyesztett sejtmag-tasakokkal és a belső élősködésre módosult kutikuláris képződményekkel (38. ábra).

A laposférgék (Platyhelminthes) leginkább alapi helyzetű csoportjai megőrizték a spirális barázdálódású Protostomia-ra általánosan jellemző barázdálódási típust és az endolecitális petetípust. Ez a helyzet a továbbiakban többféleképpen változik: a részben édesvízi, illetve szárazföldi Prorhynchida és feltételezett testvércsoportja, a Polycladida (Amplimetricata ágazat) megőrizték a spirális barázdálódási típust, de a petetípusuk ectolecitálissá változott. Ez a változás a Prorhynchida-ban a többi leszármaztatott csoporttól függetlenül ment végbe, és emiatt vált mesterségesse a korábbi Neoophora csoport, amelybe a Prorhynchida mellett még a Rhabdocoela, Proseriata és Acentrosomata tartozott. Mivel monofiletikus egységnek ez utóbbi három tekinthető, ezek együttesen az Euneoophora ágazatot képezik, amely a laposférgék leginkább leszármaztatott és legdiverzebb filogenetikai csoportja. Erre a csoportra jellemző a csírasejteket és a szikanyagot termelő sejtcsoportok elkülönülése, amely azt eredményezte, hogy az ectolecitális petéjű csoportok jelentősen több szikanyagot termelhettek, mint az ősi endolecitális petéjű csoportok, ami egy tojáskapuszulában több embrió fejlődését tette lehetővé bőségesebb forrást biztosítva a lárvális fejlődéshez.

A laposférgék filogenetikájának azonban számos további részlete még eléggé kidolgozatlan. Genomikai vizsgálatok csak mintegy másfél évtizede kezdődtek, és ezek főleg olyan parazita csoportokra vonatkoznak, amelyek ember- és állategészségügyi szempontból fontosak, pl. *Schistosoma mansoni*, *S. haematobium*, *Taenia solium* és *Echinococcus multilocularis*. A szabadon élő csoportokból előzetes vizsgálatok vannak folyamatban, pl. a *Macrostomum lignano* és a *Schmidtea mediterranea* esetében. Az mindenesetre kitűnt, hogy a Neodermata taxonok genomja nagyon hasonló génsorrendű, és ebben a tekintetben a szabadon élő csoportoknál sokkal nagyobb sokféleség tapasztalható.

Az eddig részletezett filogenetikai vonatkozások az alábbiakban összegezhetők.

(i) A korábbi rendszerekben itt tárgyalt beltelen laposférgék (Acoelomorpha törzs) valójában nem örvényférgék (Turbellaria), hanem a három csíralemezű állatok (Bilateria) szerveződésének igen ősi, önálló fejlődési ágát jelentik, amely filogenetikailag az összes többi Bilateria testvércsoportját képezi.

(ii) Korábban önálló törzsként tárgyalták az állkapcsos-férgeseket (Gnathostomulida), amelyek együttesen mutatnak ősi (pleziomorf) és leszármaztatott (apomorf) jellegeket. Ezek rokonságába tartozik még néhány egyszerű szervezettű féregcsoport, amelyeknek szintén kutikuláris eredetű „állkapcsi” képződményei vannak, ezek a csillóshasúak (Gastrotricha), a kerekcsőférgék (Rotifera), és a buzogányfejű férgék (Acanthocephala).

(iii) A hagyományosan Turbellaria osztályként, jelenleg altörzsként összefoglalt, sok pleziomorf bélyeget mutató csoportok parafiletikus csoportot képeznek (48. ábra). Filogenetikus rendszerezésük nagyon sok szövettani részismeretet feltételez, ezeket itt csak fő vonalaikban tárgyaltuk. Velük szemben, szünapomorf kültakarójú (ún. „süllyesztett epithel”) csoport a Neodermata filogenetikai ágazat, amelybe módosult kültakarójú, élősködő csoportok tartoznak.

(iv) A számos korábbi rendszerben Trematoda néven összefoglalt két élősködő csoport a régi értelmezésben polifiletikus. A Trematoda azonos a korábban Digenea-nak nevezett belső élősködő csoporttal. A korábban közvetlen fejlődésű mótelyek (Monogenea) néven idesorolt csoport, a csáklásférgek a galandférgekkel együtt alkot monofiletikus egységet: horgasférgek (Cercomeromorpha). Szünapomorfiájuk a lárvák testvégén található differenciált rögzítőhorgos testszakasz (*cercomer*). Ezért ma már nem követhető a hagyományos kettős „Trematoda, Cestoda” beosztás.

Gastrotricha – Csillóshasúak

A Gastrotricha (*gasteros* – gör.: has, *trichos* – gör.: szőr) törzsbe mintegy 800, zömmel 1–3 mm-es vagy még kisebb faj tartozik. Ezeket az állatokat korábban, külsejük alapján hol a laposférgek közé, hol az ún. „villásférgek” (*Aschelminthes*) polifiletikus csoportjába sorolták be. Az újabb filogenetikai munkákban is ellentmondásos ennek az ősi és specializációs jellegeket egyaránt hordozó csoportnak a megítélése. Felvetették azt is, hogy a kutikulájuk, szívógaratjuk és az idegrendszerük felépítése alapján a vedlőállatokkal (*Ecdysozoa*), köztük is a kutikuláris külső vázú csoportokkal (ún. *Introverta*) rokonok. Származási viszonyaik tisztázását megnehezíti, hogy fosszilis képviselőik nem ismertek. Az újabb molekuláris-filogenetikai vizsgálatok megmutatták, hogy a Lophotrochozoa ágazatba tartoznak, azonban nem a laposférgekkel (*Platyhelminthes*) rokonok, hanem a **Lophophorata** superphylum tagjaihoz állnak közel (Bleidorn 2019, Marlétaz 2019, lásd 30–31. ábra). Ezért a korábbi Rousphozoa superphylumot jelenleg polifiletikusnak, és a filogenetikai rendszerezésből törlendőnek tekintjük.

A csillóshasúakat a ventrális csillózat és a testvégi páros tapadócső minden más csoporttól jól elkülöníti. Epidermiszük sejtes vagy syncytiális szerkezetű, a ventrális hámsejtek egy- vagy többnyire sokcsillósak. Testüket kétrétegű kutikula védi, a külső, lemezes rétege (exokutikula) a csillókat és a tapadócsöveket is befedi. Az epidermiszt borító képleteket (pikkelyeket, tüskéket, illetve ezek kombinációit) ennek a belső rétege (endokutikula) hozza létre. Testüregüket az extracelluláris mátrix tölti ki, testfaluk külső körkörös és belső hosszanti izomrétegből áll. Központi idegrendszerüket az egyszerűbb *Deuterostomia*-hoz (*Introverta*) hasonlóan garat körüli idegyűrű és a belőle kiinduló ventrolaterális idegtörzs alkotja.

Petebarázdálódásuk teljes (holoblasztikus) *aequalis* és a tipikus D-kvadráns mintázatot mutatja, a radiális típusúhoz hasonló. Az invaginációs gasztrulációt követően az ektoderna a leendő mezoderamára ránó (epibolia). Döntő többségük tojásrakó (ovipár), de eleve szülők (vivipárok) is lehetnek. Az édesvízi fajok vagy vastag héjú, a külső körülményeknek (pl. szárazságnak) ellenálló ún. nyugvó tojásokat, vagy vékony héjú, gyorsan kifejlődő embriót tartalmazó tojásokat is rakhatnak. Az

ezt követő egyedfejlődés közvetlen és mindössze néhány napig tart, az egyedek élettartama is ennek megfelelően rövid, egy-két hét.

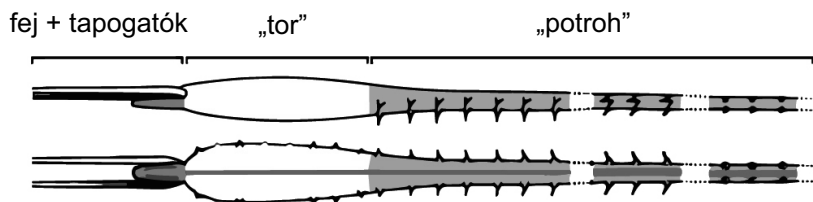
Fajaik többsége tengeri, a tengerfenéki üledékek szemcseközi (interstitialis) vizében él, a litorális övtől az abisszális mélységekig (> 2500 m). Detritofágok és/vagy mikrofágok, szerves törmelékekkel, baktériumokkal, kovamoszatokkal stb. táplálkoznak. Másodlagosan édesvíziek, illetve félig szárazföldiek, édesvízi fajaik detrituszlakók vagy algamezők lakói (epifitikusak).

Annelida – Gyűrűsférgek

A gyűrűsférgek szelvényes felépítésüknek köszönhetően mind anatómiai-morfológiai, mind ökológiai szempontból rendkívül változatosak. Elsődlegesen tengeri, benthikus szervezetek, azonban jelentős számú fajuk édesvízi, illetve ebből levezethetően talajlakó életmódú. Emellett vannak parazita és kommenzalista alakjaik is. Szelvényezettségük a fejrégió kivételével alapvetően egynemű (homonóm), amelynek meghatározója a teloblasztikus típusú mezodermaképződés az egyedfejlődésük során, amely homológ szelvények sorozatos létrejöttét (proliferációját) eredményezi (ún. szeriális homológia). Az egyedfejlődés változásával azonban ez a szelvényezettség több, egymástól független esetben elveszhet, így egészen eltérő testalakok jöhetnek létre az ormányosférgek (Echiurida) és a fecskendőférgek (Sipunculida) esetében.

A gyűrűsférgek filogenezisének feltárását megnehezíti, hogy fosszilis leleteik igen hézagosak. Csak bizonyos életmódú alakjaik fosszilizálódnak viszonylag jól, így pl. a csőlakó-csőkészítő alakok, míg az aljzatban élők jelenlétére leginkább a járataik alapján következtethetünk. Az ilyen életmódú alakok a Kambriumból származó leletek alapján igen korán elkülönülhettek, és a modern molekuláris filogenetikai elemzések is azt mutatják, hogy az epibenthikus életmódú Palaeoannelida-k (Magelonidae és Oweniidae) képezik az összes többi Annelida filogenetikai testvércsoportját. Az előbbiekkal közeli rokon ősi gyűrűsférgek alakjára és életmódjára vethet fényt az a faj, amelyet Kína Canglangpu tartományának korai kambriumi rétegeiből írtak le (Chen *et al.* 2020) *Dannychaeta tucolus* néven (39. ábra).

Filogenetikai helyzetét, egyben az Annelida filogenetikai tagolódását az 40. ábrán láthatjuk. A Palaeoannelida rend Magelonidae családjába illeszkedik bele, mint a jelenleg is élő genuszok filogenetikai testvércsoportja. A legősi csoportok („stem Annelida”) viszont mind fosszilisak, és részben a Praekambriumból (*Spriggina flaundersi*, ≈550 M év), részben a korai és középső Kambriumból (Kanada,

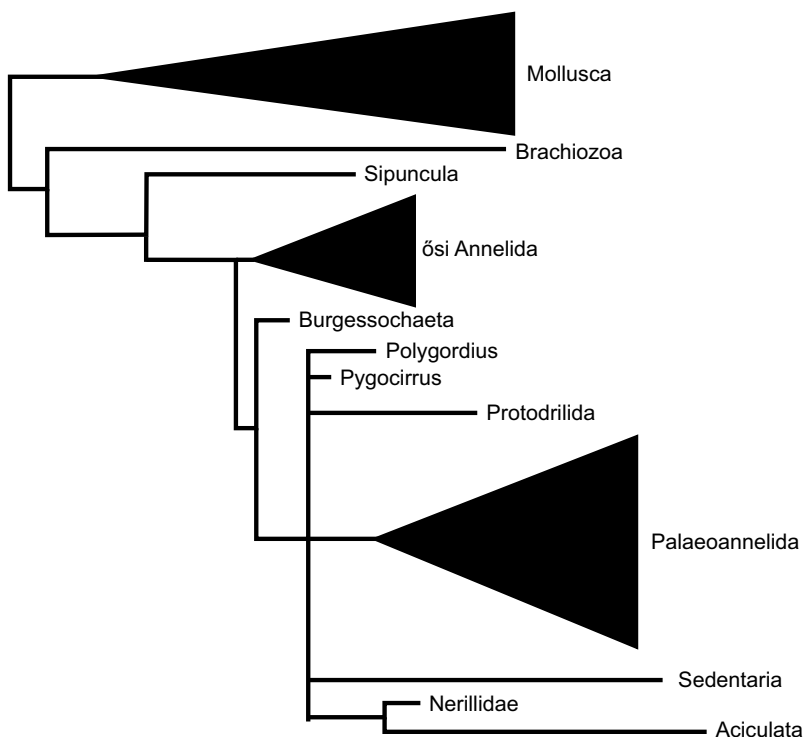


39. ábra. *Dannychaeta tucolus* kambriumi csőlakó ősi Annelida rekonstruált képe (Chen *et al.* 2020 után)

Burgess-pala: *Canadia*, *Burgessochaeta*) ismertek. Ez egyben azt is jelenti, hogy az Annelidák első nagy radiációja még a Praekambriumban, valószínűleg az Ediacara időszakban ment végbe.

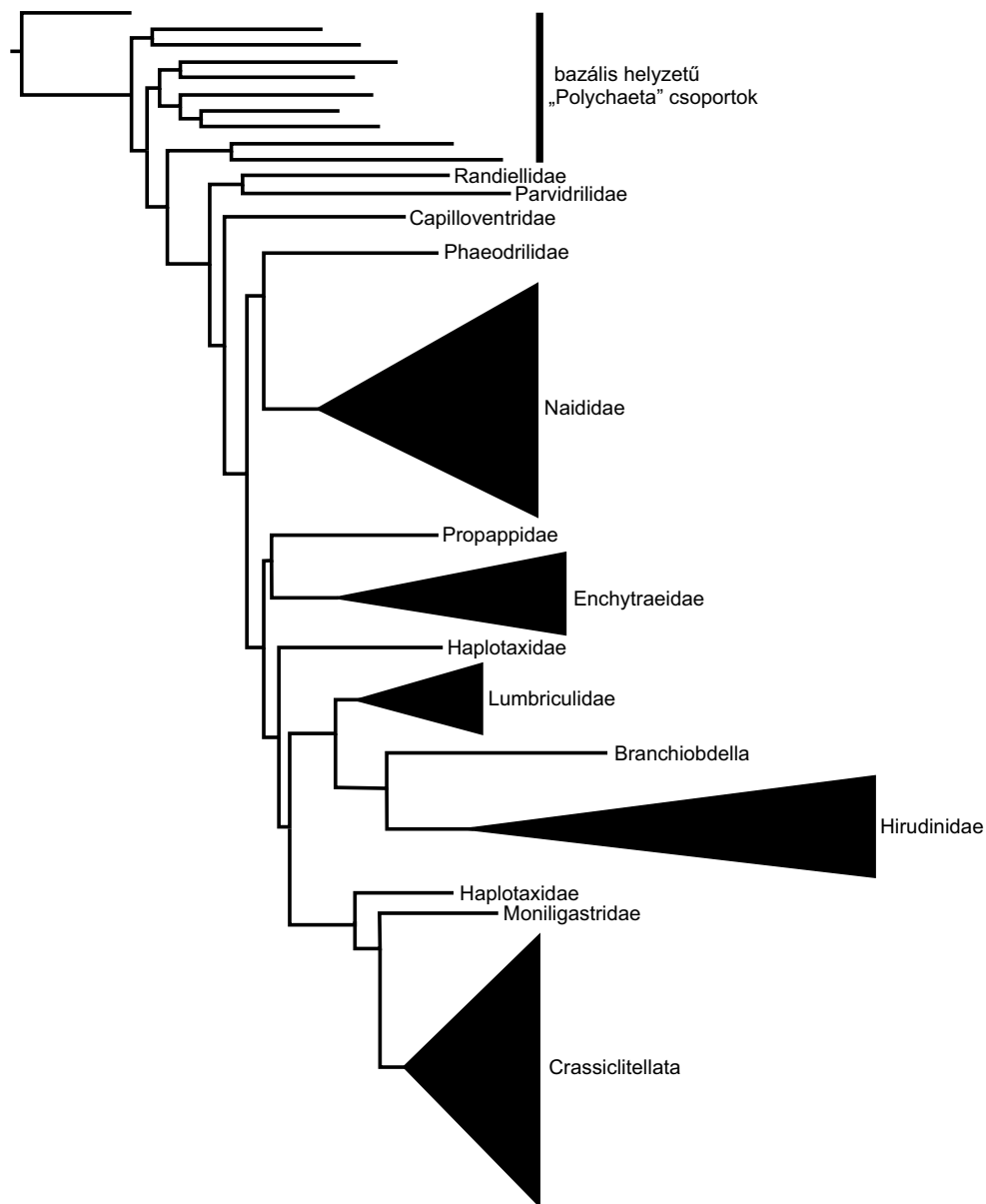
A Kambriumból ismert fosszilis alakok között vannak aktívan mozgó benthikus ragadozók, fejlett parapodiumokkal, és szesszilis csőlakó, módosult sörtézetű örvénylő-szűrő alakok is. Valószínű, hogy az ősi formák szelvényessége homonóm volt, szelvényenként fejlett, sertéket hordozó parapodiumokkal, de szinte velük egyidejűleg megjelentek a heteronóm szelvényezett, redukált parapodiumú, csőlakó szesszilis örvénylő-szűrő táplálkozó alakok is. Az alsó-Kambriumból származó *Facivermis yunnanicus* a mai Nereidákhoz hasonló. Az Ordovíciumban és a Szilurban gyakori *Scolecodont* fajok pedig a mai Eunicida rend fajainak állkapocselemeivel homológ képződményeket viseltek.

Az Annelida törzs filogenetikai múltjának megértéséhez nagyban hozzájárultak a molekuláris vizsgálatok. Ezek legfőbb eredménye az volt, hogy több, korábban önálló törzsként tárgyalt csoport (Echiurida, Pogonophora, Vestimentifera, Sipunculida) „betagozódott” az Annelida-ba. Közülük a fecskendőférges (Sipunculida) a molekuláris filogenetikai vizsgálatok alapján a soksertéjűek (Polychaeta) testvércsoportja, ez utóbbi pedig – az Oweniidae és Magelonidae, valamint néhány fosszilis csoport kivételével – a Pleistoannelida monofiletikus egységet alkotja, amely két nagy filogenetikai testvérágazatra tagolódik. Az Errantia ágazatba nagyrészt szabadon mozgó, ragadozó vagy mindenevő alakok, mint a tűzféreg-alakúak (Amphi-



40. ábra. A gyűrűsférgesek filogenetikai helyzete a fosszilis leletek és a genomikai eredmények alapján (Chen *et al.* 2020 után, egyszerűsítve). Látható, hogy a Sipuncula az összes Annelida testvércsoportja

nomida), a sünféreg-alakúak (Phyllodocida) és a palolo-alakúak (Eunicida) tartoznak, de idetartoznak, mint erősen módosult parazita-kommenzalista formák, a korongféreg-alakúak (Myzostomida) is. A másik fő filogenetikai ágazatba – Seden-taria – zömmel szesszilis, illetve csőlakó vagy aljzatban élő formák tartoznak, sokszor extrém körülményekhez alkalmazkodva, ezeknek megfelelő módosulásokkal.



41. ábra. A gyűrűsférgek filogenetikai dendrogramja megmutatja, hogy a korábbi Polychaeta parafiletikus, a Clitellata beágyazott (Erséus *et al.* 2020 után, egyszerűsítve)

Az utóbbiaknak a legkirívóbb példái a szakállasférges (Pogonophora) és az óriás-csőlakóférges (Vestimentifera), amelyeket korábban önálló állattörzsekként írtak le, ám a molekuláris elemzések megmutatták, hogy valójában a csőlakóféreg-alakúak (Sabellinida) Siboglinidae családjának fenéklakó (benthikus) életformájú tagjai. A szakállasférges szelvényesen tagolt opisthosomájukkal laza mélytengeri üledékbe fúródva élnek, az óriás-csőlakóférges viszont csöveikkel szilárd mélytengeri aljzathoz rögzülnek, általában nagy csoportokban, és mint az óceáni árkok forró vizes kúrtóiban, kemoszintetizáló kén- és metánbaktériumokkal szimbiózisban élő, ún. extrémofil szervezetekként ismertek.

A filogenomikai vizsgálatok azt is megmutatták, hogy a gyűrűsférges korábbi Polychaeta – Clitellata (és méginkább a Polychaeta vs Oligochaeta) tagolása filogenetikailag helytelen volt. Egyértelmű, hogy a Clitellata (nyergesek) a Polychaeta Sedentaria ágazatába beágyazott, és szoros filogenetikai rokonsága édesvízi üledéklakó szemiszesszilis alakokból áll. Továbbá az is kitűnt, hogy a Clitellata-n belül az Oligochaeta (kevésértéjűek) és a Hirudinea (nadályok) sem testvércsoport, mivel az utóbbiak csupán a Lumbriculidae-nak a testvércsoportja, és így a Clitellata-ba beágyazottak. Több mint hetven Polychaeta, illetve Clitellata faj genomikai vizsgálata alapján erősen támogatott topológiájú filogenetikai fa rajzolódott ki, amelyen belül a nyergesek öt fő filogenetikai csoportra tagolódnak (41. ábra).

Néhány kisebb, izolált helyzetű csoporttól (Paravidrilidae, Randiellidae, Capilloventridae) eltekintve a Phreodrilidae + Naididae ágazat az összes többi Clitellata testvércsoportja. Az utóbbiakon belül az Enchytraeidae testvércsoportja egy többszörösen tagolt filogenetikai ág, amelyen belül a fajgazdag Crassicitellata (Lumbricidae is) és néhány kisebb csoport (Moniligastridae + Haplotaxidae) testvércsoportja a Hirudinea (Branchiobdellida + Hirudinida) + Lumbriculidae ikerágazat (41. ábra).

A filogenetikai elemzés azt is megmutatta, hogy a Clitellata legutóbbi közös őse a Devonban (419–359 millió év) élt édesvízi szervezet lehetett, melynek leszármazottai részben a sekélytengeri, részben a szárazföldi életmódhoz alkalmazkodtak. A nyergesek legtöbb filogenetikai csoportja az ezt követő mintegy 150 millió év alatt alakult ki, és ma ezek alkotják a gyűrűsférges fajgazdagságának mintegy harmadát, a legtöbb édesvízi (Capilloventridae, Naididae, Enchytraeidae) és nem túl száraz szárazföldi élőhelyet (Lumbricidae) benépesítve.

A fecskendőférges (Sipunculida) az összes többi gyűrűsféreg filogenetikai testvércsoportját alkotják (41. ábra). Több szempontból erősen leegyszerűsödtek, sem parapodiumaik, sem sörtéik nincsenek. Epidermiszüket többretegű kutikula fedi. Hengeres, szelvényezetlen testük gyorsan kiölthető és behúzható ormányra (előtest), illetve a vastagabb törzsi szakaszra tagolt. Váltivarúak, a megtermékenyítés külső. Partenogenetikus szaporodásra és regenerációra is képesek. Barázdálódásuk spirális, a gasztruláció invaginációval vagy epiboliával történik. Első lárvalakjukból (lecitotroph trochophora) legtöbbször második alak is fejlődik, amely lecitotroph vagy planktotroph lehet (pelagospaera). Ez utóbbinak már cölómája és metanefrídiuma van.

Ecdysozoa – Vedlőállatok

A vedlőállatok (Ecdysozoa) kültakaróját és ektodermális eredetű hámmal bélelt szerveit az epidermisz által létrehozott, **kitint** (legtöbbször α -, esetenként β -kitint) tartalmazó, háromrétegű kutikula borítja, amelyet egyedfejlődésük során, hormonálisan szabályozott módon ismételtelen levedlenek. Ez a vedlési jelenség, amelyre a filogenetikai ágazat neve utal (*ekdysis* – gör.: vedlés, *zoon* – gör.: állat), nem homológ a gerinces állatok vedlésével, pl. a hüllőknél, a madaraknál vagy az emlősöknél megfigyelhető vedléssel, mert annak során az állat csak a kültakaró külső, elszarusodott rétegét, illetve vagy annak függelékeit (tollakat, szőrt) cseréli le.

Csillózatuk, illetve csillós hámjuk nincs, spermiumaik többnyire amőboid típusúak. Zigótáik barázdálódása eredetileg teljes (holoblasztikus), valószínűleg radiális, és a Lophotrochozoa ágazat csoportjaival ellentétben sohasem spirális. Polilecitális petéik rendszerint felszíni (superficialis) barázdálódással fejlődnek embrióvá. Ősi típusú csillós lárváik nincsenek, módosult lárvalakjaik gyakran eltérő közegben vagy más gazdaállatban élnek, mint az ivarérett alakok.

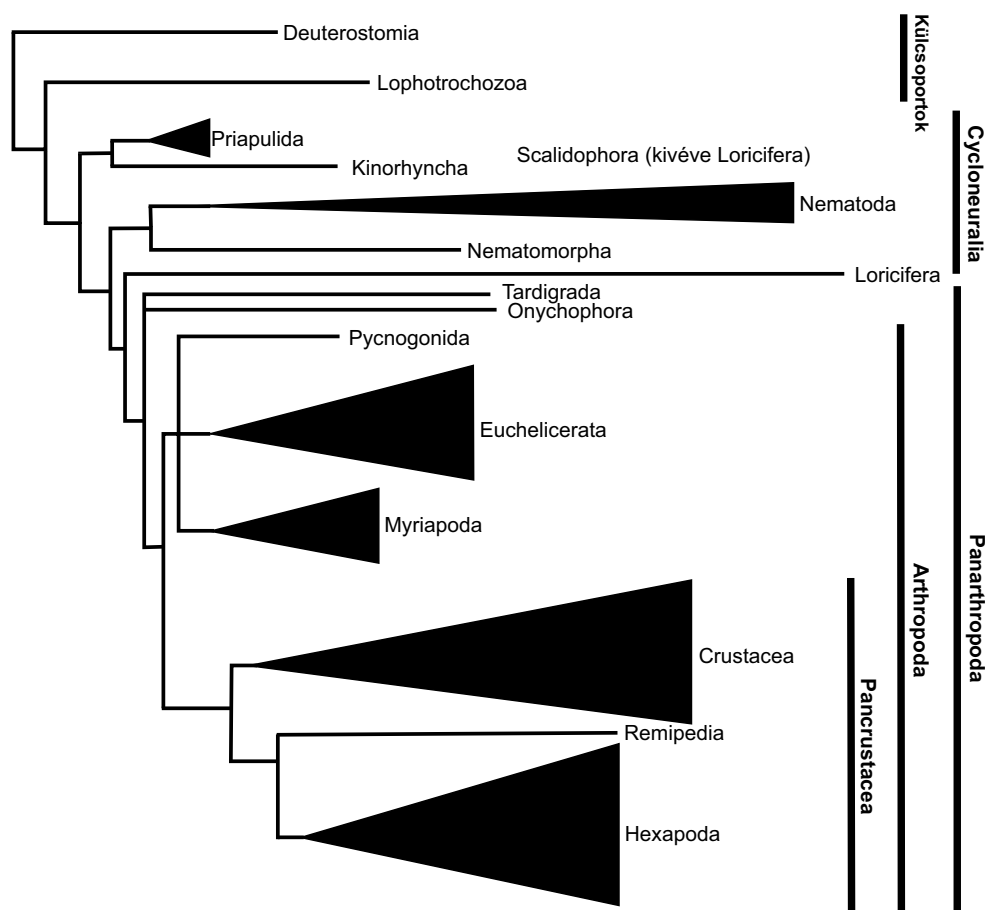
A vedlőállatok fajszáma valamennyi ismert egyéb állatcsoport fajszaát messze felülmúlja, a leírt állatfajok mintegy 80%-a ebbe a filogenetikai ágazatba, illetve legnagyobb arányban az ízeltlábúak (Arthropoda) törzsébe tartozik. A rendelkezésre álló fosszilis anyag is jelentős, mivel a kitines és gyakran meszesedett külső váz többnyire jól fosszilizálódik. Rendszerezésük korábban erősen morfológiai-anatómiai alapozású volt. A Scalidophora csoportot kültakarója alapján jellemezték, illetve a központi idegrendszerük hasonlóságai alapján **Cycloneuralia** néven egybefoglalták a fonálférgek-húrférgek törzscsoportjával. A molekuláris filogenomikai vizsgálatok alapján azonban kitűnt, hogy a Cycloneuralia így parafiletikus.

Az **Ecdysozoa** ágazat bazális elágazásait a farkosférgek (**Priapulida**) és az övesférgesek (**Kinorhyncha**) képezik, a további elágazások pedig két testvércsoportra tagolódnak. Az egyiket a **Nematoda + Nematomorpha**, a másikat a **Loricifera** és az ún. **Panarthropoda** (**Tardigrada**, **Onychophora**, **Arthropoda**) alkotja (42. ábra).

Az Ecdysozoa-k ősei a feltételezések szerint az **Ediacara** időszakban jelentek meg, mintegy 630–580 millió évvel ezelőtt, mivel fosszilis alakjaik a **Kambrium** időszakban már jelentős sokféleséget mutatnak. A legkorábbi fossziliát (*Acosmia maotiania*) a kínai Jünnan tartománybeli Chengjiang faunaegyüttesből ismerjük, feltehetően ez a jelenleg ismert Ecdysozoa-k közös őse. A kambriumbeli ősi Ecdysozoa-k nagyjából négy fő morfortípusra tagolódnak: *(i)* féregszerű „cycloneuralia” alakok, páros függelékek nélkül; *(ii)* ún. Radiodonta-k, szabadon úszó ragadozók, fogószerű frontális függelékkel és kétoldali szelvényes úszólebenyekkel; *(iii)* Lobopodia-k, féregszerű külsejű, az őslégsövesekre emlékeztető „féreglábúak”, szelvényenkénti lobopodiumokkal; *(iv)* valódi ízeltlábúak, szelvényes, tergitekre és sternitekre tagolt, szklerotizált külső vázú szelvényes testtel, ízelt frontális és szelvényenkénti végtagokkal. A kambriumi leletanyagban a fenti fosszilis csoportok mellett a legtöbb jelenleg élő csoport maradványai is azonosíthatók, legkevésbé a gyengén fosszilizálódó Kinorhyncha, Nematoda és Nematomorpha alakok, jól felismerhetők viszont a Loricifera, Priapulida, valamint különböző csáprágós és csápos ízeltlábú csoportok egyedei (Wolfe *et al.* 2016, Harvey & Butterfield 2017, Hou *et al.* 2017).

Priapulida – Farkosférgék

Ennek a törzsnek és a következő két csoportnak van néhány olyan közös jellege, amelyek alapján ezeket korábban Scalidophora néven monofiletikus egységnek tekintették. Jellemző rájuk, hogy testük elülső részét kiölthető-visszahúzható és befordítható ormány (*introvert*) alkotja, amelyen gyűrűkbe rendeződött, belül üreges kutikuláris tövisnyúlványok (*scalidok*) sorakoznak. Az introvert visszahúzását a garatideggyűrű által beidegzett retraktor izmok végzik. A test végén található elágazó farokfüggelék a légzésben játszik szerepet. Elsődleges, ún. blasztocölóma testüregük van. Központi idegrendszerük a garatot körülvevő ideggyűrű, ennek alapján korábban ezt a törzset és a következő, hasonló idegrendszeri alapfelépítésű csoportokat **Cycloneuralia** néven foglalták össze. Váltivarúak, a kisebb méretű fajoknál a megtermékenyítés belső, míg a nagyobbaknál külső. Barázdálódásuk totális, radiális. Sajátos, páncélos testű lárvaalakjuk (*Halicryptus*) van, amely fejlődése során többször vedlik.



42. ábra. A vedlőállatok (Ecdysozoa) nagy léptékű filogenetikai dendrogramja, külcsoporthaival (Yamasaki *et al.* 2015 szerint, egyszerűsítve)

Ősi eredetű, de jelenleg már fajszegény csoport, mindössze 22 leírt fajjal. A sarkvidéktől a trópusokig elterjedt üledékladó állatok. A nagyobb méretűek (–20 cm) ragadozók (*Priapul*), a kisebbek hemiszesszilis csőlakók vagy detrituszfogyasztók. Kövületeik azt bizonyítják, hogy már a Kambriumban a tengeri aljzat elterjedt nagy ragadozói lehettek. Legkorábbi fosszilis képviselőik (†*Ottoia*) a késő-középső Kambrium időszakai (kb. 508 millió éves) Burgess-pala formációból ismertek.

Kinorhyncha – Övesférgeskék

Az előbbihez hasonlóan ősi, a kambriumi radiáció idejéből, a késő-középső kambriumi időből (Qinjiang-faunaegyüttes, 518 millió év) már ismert csoport. Közel 300 leírt fajuk van, a legnagyobb fajszámú „scalidophora” csoport. Szinte mikroszkópos méretű állatkák, testhosszuk mindössze 0,2–1,2 mm, csillózatuk nincs. Dorzozentrálisan lapított, 13 övre (zonit) tagolt testüket jellegzetes tüske- és pikkelyszerű függelékeket viselő szilárd kutikula borítja. Szájnyílásuk az introvert végén található szájkúp végén nyílik, azzal együtt visszahúzható, de nem befordítható, és kilenc, gyűrűbe rendeződő és előreirányuló szájszurony (stylet) veszi körül. Az introvert szájkúp mögötti részén három vagy több körben spinoscalidok, egy körben pedig trichoscalidok sorakoznak. Az introvert és szájkúp visszahúzásakor az állat az elülső testvégét kutikuláris zárólemezekkel (placid) zárja le.

Agydúcuk fejlett, a garatideggyűrűhöz páratlan ventrális idegköteg csatlakozik. Váltivarúak, gonádjaik párosak, megtermékenyítésük belső. Egyedfejlődésük közvetlen, az ivarérett állatra jellemző zonit-számot ismétlődő vedlésekkel érik el.

Loricifera – Páncélosférgek

Az előbbi törzshöz hasonlóan tengeri üledékladó, csupán az 1980-as évek óta ismert csoport. Legkorábbi fosszilis képviselőiket a felső kambriumi (485–497 millió év) Deadwood formációban találták meg. Mindössze 38 recens fajuk ismert. Mikroszkopikus méretűek (0,1–0,8 mm), tengerparti és sekélytengeri üledékek kapilláris vizében élnek. Testüket kutikuláris lemezekből álló „páncél” borítja (*lorica* – lat.: páncél, *fero* – lat.: hordoz); a test feji vége behúzható introvert, rajta 9 körbe rendeződött scalidok helyezkednek el. Az első kört az előre irányuló clavoscalidok alkotják, mögöttük 8 körben hátrafelé irányuló spinoscalidok sorakoznak. A scalidok számában ivari különbségek mutatkoznak. A szájkúp az introvert végén helyezkedik el, visszahúzható, illetve teleszkóposan kitolható szájsövet képez, gyakran szájszuronyok (stylet) csatlakoznak hozzá. Mikroalgákkal, baktériumokkal és detritusszal táplálkoznak.

Váltivarúak, megtermékenyítésük belső, de szűznemzéssel is szaporodhatnak. Egyedfejlődésük közvetett, többféle lárvatípusuk van. A legfontosabb a Higgins-lárva, amelynek a testvégén páros, levél (pl. *Nanaloricus* fajok) vagy tüske alakú függelék (pl. *Pliciloricus*, *Rugiloricus*) található. Közülük az előbbieket feltehetően a mozgást segítik, míg utóbbiak a megtapadást szolgálják.

A Loricifera phylum filogenetikai helyzete annyiban tisztázódott, hogy az Ecdysozoa-n belül nem tartozik sem a szklerotizált kültakarójú Scalidophora csoportba, sem a Priapulida–Kinorhyncha kládusz rokonságába, hanem a Nematoida–Panarthropoda filogenetikai ágazathoz kapcsolódik. Ennek részleteit a 18S és 28S rRNS-re alapozott molekuláris filogenetikai elemzések nem tudták egyértelműen tisztázni, ehhez újabb sokgénes elemzések szükségesek (Yamasaki *et al.* 2015, 42. ábra).

Nematoda – Fonálférgek

A Nematoda és a Nematomorpha törzsek, mint filogenetikai testvércsoportok, együttesen a Nematoida superphylumot alkotják. Fontos szünapomorfiáik: *(i)* belső kutikularétegükből másodlagosan hiányzik a kitin, helyette kollagénrostokat tartalmaz; *(ii)* testfalukban csak longitudinális izmok vannak; *(iii)* a garatideggyűrűből kiinduló dorzális és ventrális idegtörzsek intraepidermális lefutásúak, az epidermisz lécszerű megvastagodásaiba beágyazottak; *(iv)* spermiumaik amőboidok, osztor nélküliek. A kutikula kitinhiánya jellegvesztés következménye, ez abból látszik, hogy a Nematodákban a garat bélésében a kitin megmarad, és a Nematomorpha juvenilis egyedek kutikulája még tartalmaz kitint.

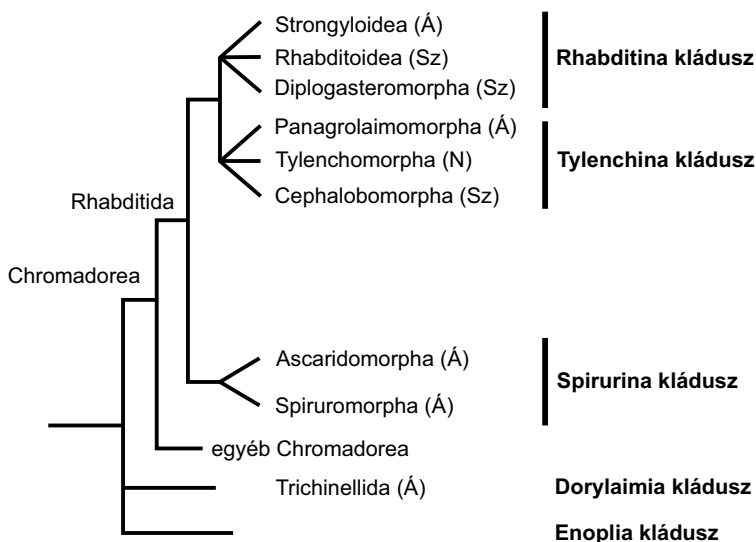
A fonálférgek alkotják az állatvilágnak – az ízeltlábúak után – a legfajgazdagabb csoportját, mintegy 25 000 leírt fajuk ismeretes, ám a ténylegesen létező fajok számát több százezres vagy milliós nagyságrendűre becsülik, egyedszámuk pedig elérheti a Földön létező állategyedek számának 80%-át. A riboszomális RNS kis alegységének (SSU) a génje (18S rDNS) alapján a fonálférgeket három filogenetikai főágazatra tagolták: **Dorylaimia**, **Enoplia** és **Chromadore**a (Parkinson *et al.* 2004). Az utóbbi kládusznak a legfontosabb csoportja a **Rhabditida** (syn.: Secernentea), amely tovább tagolódik: Spirurina, Tylenchina és Rhabditina. Életmódjuk és élőhelyeik rendkívül változatosak, vannak szárazföldi és tengervízi mikroszervezet-fogyasztók, növény-, illetve növényi nedvfogyasztók, növények és állatok élősködői. Közülük legjobban a humán vonatkozású parazita csoportok életmódját és fejlődésmenetét ismerjük. Eddig a legalaposabban és legsokrétűbben a genetikai és fejlődésbiológiai modellcsoportokat, a *Caenorhabditis* és *Pristionychus* genuszok fajait vizsgálták.

A fonálférgek alakja meglehetősen egységes, megnyúlt fonálszerű vagy nyújtott orsó alakú, nevük is erre utal (*nematos* – gör.: szál, fonál; *-odes* – gör.: szerű, tsz.). Méretük viszont igen tág határok között változik, a szabadon élő fajok többsége mikroszkopikus, néhány tized mm-es (pl. *Graeffiella minutum* 80 µm, ezek jelentős része még felfedezésre, leírásra vár), az élősködő fajok jóval nagyobbak, a nagy testű emlősökben élők több méteresek lehetnek, mint pl. az óriás ámbrás cetben (*Physeter macrocephalus*) élő *Placentonema gigantissima* (8 m). Jelentős az ivari dimorfizmusuk, a hímek kisebbek, farki végük jellegzetesen bekunkorodó. Testüket több-rétegű kutikula fedi, ennek legkülső rétege a vékony epikutikula, alatta az exo- és mezokutikula húzódik, ez alatt egy kollagénrostok alkotta belső réteg van. A szabadon élő fajok epidermisze sejt szerkezetű, az élősködőké syncytiális. Az epidermisz egy háti és hasi, illetve két oldalsó bordát képez. Az előbbiekre a hosszanti idegtörzsek vannak beágyazva, a laterálisakban pedig a H alakú kiválasztószerv gyűjtőcsövei futnak, amelyek egyesült kivezető csatornái a hasoldalon nyílnak.

A fonálférgek többsége váltivarú, a megtermékenyítés belső. Egyes fajoknál szűznemzés is ismert. Petebarázdálódásuk holoblasztikus, többféle lehet, a radiális és a spirális típusú közötti átmenetinek tekinthető. Lehetnek tojásrakók (ovipar), ovoviviparok (első stádiumú lárvát raknak). A lárvák egyedfejlődésük során négyszer vedlenek. Az élősködő fajoknál a gazda fertőzése többnyire a 3. stádiumban történik. Szintén a 3. lárvális stádiumban történhet meg, hogy a fejlődésüket átmenetileg felfüggesztik, ezalatt igen ellenállóképeseek, és hosszú távú terjedésre alkalmasak. Az egyedfejlődés során mitotikus sejtosztódások csak az embrionális fejlődés ideje alatt történnek, ezért a kifejlett állatokra az ún. eutélia (sejtkonstancia) jellemző, regenerációs képességük minimális.

Elsődlegesen tengeriek, másodlagosan édesvíziek vagy szárazföldiek. Számos fajuk talajlakó, ezek jelentős szerepet játszanak a szerves tápanyagok lebontásában. Többnyire tápanyagban gazdag, egyenletes hőmérsékletű és oxigénszegény környezetben élnek, mintegy preadaptáltak a szintén oxigénszegény közegben zajló endoparazita élethez. Evolúciójuk során számos esetben, párhuzamosan ment végbe a parazita életmódra áttérés, mind a növényi, mind az állati gazdafajok esetében. A fonálférgek erősen gazdaspecifikusak, ez mind az ún. köztigazdákra, mind a végleges gazdafajokra érvényes.

A fonálférgek törzsfelődéséről és rokonsági kapcsolatairól hiányosak az ismereteink, mivel a testük rosszul fosszilizálódik. A molekuláris filogenetikai adatok arra vallanak, hogy az Ecdysozoa-rokonságtól még a Kambrium előtt különváltak, de fosszilis képviselőik csak lenyomatok formájában a korai Devonból (≈410 millió év), illetve az Eocénből (≈50 millió év) mint borostyánzárványok ismeretesek. Rendszerezésük sokáig morfológiai alapokon állt, Chitwood (1958) munkái alapján két főcsoportot: Aphasmidia/Adenophorea és Phasmidia/Secernentea különböztettek meg, bár korán kitűnt, hogy az Adenophorea nem monofiletikus egység. Újabb, trichotomikus rendszerezésükben Andrassy István (1976) játszott meghatározó



43. ábra. A Nematoda 18S rDNS alapú filogenetikai ágazatai (Parkinson *et al.* 2004, egyszerűsítve). A zárójeles betűk jelölik az életmód szerinti típusokat: Á = állati parazita; Sz = szabadonélő; N = növényi parazita

szerepet, és ez az újabb, 18S rDNS alapú rendszerezésekben is jórészt helytállónak bizonyult (Parkinson *et al.* 2004, 43. ábra).

A további filogenetikai vizsgálatok jórészt a *Caenorhabditis elegans*, mint modellfaj teljes genom szekvenálásából adódó eredményekre támaszkodtak, és főleg abban finomították a korábbi eredményeket, hogy a Nematoda phylumot négy nagyobb kládusra, és ezeken belül további monofiletikus csoportokra tagolták (43. ábra).

A legújabb kutatások arra irányultak, hogy a korábban feltételezett, részben politomikus csoportokon belül meghatározzák a testvércsoportviszonyokat (Ahmed *et al.* 2022). Így igazolódott, *(i)* hogy a *Trichinella* (kapszulás + nem-kapszulás) a *Trichiuris* testvércsoportja; *(ii)* a Spirurina ágazatba erős támogatottsággal az Ascaridomorpha és Spiruromorpha rendek tartoznak, de kevésbé támogatott a Dracunculoidea ideartozása; *(iii)* a Tylenchina két főcsoportra tagolódik: az egyik a Tylenchomorpha, a másik a Cephalobomorpha + Panagrolaimomorpha ikerkládusza, valamennyiük szünapomorfiája a *stomatostylet* („szuronyosak”); *(iv)* Egy további főágazatot alkot a Rhabditina, amelyen belül igazolódott, hogy a Diplogastrida ág a (parafiletikusnak bizonyult) Rhabditidae, Heterorhabditidae és Strongylida hármasának a testvércsoportját képezi, a Strongylida alrendjei pedig erősen támogatottak.

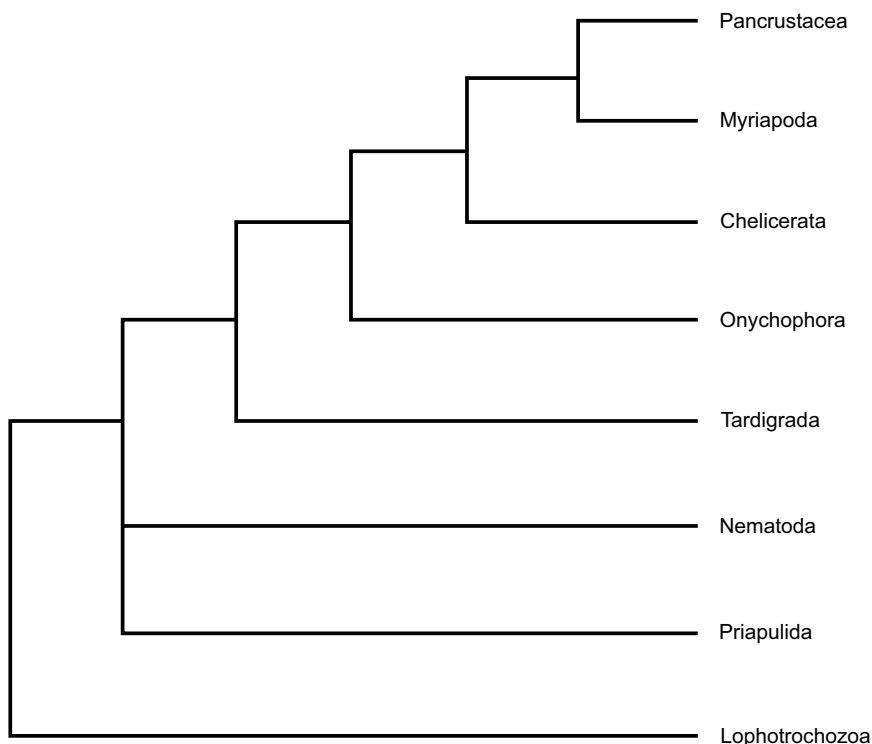
Nematomorpha – Húrféreg

Viszonylag fajszegény állatcsoport (≈350 faj), nevük (*nematos* – gör.: fonál, *morphe* – gör.: alak) sajátos testalakjukat jelzi. Vékony (1–3 mm széles), hosszú (<10 cm-től 2 m-ig) és húrszerűen merev testű férgek. Merev, viszonylag vastag kollagénrostos kutikulájuk kétrétegű, alatta vékony hipodermisz húzódik. Bőrizomtömlőjük csak hosszanti izomelemeket tartalmaz. Introvertjük csak lárvális korban van, ezt gyűrűkbe rendeződött kutikuláris tüskék borítják, az elején szuronyos (*stylet*) szájkúp látható. A testüreg szűk, lárvakorban mesenchyma sejtek töltik ki, kifejlett állapotban általában folyadékkal telt. A tengeri fajok testüregre osztatlan, az édesvízi fajoké tagolt. Mind a lárvák, mind a kifejlett alakok táplálékfelvétele döntően a testfalon keresztül történik, a kifejlett állatok csökevényes tápcsatornája főleg raktározó funkciójú.

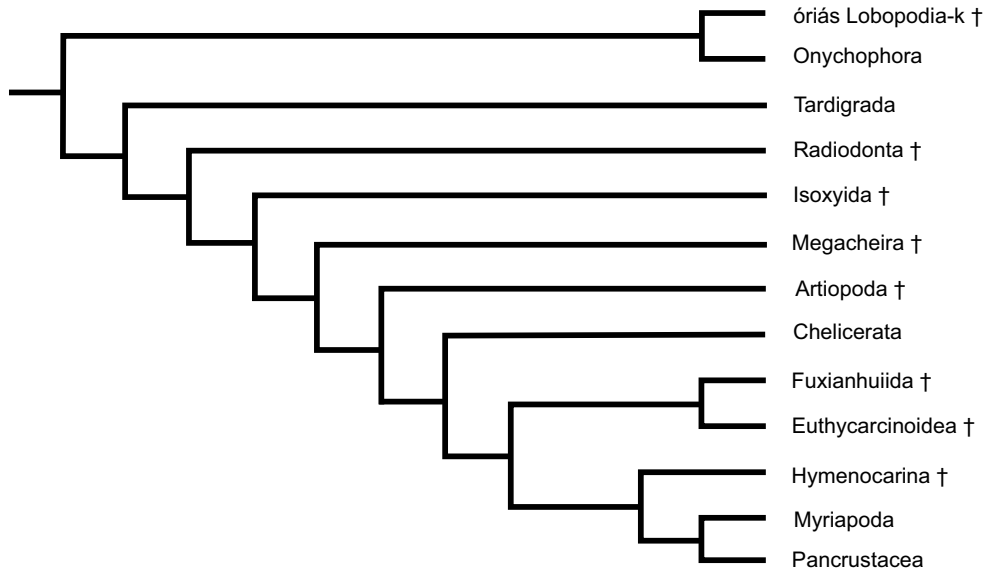
A húrféreg váltivarúak, megtermékenyítésük belső. Lárvális fejlődésüket viszonylag kevés fajban tanulmányozták. A barázdálódás holoblasztikus, nem tartozik sem a tipikusan radiális, sem a spirális mintázatba. Az invaginációs gasztrola-képződést követően a blastocoel mesenchymatikus sejtekkel töltődik ki. A végbélnyílás a blasztopórus közelében nyílik meg. A kikelő lárvák vagy a szuronyos introvertjükkel jutnak be a gazdaállatba, vagy betokozódott formában, lenyelve jutnak be a bélcsatornájába, majd a bélfalat introvertjükkel átfúrva, a testüregébe. A legtöbb gazdaállat vízi életmódú rovar, így a belőle kiszabaduló kifejlett húrféreg rögtön vizes közegbe kerülhet. A szárazföldi rovarban fejlődő fajok manipulálhatják a gazdaállatukat, hogy vízbe jussanak. A legtöbb faj édesvízi, de vannak nedves talajban élők is, csak kevés fajuk tengeri. Nagyon ritkán fosszilizálódnak, legkorábbi képviselőiket a Kréta időszakból (100–94 millió év), borostyánzárványból ismerjük.

Panarthropoda

A következő három törzs a morfológiai és a molekuláris bizonyítékok alapján is monofiletikus egységet képez. Közös leszármaztatott jellegük az α -kيتينből és fehérjékből álló kutikula, amelyet időszakosan, hormonálisan szabályozottan levedlenek. További közös jellegük, hogy az elsődleges (blasztocölóma) és a másodlagos (cölóma) testüregük az egyedfejlődés során nagyrészt összeolvadva úgy redukálódik, hogy csupán a kiválasztószervek és a gonádok üregei cölóma eredetűek, a testüreg és a nyílt keringési rendszer pedig ún. mixo-hemocölómát alkot. A többi Ecdysozoa-tól eltérő dúcidegrendszerük van, a garatideggyűrű fölött 2–3 dúcpárból tömörült agydúccal. A fenti közös jellegek alapján az alábbi három csoportot korábban egyes rendszerezők egy törzsbe tömörítették. Ennek azonban ellentmond a rendkívül jelentős fosszilis anyag sokfélesége, és azért sem követhető, mivel a három jelenleg is élő phylum tagjainak anatómiájában és külső morfológiájában is jelentős különbségek vannak. A filogenetikus rendszerezés szempontjából sem célszerű a két, maradványjellegű, leegyszerűsödött és kevésbé változatos csoportot (Tardigrada, Onychophora) az élővilág legnagyobb változatosságú és fajszerű törzsével (Arthropoda) összevontan kezelni. Két független adatbázison (fehérjekódoló gének, miRNS-kódoló gének) alapuló molekuláris filogenetikai kutatások eredményei (Campbell *et al.* 2011, 44. ábra) pedig azt igazolták, hogy a karmos fé-



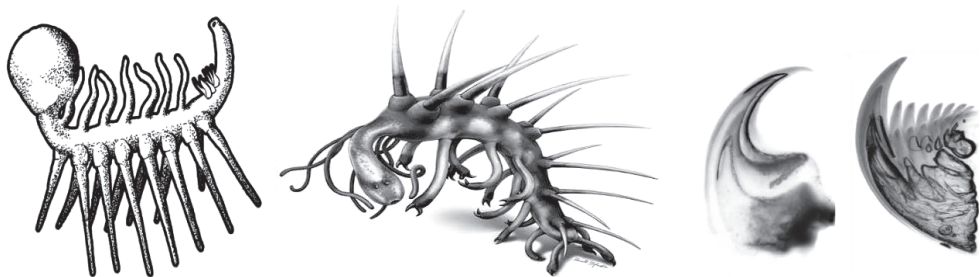
44. ábra A miRNS kódoló gének alapján szerkesztett törzsfá (Campbell *et al.* 2011) igazolja az Ecdysozoa monofiletikus jellegét, és ezen belül az Onychophora–Arthropoda testvércsoportot, hozzá képest a Tardigrada külcsoport



45. ábra A kambriumi radiáció főbb Panarthropoda csoportjai és lehetséges filogenetikai értelmezésük (Giribet & Edgecombe 2019 után, egyszerűsítve)

reglábúak és az ízeltlábúak egymásnak a testvércsoportjai, és hozzájuk képest a medveállatkák külcsoportot képeznek.

Jelentősen bonyolítja azonban a filogenetikai viszonyok megítélését, hogy a kambriumi radiáció idejéből (Kína: Chengjiang faunaegyüttes, Kanada, Brit Columbia: Burgess-pala) számos olyan fosszília ismeretes (lásd: The Virtual Fossil Museum, www.fossilmuseum.net) amelyek a vedlőállatok kihalt csoportjait képviselik, és amelyek helyzetét csak mikroszkópos morfológiai-paleo-hisztokémiai módszerekkel végzett vizsgálatok alapján tudjuk megítélni (Giribet & Edgecombe 2019, 45. ábra). Ezek a többnyire jól fosszilizálódott, szilárd külső vázas szelvényes állatok mind a törzsszelvények, mind a végtagok és szájszervek tekintetében rendkívüli változatosságot képviselnek, és egy olyan benthikus életközösség tagjai, amely mint közösség is megszűnt, illetve átszerveződött a kambriumi radiációt követő tömegkipusztulás során (Smith & Ortega-Hernandez 2014, 46. ábra).



46. ábra. *Hallucigenia sparsa*. Balról-jobbra: korábbi (téves) és újabb rekonstrukciója, egy-egy karom és mandibula nagyított képe (Smith & Ortega-Hernandez 2014 után, módosítva)

Tardigrada – Medveállatkák

A „lassú léptű” (*tarde* – lat.: késői, *gradus* – lat.: lépés, lépcső) állatkák apró termetűek (0,3–0,5 mm, ritkán 1 mm), szervezetük a miniaturizáció miatt leegyszerűsödött. Zömök, hengeres testüket fej és négy törzsszelvény alkotja. A szelvényeken egy-egy pár csonkláb van, 4–8 karommal. A testüket alkotó sejtek száma állandó. Kutikulájuk kitint, mukopoliszacharidot, fehérjéket és lipideket tartalmaz, egyes fajokon páncéllemezekre tagolódik. Időszakonként vedlenek, ilyenkor levetik az állkapcsi szuronyokat (*stylet*) és a karmokat is. Előbbiek a csökevényes elülső lábpár karmaival homológok. Központi idegrendszerük az egy dúcpárból létrejött, lebenyes agydúcából és a hozzá csatlakozó négy dúcpárból kialakult hasdúcláncból áll. A fajok többsége váltivarú, de a hímek ritkák, sokszor nem ismeretesek, és a szűznemzés is gyakori. A megtermékenyítés belső, a petebarázdálódás holoblasztikus, fejlődésük közvetlen.

Mintegy 1200 fajuk ismert, a legtöbb kozmopolita. Rendkívül tág tűrésű állatok, a legnagyobb szélsőségeket testük víztartalmának jelentős részét (<90%) leadva, betokozódott állapotban (ciszta), lecsökkent anyagcseréjű anabiotikus állapotban vészelik át. Nyugalmi állapotuk évekig eltarthat, ekkor bizonyos ideig az abszolút 0°-hoz közeli hőmérsékletet, az oxigénhiányt, a toxikus anyagokat, az ultraibolya és radioaktív sugárzásokat is elviselik, ahogy ezt a Foton M3-as űrszondán végzett kísérletekkel igazolták. A legkülönbözőbb élőhelyeken előfordulnak, tengerekben és édesvizekben egyaránt, szárazföldön főként a nedves élőhelyeken (nedves talajban, avarban, mohapárnákban, növények vízfilm-hártyájában stb.).

Sekélytengeri életmódú őseik a korai (Chengjiang fauna, Jünnan) és a középső (Burgess-pala, Brit Columbia) Kambrium időszakból nagy változatosságban ismertek. A jelenlegiekhez hasonló medveállatkák legkorábbi fosszilis képviselőit a felső Kréta (≈90 millió év) időszakai észak-amerikai (New Jersey) borostyánban találták meg.

Onychophora – Karmos féreglábúak

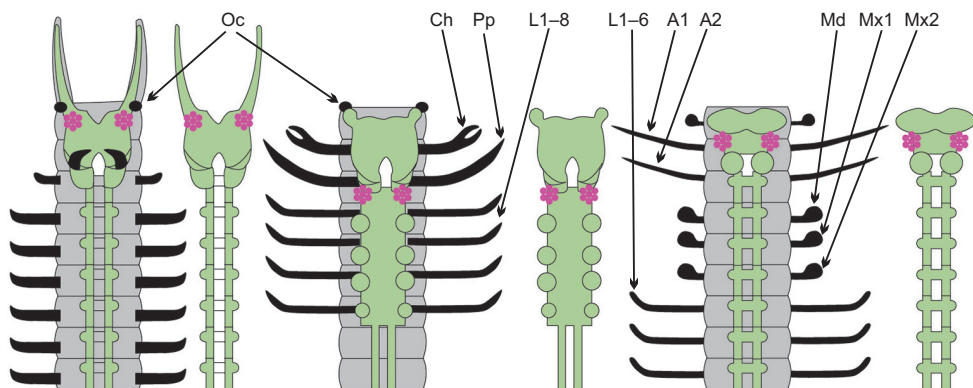
A karmos féreglábúak, korábbi elnevezéssel őslégcsövesek, vagy angol nevük (*velvet worms*) tükörfordításával: bársonyférgek, anatómiai jellegeik alapján és a molekuláris filogenetikai vizsgálatok (Campbell *et al.* 2011) eredményei alapján is az ízeltlábúak testvércsoportját képezik. Ezt igazolja a központi idegrendszer szerveződése (47. ábra), a mixocöl testüreg, valamint kiválasztószervük ultrastruktúrája és fejlődése is. A garatideggyűrű előtt két lebenyes dúcpárból összeolvadt agydúc foglal helyet, hozzá ventrálisan páros hosszanti idegtörzs csatlakozik, számos kommisszúrával. Egy pár gyűrűzött csápjuk van, ezek tövében egy pár kicsiny, lencses pontszem található, ennek szerkezete az ízeltlábúak pontszemeivel egyező.

Testük hengeres, homonóm szelvényezettségű, fejre és nagyszámú (14–44) hasonló szelvényre tagolódik, testszelvényeiken egy-egy pár gyűrűs csonklábbal (*lobopodium*), mindegyiken egy pár karommal. Szájuk a hasoldalon nyílik, páros sarlós állkapcsuk az elülső módosult végtag, illetve annak a karomfüggeléke. Páros szájszemölcsükön mirigyek nyílnak, váladékuk nyúlós, ragadós; a védekezést és zsákmányszerzést egyaránt szolgálja. Emésztésük külső. Kültakarójuk egységes,

rugalmas kitines kutikula, gyűrűkbe rendeződött szemölcsökkel (papillák). Ezek fénytörése okozza az állatok bársonyos hatású optikai színeit (pl. sötétkék). Kutikulájukat rendszeresen, mintegy 2–3 hetenként levedlik. Bőrizomtömlőjük háromrétegű simaizomból áll. Cölómájuk redukált mixocöl, véredényrendszerük hemocöl. A testfolyadék hidrosztatikus vázat alkot. Kiválasztószervük szelvényenként 1 pár metanefridium vagy ektodermális csípőmirigy. Légzésüket bojtszerű, elágazó, nem szelvényes trachearendszerük biztosítja.

Váltóváruak, a hímek kisebbek, mint a nőstények. Megtermékenyítésük belső. Párosodáskor a hím a spermatofort vagy a nőstény ivarnyílásába helyezi, vagy ráragasztja a nőstényre. A nőstény fehérvérsejtjei feloldják a testfalat és a spermatok falát, így jutnak a spermiumok a hemolimfába, ennek közvetítésével vagy az ondótartályba (spermatheca) kerülnek, vagy pedig a petefészek falán is átjutva a petesejtekhez. Barázdálódásuk superficialis, a száj és végbélnyílás a blasztopórus két végéből alakul ki a középső rész bezáródását követően (amphistomia). A nőstények tojásokat raknak vagy eleventojók (ovoviviparok), egyes közép- és dél-amerikai fajok nőstényeinek embriókat tápláló szervük van, ezek viviparok. Egyedfejlődésük közvetlen.

Kevés, alig több mint 180 recens fajuk ismert, ezek nagyrészt a déli félteke kontinenseinek és nagy szigeteinek trópusi-szubtrópusi területein nedves-párás élőhelyek lakói. Fénykerülő, avarban, kövek alatt, korhadó fákban stb. élnek, ragadozók. Zsákmányukat a szájszemölcsükön nyíló mirigyek levegőn megkötő váladékával mozgásképtelenné teszik, majd emésztőnedvet bocsátanak rá. A ma élő fajok mind szárazföldiek, a törzscsoport Kambrium időszaki képviselői azonban tengeri állatok voltak (pl. a brit columbiai Burgess-palából ismert *Aysheia pedunculata* és korábban félreértelmezett *Hallucigenia*, v.ö. Smith & Ortega-Hernandez 2014, 46. ábra). A szárazföldi karmos féreglábuak legkorábbi fosszilis képviselői a késő karbon időszaki (kb. 300 millió éves) Montceau-Les-Mines leletegyüttesből ismertek.



47. ábra. Az őslégszövesek és az ízeltlábuak két fő filogenetikai ágának a központi idegrendszere (Strausfeld *et al.* 2006). Oc = látószervek (pontszemek), A1–A2 = csápok, Md, Mx1, Mx2 = száj-szervek, l1... = járólábak, zöld színnel: központi idegrendszer, bíbor „virágminta” = szaglólólebeny, Pro-, Deu-, Tri- = a garatfőlötti dúc részei

Arthropoda – Ízeltlábúak

Az ebbe a törzsbe tartozó állatok testfelépítése, élettani folyamatai, életmódjuk, viselkedésük és ökológiai jellemzőik igen változatosak. Ennek ellenére az ízeltlábúakat néhány, nagyon jellegzetes tulajdonság alapján monofiletikus egységnek tekintjük. Ezek a következők.

A. A zigóta részleges, felületi (*superficialis*) barázdálódása. Az ízeltlábúak petéje – kevés kivétellel – sok szikanyagú (*polilecitális*), a sziktomeg a petesejt közepén helyezkedik el. A blasztomérák kialakulása a sziktomeg felszínén következik be. Néhány eltérő csoportban (pl. csupalábállatok, kacslábú rákok) a pete oligolecitális, a barázdálódás teljes (*holoblasztikus*).

B. Szelvényekből felépülő test. Az ízeltlábúak testének szelvényezettsége a gyűrűsérgek szelvényezettségével genetikai alapjait tekintve (*HOX-ParaHOX* rendszer) homológ, azonban filogenetikailag eltérő úton és egyedfejlődésileg is más módon jött létre. Az ízeltlábúak esetében a szelvények felépítése különböző (*heteronóm* szelvényezettség), ezáltal testtájakra (tagmata) tagolódó. Egységes felépítésű testtájuk a fej (*cephalon*), egységesen acron-ból és 5 vagy 6 szelvényből áll. Ezt követi a törzs (*truncus*), amely vagy hasonló szelvényekből áll (egyes fosszilis csoportok), vagy elő- és utótestre (*prosoma*, *opisthosoma*, lásd: csáprágósok), vagy fejre, torra (*thorax*) és potrohra (*abdomen*) tagolódik (Pancrustacea). Az ősi ízeltlábúak testtájainak szelvényyszáma változó, a leszármaztatott csoportoké állandó. Az állandósult számú szelvényekből egységes, sokszor csökkenő szelvényszámú (oligomerizált) testrészek alakulnak ki (ez gyakori jelenség pl. egyes rovarcsoportoknál). Egyes csoportokra jellemző a szelvények összeolvadása (pl. ikerszelvényesek), esetenként a kívülről látható szelvényezettség részben vagy teljesen eltűnik (pl. pókok, atkák).

C. Tagolt külső váz, ízelt lábak. A külső váz önálló szelvényekre és lemezekre tagolódik, hozzájuk kiegyenült izmok csatlakoznak. Az ízelt láb rugalmas, kitines hártyákkal összekötött csövekből áll. Pleziomorf jelleg, ha a szelvényekhez egy-egy pár láb csatlakozik. A lábak száma gyakran redukálódik, bizonyos szelvényekről a lábak eltűntek. Legáltalánosabb, legősibb alaptípusuk az exo- és endopodiumra tagolódó hasadt láb, amely már a Kambrium időszak Trilobitáknál és ősi rákcsoportokban megvolt, és a rákok nagy részénél ma is megvan, sőt ez a filogenetikai örökség a rákok és a rovarok rágó szájszerveinek felépítésében is felismerhető. Az egytengelyű, oldalfüggelék nélküli (*uniramia*) láb a szárazföldi életmódra való áttérés során, több filogenetikai ágon függetlenül jött létre (az erre a jellegre alapozott korábbi Uniramia taxon ezért polifiletikusnak bizonyult). A járólábak több ízeltlábú csoportban szájszervekké, pároszervvé, úszoszervvé is változtak. A pókszabásúak jellegzetes csáprágói, illetve a rovarok szájszerveinek a legtöbb része szintén ízelt lábakból alakultak ki.

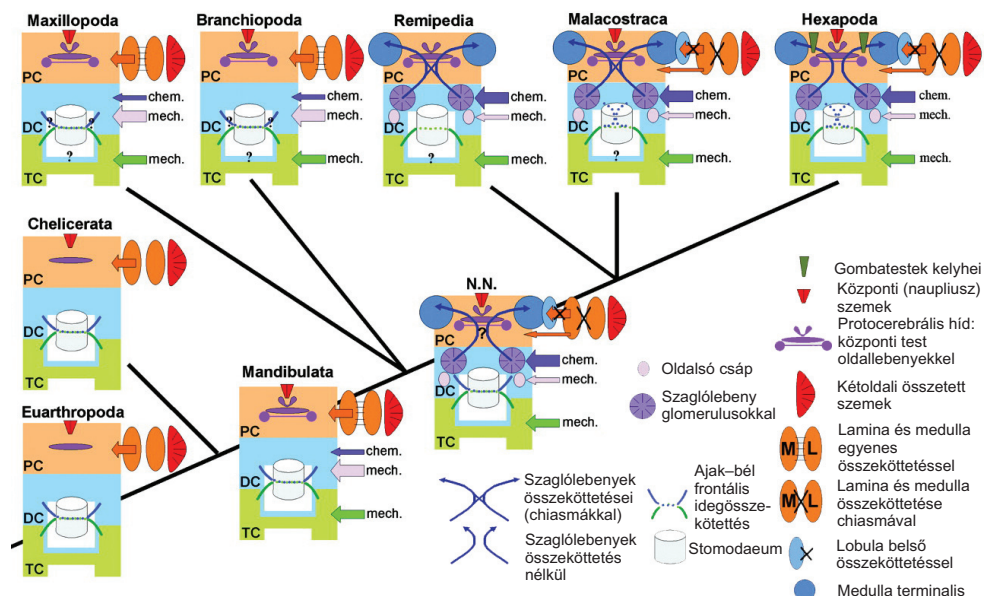
D. Kitines kutikula. A kitin az élővilágban rendkívül elterjedt, jellemző pl. a gombák sejtfalában. Előfordul a csalánozóknál is, és általánosságban is jellemző az összjáúakra. Az ízeltlábúak fontos, közös leszármaztatott jellege az α -kitinből és fehérjékből álló, hormonálisan szabályozott módon, időszakosan levedlett kutikula, amelybe egyes csoportokban szilárdító szervesetlen sók – általában kalcium-karbonát – is lerakódhatnak. Az ízeltlábúak kültakarójának alapvető komponense a szklerotizált „kitinpáncél”, amely egyben a külső váz (exoskeleton) is, amely a mozgás szervrendszerének részét képezi, egyúttal korlátozza a test folyadékveszt-

tését is. Rugalmasságát biztosító komponense fehérjetermészetű rezilin, amely a deformálódás és a törések ellen védi a testet. A kutikula mindig szilárd-rugalmas lemezekre (szkleriterek) tagolt, ezeket vékony, hajlékony ízületi membránok mozgathatóan kapcsolják össze. Elsődlegesen minden szelvényen egy háti (*tergit*), egy hasi (*sternit*), valamint két oldalsó lemez (*pleurit*) különböztethető meg.

E. Trachearendszer. A légzőszerv többnyire a test felszínéről induló és egyre jobban elágazó csőrendszerből, a trachearendszerből áll. A legvékonyabb hajszálcsövek (*tracheolae*) tracheavégsejtekből végződnek. E sejtek nyúlványai a testi sejtekbe vagy azok közé nyúlnak. A trachearendszer tipikus formája a rovaroknál és a százlábúaknál figyelhető meg. Ez a légzés mód az evolúció során többször és több csoportnál, egymástól függetlenül jöhetett létre.

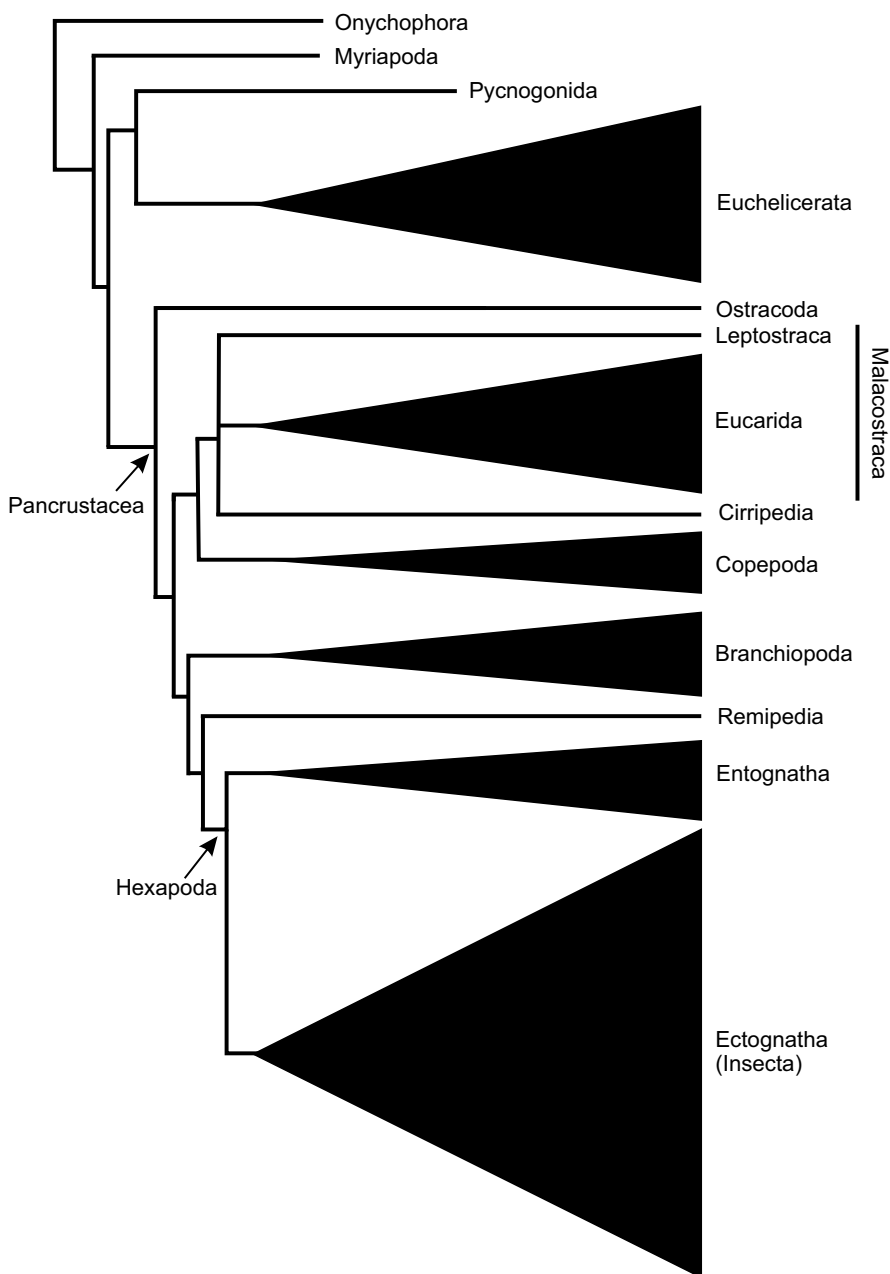
F. Koncentráló hasdúc-lánc-idegrendszer. Idegrendszerük alapvonásai szerint hasdúc-lánc-idegrendszer. Elsődlegesen a szelvényezettség jól felismerhető, az idegdúcok (ganglionok) különállóak. Számos leszármaztatott csoportban bizonyos testtájak dúcjai koncentrálnak és összeolvadnak egymással. Az ízeltlábúak fejének egységes felépítésének megfelelően 3 + 3 (illetve 2) dúc-pár összeolvadásából garatfőlötti agydúc és garatalatti dúc-tömeg jön létre (47–48. ábra), ezeket garatideggyűrű köti össze. A garatfőlötti dúc idegzi be a szemeket és a csápokat, a garatalatti dúc-párok az általában 3 pár végtageredetű szájszervet (*mandibula*, *maxilla* I–II). A hasi dúcok gyakran összeolvadnak, egységes idegtömeget képeznek és a járólábak tövének környékére helyeződnek át.

G. Pontszemek és összetett szemek. Az ízeltlábúak látószerve sajátos felépítésű, kitinlencsés szem. Ha önmagában áll, pontszemnek (*ocellus*) nevezik. A pók-szabásúaknak többnyire csak pontszemei vannak. A legtöbb csoportban egyszerű



48. ábra. Az ízeltlábúak központi idegrendszerének homológiái. Az agydúc három dúc-párból áll (PC, DC, TC: proto-, deutero- és tritocerebrum), részei: összetett szemek, a medulla terminalis (L: lamina, M: medulla) a protocerebrális híd, a „gombatestek” (csak a Hexapoda-nál, PC), a szaglőleány (DC) és a medulla terminalishoz csatlakozó chiasma (PC-DC) (Fanenbruck *et al.* 2004)

szemekből felépülő összetett szemek vannak. Összetett szemei vannak az ikerszelvényeseknek, a százlábúaknak, a rákoknak és a rovaroknak. Sok csoport fajainak pontszemei és összetett szemei egyaránt vannak.



49. ábra. A Panarthropoda filogenetikai ágai. A Pancrustacea két nagyobb monofiletikus egységre tagolódik. A Hexapoda (Entognatha + Ectognatha) a Remipedia testvércsoportja (von Reumont *et al.* 2012, egyszerűsítve)

A felsorolt jellegzetességek *együttesen* teszik az ízeltlábúakat jellegzetes, másokkal össze nem tevésezhető csoporttá. Mind az anatómiai (*idegrendszer* alapfelépítése) és az embriológiai (*egyedfejlődés* alapvonásai), mind pedig a molekuláris bizonyítékok egyértelműen alátámasztják a Panarthropoda törzsek, illetve az Arthropoda törzs monofiletikus eredetét. A törzsön belüli filogenetikai irányok és kapcsolatok is jelentősen tisztázódtak az utóbbi évtizedben. A Trilobita és a Chelicerata közelebbi rokonságát a fosszilis leletek mellett elsősorban az ősi jellegeket megőrző trópusi-meleg tengeri, diszjunkt elterjedésű Merostomata (Tőrfarkúszabásúak) osztály trilobitoid lárvaalakja („*protaspis*”) igazolja.

Anatómiai (fej, idegrendszer) és molekuláris bizonyítékok egyaránt amellett szólnak, hogy a Myriapoda altörzs szintén korán önállósult, és más csoportoktól függetlenül vált szárazföldi életmódúvá. Ezzel a korábbi „Uniramia” elmélet is megdőlt, amely az „egyágú” járó végtagok kialakulását a „Myriapoda + Insecta” közös leszármaztatott jellegének (szünapomorfiájának) vélte. Szintén új, molekuláris és ideganatómiai bizonyítékokkal igazolódott a felsőrendű rákok (Malacostraca), ezen belül a Remipedia és a tág értelemben vett rovarok („hatlábúak” – Hexapoda) filogenetikai testvércsoport jellege (49. ábra).

Ez a fontos felismerés egyben azt eredményezi, hogy az ízeltlábúakon belül önálló altörzsnek kell tekintenünk az egységes fej- és szájszerv-felépítésű Mandibulata („Pancrustacea”) csoportot, illetve azt, hogy a rákok (Crustacea) nem tekinthetők holofiletikus csoportnak, mivel a Hexapoda nélkül parafiletikusak (49. ábra).

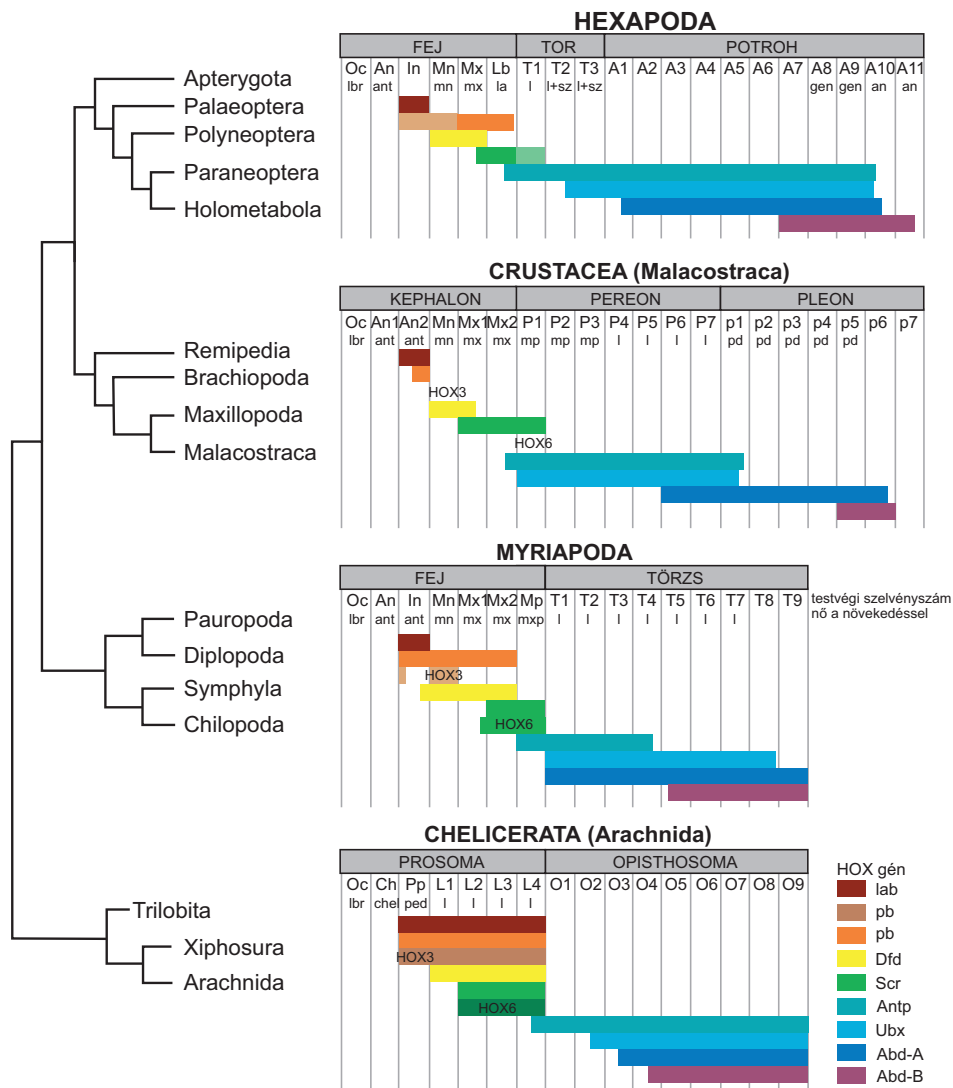
Az ízeltlábúak fenti filogenetikai tagolódását az egyedfejlődés oldaláról igazolták azok a vizsgálatok, amelyek megmutatták, hogyan alakítják ki a *HOX* genetikai blokk egyes elemei az ízeltlábúak szelvényességének testtájak szerinti differenciálódását az eltérő filogenetikai ágakon. Az ősi csápágósok három testtájra tagolódtak: prosoma, mesosoma és metasoma. A prosoma-hoz csatlakoznak a szájszervek és a lábak. Az Arachnida-k teste viszont csak két részre tagolt: prosoma és opisthosoma; utóbbi elsődleges szelvényessége megváltozott.

A Myriapoda-k fejszerveződése a rovarokénál egyszerűbb, ezt változó számú +/- homonom törzsszelvény követi. Az ősi Crustacea-k teste fejre és törzsszelvényekre tagolt, ez erősen módosul a Malacostraca csoportokban. Utóbbiak teste három testtájra tagolódik: kephalon, pereon és pleon. A törzsszelvények a különböző rendekben (Amphipoda, Isopoda, Decapoda) eltérően alakulnak. A Hexapoda test szintén három testtájra (kephalon, thorax, abdomen) tagolt, a *HOX* genetikai blokk egyes tagjainak hatása az egyedfejlődés során ezek szerint differenciált (50. ábra).

Az ízeltlábúak nagy filogenetikai csoportjai

Az ízeltlábúak már a Kambrium időszaki radiáció kezdetén nagy formagazdagságot mutatnak. A Brit columbiai középső kambriumi Burgess-paláknál némileg korábbi, ~550 millió éves Chengjiang leletanyagban (Kína, Jünnan tartomány) a még ekkor sekélytengeri életmódú őslégcsovesek maradványai mellett a Trilobiták, az ősi csápágósok és a fejpajzsos ősrákok is jelen vannak. Ezért az ízeltlábúak filogenetikai főirányainak széttagolódása ennél korábban, az Ediacara időszak folyamán következhetett be.

A **háromkaréjúak** (Trilobita) a földtörténeti Ó-Idő (Paleozoikum) tengereinek legismertebb ízeltlábúi, annak köszönhetően, hogy a Perm és a Triász közti tömegkipusztulásig tartó mintegy 270 millió éves fejlődéstörténetük során rendkívül nagy változatosságot értek el. Gazdag fosszilis leletanyaguk annak köszönhető, hogy partközeli sekély tengerek benthikus lakói voltak, így a finom szemcsés üle-

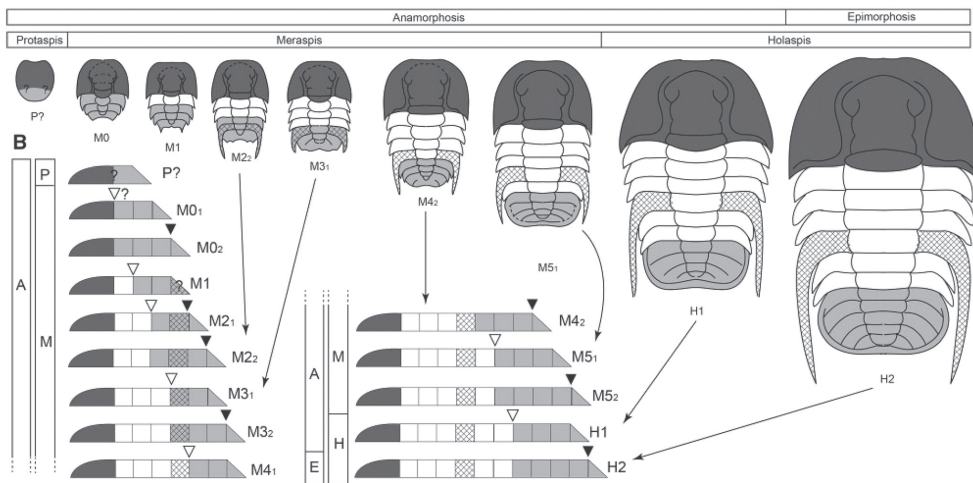


50. ábra. A filogenetikailag alapi helyzetű Chelicerata-k testtájai: prosoma, mesosoma és metasoma. A prosomához csatlakoznak a szájszervek és a lábak, a mesosomához a légzőfüggelékek. Az Arachnidáknál a meso- és metasoma összeolvad, így két testtájuk van. A Myriapoda-k fejéhez változó számú homonóm törzsszelvény csatlakozik. A Crustacea ősi csoportjainak testtájakra tagolódása hasonló, a Malacostraca-k teste viszont három részre tagolódik, mely homológ a Hexapoda test tagolódásával (Hughes & Kaufman 2002 után, egyszerűsítve). A végtagfüggelékek rövidítései: lbr = labrum, ant = antenna (csáp), ch = chelicera (csáprágó), pp = pedipalpus, mn = mandibula (rágó), mx = maxilla (állkapocs), la = labium (alsó ajak), mp = maxilliped (állkapcsi láb), l = lábak, sz = szárnyak, pd = potrohlábak, gen = genitális függelék, an = potrohvégtagok

dékekben vázelemeik viszonylag jól megőrződhettek. Talán még fontosabb, hogy szklerotizált külső vázuk kalcium-karbonáttal, illetve kisebb részben kalcium-magnézium-karbonáttal impregnált volt, így a zömmel jó megtartású és számos fosszilis egyedük alapján szervezettani szempontból jól ismertek. Egyedszámuk és sokféleségük (mintegy 22 000 leírt faj!) szinte az egész Paleozoikum alatt jelentős volt.

Többségük közepes méretű, 3–10 cm hosszú volt. A legkisebb fajok 0,5 cm-es, a legnagyobbak ~70 cm-es testnagyságot értek el. Testükön a dorzális páncélzat jellegzetességei alapján három testtípust különböztetünk meg. Az öt szelvényből létrejött fejet (*kephalon*) és a farok (*pygidium*) szelvényeit egységes tergít fedte, a tor (*thorax*) viszont önállóan mozgatható szelvényekből állt. Fejükön egy pár sokízű csápjuk, három pár végtageredetű posztorális szájszervük és kétoldali összetett szemük volt. A fej utolsó négy szelvényétől a farok utolsó előtti szelvényéig minden szelvényhez egy-egy pár kétágú járóláb (*schizopodium*) csatlakozott. Alsó águk mozgásszervként szolgált, a felső ághoz kapcsolódó függelékek kopoltyúként, illetve szűrőszervként működtek. Egyedfejlődésük ún. fejlárvával indult, a fej szelvényyszáma változatlan maradt, míg a törzsszelvények, szelvénytípusú módon, számos vedléssel érték el a kifejlett egyedekre jellemző szelvénysszámot (51. ábra).

A fajok többsége az aljaton élt, de ismertek jól ásó és úszó fajok is. Főként ragadozók lehettek. Leleteik az alsó-Kambriumtól a Perm végéig ismertek, fajukat a Kambrium vezérkövületeiként tartják számon. A korai kambriumi nemzetségeknél a pygidium szelvényezettsége még többnyire megfigyelhető, addig a későbbi formáknál, pl. a csehországi (Lodenice) Szilur időszakai gazdag fosszília-anyagban már a fej és a pygidium pajzsa közel azonos méretű, amely feltehetőleg az ászkarákszerű összegömbölyödéssel megvalósuló védekezést segíthette az ekkor már nagyobb formagazdagságú tengeri gerinces ragadozókkal szemben. Az Ordovíciumban kezdődött nagyobb radiációjuk után a Karbonban és a korai Perm-ben érték el virágkorukat, ezt jelzik az Európától Pakisztánig (Salt Range mészkőüledékek) többféle



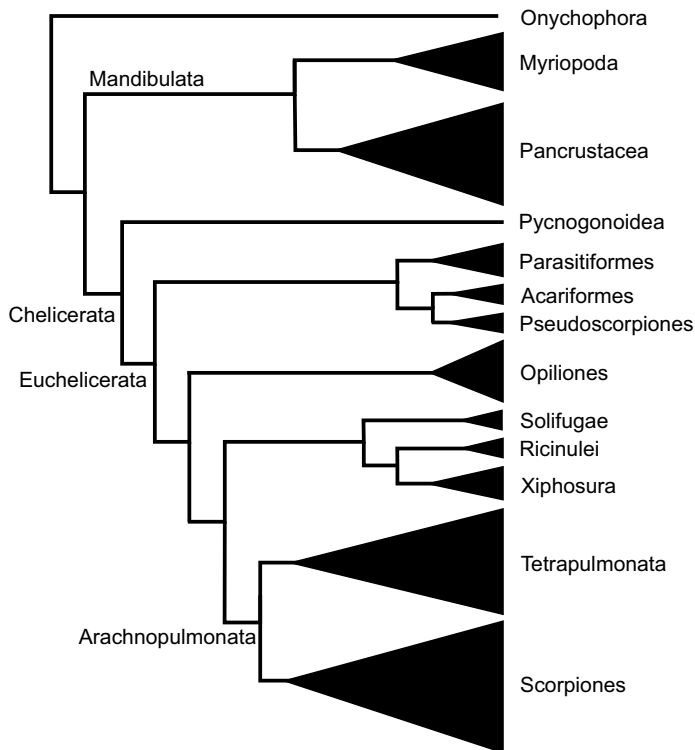
51. ábra. A *Shumardia solopiensis* (Trilobita) egyedfejlődése, két fő egyedfejlődési szakasszal (a: anamorfózis, e: epimorfózis) és három morfortípussal (protaspis, meraspis, holaspis). A fejszelvény-szám állandó (sötét szürke), viszont a thoracalis (világos) és pygidialis (szürke) szelvények száma az anamorfózis szakaszban növekszik, az epimorfózis szakaszban állandósul (Hughes 2003 és Hopkins 2017 után)

feltárt, a domináns Brachiopoda-k nevét viselő *Productus*-os rétegek leletei. Majd a Perm folyamán megritkulva, a végső kipusztulásukig több kihalási hullámot is túléltek, így változásaik kutatása nemcsak filogenetikai következtetésekre ad módot, de elősegíti az Ó-Idő tengeri ökoszisztémái változásainak megértését is.

Chelicerata – Csáprágósok

A csáprágósok alkotják az ízeltlábúak második legnagyobb fajszerű, rendkívül változatos nagy csoportját. A morfológiai alapú rendszerek a jelenleg élő fajokat három nagy csoportra tagolták: **Pycnogonida** (csupalábállatok), **Xyphosura** (tőrfarkúak) és **Arachnida** (szélesebb értelemben vett pókszerűek). Ez a felfogás a szárazföldivá válás egyetlen kulcseményét feltételezte, az Arachnida ágazat közös őseinek a szárazföldi életterben történt radiációját. A morfológiai és embriológiai vizsgálatok eredményei igazolták mind a **Pycnogonida**, mind az **Euchelicerata** (**Xyphosura** + **Arachnida**) monofiletikus jellegét (52. ábra).

A **csáprágósok** altörzse a test szerveződése alapján a recens ízeltlábúak önálló fejlődési ágát képviseli. Valószínű testvércsoportjuk a szintén rágó nélküli (**Amandibulata**), kihalt **Trilobita** (háromkaréjúak, korábbi, helytelen néven „háromkaréjú ősrákok”), ezt valószínűsíti a számos ősi jelleget viselő, élő fosszília-szerű csáprágósok (Merostomata) fajainak „trilobitoid” *protaspis* lárvalakja. Bár a ma élő



52. ábra. Az ízeltlábúak filogenetikai áttekintése, részletezve a Chelicerata filogenetikai fája (Balasteros & Sharma 2019 után, egyszerűsítve)

Chelicerata fajok túlnyomórészt szárazföldi állatok, a fosszilis leletek azt bizonyítják, hogy legősibb alakjaik tipikusan sekélytengeri, úszó és/vagy fenéklakó szervezetek voltak. A Kambriumban jelentek meg, a késő-középső kambriumi Burgess-palákból származó legrégebbi fossziliák (+*Sidneyia*) mintegy 508 millió évesek. A hatalmas méreteikről (≈2,5 m, voltak 20 cm-es fajaik is) ismert tengeri skorpiók (+Eurypterida) valószínűleg a rákszabásúak (Merostomata) ősi formái, de sorolták már őket a pókszabásúak (Arachnida) közé is. Legősibb képviselőjük, a +*Pentecopterus decorahensis* ≈467 millió évvel ezelőtt, a középső Ordovíciumban élt. Csupán néhány ászkapók fosszília ismert, a legrégebbi ≈450 millió éves (Ordovícium). A legrégebbi törfarkú lelet (+*Lunataspis aurora*) szintén a késői Ordovíciumból származik (445 millió év). A legősibb ismert szárazföldi Arachnida a késő Szilur időszakban élt +*Palaeotarbus jerami* (Trigonotarbida), ez a sapkaspókokhoz hasonló. A Devon időszakban (≈386 M év) már selyemfonalat termelő pókszabásúak is éltek (pl. +*Attercopus fimbriunguis*). Világszerte mintegy 114 ezer fajuk ismert, ennek több mint 85%-át a különböző atkák és pókok teszik ki.

A csápágósok filogenezisének vizsgálatát bonyolulttá teszi, hogy olyan ősi eredetű csoport, amely már a kambriumi radiáció idején a benthikus és úszó életmódú alakok nagy változatosságát mutatta, ezt követően pedig a kihalt csoportok gyors diverzifikációját hozta létre (pl. Trigonotarbida, Phalangotarbida, Eurypterida, Synziphosurina stb.). Emellett vannak olyan ősi csoportok is, amelyek a kihalás szélére kerültek, mégis szinte „élő fossziliaként” napjainkig fennmaradtak. A törfarkúak ősi képviselőit az Ordovíciumtól ismerjük, ezután szinte „eltűntek”, majd a Krétában jelent meg az a négy fajuk, amelyek szinte változatlan formában megérték a Jelenkort. További nehézségeket okoz az is, hogy nagy eltérések vannak a különböző csoportjaik genomméretében. Az összes ismert ízeltlábú-genom közül a *Tetranychus urticae* atka genomja a legkisebb (~18 200 gén). Ezzel szemben a *Mesobuthus martensii* skorpió genomja mintegy 32 000 gént tartalmaz. Ez fölülmúlja nemcsak a jól ismert *Drosophila melanogaster* és az újabban szekvenált *Schistocerca gregaria* vándorsáska genomméretét (15 771, illetve 18 815 fehérjét kódoló gén), de a *Homo sapiens* mintegy 25 000 génjét is. Ez azt jelenti, hogy míg az atkákra jellemző a génvesztés, addig a skorpióknál a duplikáció és funkcióváltás új paralóg gének sokaságát eredményezte. Mivel a különböző géncsaládokban jelentősen eltérő változási sebességeket találtak, ezeknél a létrehozott génfák is jelentős eltéréseket mutattak.

Az újabb genomikai (transzkriptomikai) módszerek igazolták a **Mandibulata** vs. **Chelicerata** alapi szétválását, és támogatták azt a korábbi feltételezést is, hogy a **Pycnogonoida** az összes többi Chelicerata testvércsoportja. A korábban Arachnida testvércsoportnak vélt **Xyphosura**-ról viszont kitűnt, hogy az Arachnida-ba beágyazott, tehát nélküle az Arachnida parafiletikus (52. ábra). A Xyphosura leközelebbi rokon csoportjainak a sapkaspókok (Ricinulei) és a hengerpókok (Solifugae) bizonyultak. Bazális elválású filogenetikai ágat alkotnak az atkák (Acariformes), a kullancsok (Parasitiformes) és az álskorpiók (Pseudoscorpiones). Szintén önálló elágazást képeznek a kaszaspókok (Opiliones). A legnagyobb változatosságú a **Tetrapulmonata** filogenetikai ágazat: **Araneae + Pedipalpi**, ezeknek az ikerágazata a skorpióké (Scorpiones).

A csápágósok közös, nagyrészt leszármaztatott jellegei közül az alábbiakat emeljük ki. Csápjaik (*antennae*) és rágóik (*mandibula*) nincsenek („Amandibulata”).

Testük legtöbbször két testtájról tagolódik. Az előtest (*prosoma*) a csúcsszelvényből (*akron*) és általában további 6 végtagokat viselő szelvényből áll. Az utótestet (*opisthosoma*) változó számú, de legfeljebb 13 törzsszelvény, valamint a végszelvény (*telson*) alkotja, amely olykor tör-, tövis- vagy ostorszerű függelékben végződhet. Az előtestet legtöbbször egységes hátpajzs (*peltidium*) fedi. Az utótest két jól felismerhető részre, a közép- és utótestre (*meso-* és *metasoma*) tagolódhat. Az előtest első pár végtagja a csáprágó (*chelicera*), elsődlegesen 3 ízű, és a 2. és 3. íz együtt ollót képez. A további végtagok lehetnek azonos jellegűek, de legtöbbjüknek a 2. pár, mint tapogatóláb (*pedipalpus*) eltérő felépítésű és változatos funkciókat végezhet. A további négy pár végtag elsődlegesen járóláb. Közülük az első tapogatószervként is szolgálhat. Az előtest izomzatának egy része a mezoderális eredetű belső vázhoz (endosternum) tapad. Az utótesten általában nincsenek végtagok, kivételt képeznek a törzfarkúak haskopolyúkat viselő levéllábai, valamint néhány végtagszármazéknak tekintett további szerv, így pl. a skorpiók fésűszerve, illetve a pókok fonószemölcssei. A csáprágósok eredetileg páros ivarnyílásai mindig a 2. utótesti szelvény hasoldalán, azaz a 8. törzsszelvényen nyílnak. Kiválasztószerveik az előtestben elhelyezkedő csípőmirigyek (*coxalis mirigy*). Számuk eredetileg négy pár, és a járólábak csípőinél torkollanak a testfelszínre. Légzőszerveik kopolyú, tracheatüdők és tracheák lehetnek. A hemolimfa a törzfarkúaknál a nagy felületű lemezek között áramló vízzel, a szárazföldi taxonoknál a levegővel áll kapcsolatban, és így valósítja meg a légzési gázok cseréjét. Idegrendszerük erősen központosult. A hasdúcclánc ganglionjai a garatalatti dúchoz eltérő mértékben forrtak hozzá.

A **pókszabásúak** elsődlegesen szárazföldi állatok, az atkák és a pókok között tipikusan vízi szervezetek is vannak. Elsődleges légzőszerveik a tracheatüdők. Testtagolódásuk változatos, így arra az **alosztályok** tárgyalásánál térünk ki. Közös jellemzőjük, hogy szájníylásuk általában szűk, és többnyire csak folyékony táplálék felvételére képesek. Döntően külső emésztésűek. A táplálék aprítása és enzimatis emésztése a száj előtti térben történik. Ennek kialakításában az első két pár végtagszármazék (*chelicera*, *pedipalpus*) és az előtest első szelvényei vesznek részt. Csak egyszerű szemeik vannak, ezek száma legfeljebb 5 pár. Csáprágójuk 2 vagy 3, a tapogatólábuk általában 6 ízű. Járólábaik a többi ízeltlábúhoz képest egy térdízzel bővülnek, így azok hétízüek (*coxa*, *trochanter*, *femur*, *patella*, *tibia*, *metatarsus*, *tarsus*). Járólábaik és néha a tapogatólábuk is karmokban végződnek. Fejlett végtagok csak az előtestükhöz kapcsolódnak. Az utótest végtagszármazékainak tekintik a tracheatüdőket, a skorpiók fésűszervét, valamint a pókok elsődlegesen 4 pár szövőszemölcsét. Kiválasztószervük egy-két pár csípőmirigy és Malpighi-edények. Az utótestben vannak az ivarszervek, ivarníylásuk az utótest 2. szelvényén van. Szövő-, méreg- és bűzmirigyek lehetnek. Méreganyagaik kis hányada az emberre is veszélyes lehet. A skorpiók és a pókok körében vannak életveszélyt jelentő szúrású, illetve marású fajok is.

Az **atkák** (*Acari*) alkotják a pókszabásúak alaktani és életmódbeli szempontból legváltozatosabb, egyúttal legfajgazdagabb csoportját. A legtöbb vízi és szárazföldi életközösség anyagforgalmának és energiaháztartásának alapvető komponensei, emellett fontos kórokozók és betegségterjesztők is vannak közöttük. Szinte minden szárazföldi és vízi életközösségben jelen vannak, rendszerint óriási egyedszámban és kicsiny egyedi testtömegük ellenére jelentős biomasszát alkotva. Fajaik többsége csupán tízed mm-es nagyságrendű, a legkisebbek egyes gubacsatkák (0,08 mm),

míg a legnagyobbak a bársonyatkáék (Trombidiidae, 4–5 mm) közé tartoznak. Erősen központosult és leegyszerűsödött testtagolódásuk a többi pókszabásúétól jelentősen eltér, ezért testtájaikat önálló fogalmakkal jelölik. A kifejlett atkák testében (*idiosoma*) helyezkednek el a főbb életfunkciókat, pl. az emésztést, kiválasztást, légzést és szaporodást biztosító szervek. Az atkák többségénél a 2. és 3. lábpár között húzódó barázda a testet jól láthatóan két testtájra, a *proterosoma*-ra és a *hysterosoma*-ra tagolja. A *proterosoma*-n 1–3 pár szem lehet, gyakran redukáltak. A *proterosoma* elején, a *gnathosoma*-n a táplálkozást és az érzékelést szolgáló szervek helyezkednek el; ehhez csatlakozik a csáprágó (*chelicera*) és a tapogatóláb (*pedipalpus*). A csáprágók 1–3 ízűek, ollósak, karmosak vagy szigonyyszerűek, az állat táplálkozásmódjától függően. Az előreirányuló, általában csőyszerű *gnathosoma* alsó és oldalsó részét a tapogatólábak összeforrt alapízei és függelékeik alkotják (*hypostoma*), az előreirányuló csáprágókat a homlok kettőzete mint felsőajak (*epistoma*) fedi. Az első két pár járóláb csípői (*coxae*) a prosoma hasi oldalához hozzáforrtak, egyeseknél a lábak redukáltak. A *hysterosoma* a 3. és 4. lábpárat viselő *metapodosoma*-ra és az *opisthosoma*-ra tagolódik, utóbbi a többi pókszabású utótestével homológ. Általában tracheákkal lélegzenek, de a légcsőrendszer az állatok mikroszkopikus mérete miatt teljesen redukálódhat. Amennyiben vannak légzőnyílásaik (1–4 pár légzőnyílásuk lehet), ezek a *gnathosoma*-n nyílnak. Váltakvartűk, az ivari kétalakúság gyakran erős. Szaporodásmódjuk változatos, a hímek többnyire a párzószerükkel (*aedeagus*) adják át a spermiumokat, de az átvitel történhet a tapogatólábbal is, illetve egyes csoportokban a hím által lerakott spermatofort a nőstény veszi fel. Több csoportjuknál (Mesostigmata, Prostigmata, Oribatida) ismert a szűznemzéssel történő szaporodás. Az atkák átalakulással fejlődnek. A tojásból kikelő lárvának három pár lába van, és az ivarérettséget 1–3 nimfastádiumon keresztül éri el, de ismeretes lárvaszülés is.

Filogenetikailag két nagyobb ágazatra tagolódnak: Trombidiformes és a Sarcoptiformes. A korábban rendként tárgyalt csoportok közül a Prostigmata az újabb filogenomikai vizsgálatok alapján parafiletikusnak bizonyult, az Astigmata pedig az Oribatida-ba beágyazott.

A **parazitaatkák (Parasitiformes)** az újabb filogenetikai vizsgálatok alapján önálló, az atkáktól eltérő ágazatot képviselnek. Testük tagolódása még inkább leegyszerűsödött. A 2–3. lábpárjuk között nincs barázda, így csak a *gnathosoma* különül el a test többi részétől. A járólábak csípői szabadon mozgathatók, 1–4 pár légzőnyílásuk a *hysterosomán* nyílik. Erősen szklerotizált testűek, speciális érzékelő szőreik (*trichobothrium*) nincsenek. Többségüknek egy lárv- és egy nimfastádiumuk van (bár egyes óvantagoknál nyolc nimfastádium is lehet). Általában nagyobb méretűek (1–30 mm), ektoparaziták vagy ragadozók. A vérszívó kullancsoknál (*Ixodidae*) a *gnathosoma* (*capitulum*) elkülönült, a *hypostoma* fogazott szűrőszervvé alakult. Jellegzetes kémiai érzékszervük, a Haller-féle szerv az első pár láb lábfejében (*tarsus*) található.

A kullancsok több mint 40 betegség kórokozóinak (pl. vírusok, rickettsiák, baktériumok) átvivői (vektorai). A kórokozót elsősorban a nimfa és az ivarérett egyed közvetítheti, de esetenként a lárv is fertőző lehet (transovarialis fertőzés). Az agyvelőgyulladás vírusát a hazai közönséges kullancs (*Ixodes ricinus*) népesség 0,05–0,1%-a hordozza, de ebben nagy területi eltérések vannak.

Az álskorpiók (*Pseudoscorpiones*) és a skorpiók látszólagos hasonlóságát a nagyméretű ollós tapogatólábak okozzák. Csáprágójukban szövőmirigy, tapogató-

lábuk ollójában méregmirigy van. Légcsőrendszerük két pár nyílása a 3. és 4. utótestszelvény oldalán látható. Egy pár csípőmirigyük a 3. lábpár csípőjén nyílik. Néhány mm-esek, kevés faj éri el az 1 cm-t. Kisméretű ízeltlábúakat, pl. ugróvillásokat, fatetveket és atkákat fogyasztanak. Szétterjedésükre jellemző a forézis, repülő rovarokra kapaszkodva szállítatják magukat. Élőhelyeik változatosak, avarban, mohában, fakéreg alatt, emlős- és madárfészkekben, sőt lakásokban is jelen vannak. A hideg égöv kivételével az egész Földön elterjedtek. Többségük a levegő magas páratartalmát igényli. Vannak közöttük barlangi fajok is, ezeknek a szemei csökevényesek, a végtagjaik pedig szélsőségesen megnyúltak.

A **kaszáspókok** (Opiliones) az arktikus és antarktikus tájakat leszámítva minden földrészen élnek. Ősi csoport, mintegy 320 millió éve jelentek meg a Földön, és testfelépítésük azóta alig változott. Utótestük (*opisthosoma*) az egységes hátpajzsú előtesttel (*prosoma*) teljes szélességében összeforrt. Az előtesten található a két egyszerű középszemet viselő szemdomb. Néhány talajlakó vagy barlangi fajnál a szem csökevényes, vagy el is tűnhet. Belső emésztésűek, a táplálékot három ízből álló, ollós csáprágóikkal aprítják fel. A 2. pár végtag tapogatóláb (*pedipalpus*) vagy fogószerv. Négy pár, karomban végződő járólábuk van, a lábfej (*tarsus*) feltagolódhat, akár 70-nél is több ízből állhat. Testüket légcső- (trachea-) rendszer futja be, tracheatüdejük nincs. Egy pár légzőnyílásuk (stigma) van, ezek az utótest 2. szelvényén nyílnak. A hímeknek a testbe rejtett kiölthető párzószerük van. A nőstények a tojásaikat kiölthető tojócsövük segítségével a talaj repedéseibe helyezik. Megtermékenyítésük belső. Több fajra jellemző az ivari dimorfizmus.

A **tőrfarkúak** (Merostomata) a legnagyobb méretű recens csáprágósok, legnagyobb fajaik testhossza meghaladhatja az 50 cm-t; a nőstények mindig nagyobb méretűek, mint a hímek. Előtestük (*prosoma*) hátoldalát egységes, patkó alakú hátpajzs (*peltidium*) fedi. Egy-egy pár összetett szemük (*oculi*) és pontszemük (*ocellus*) az előtest hátoldalának szélein, illetve közepén helyezkedik el. Az előtesthez egy pár kicsi, ollós csáprágó és öt pár járóláb csatlakozik, közülük az első négy pár szintén ollós. Az utolsó pár járóláb legyezőszerű függelék (flabellum) visel, ennek a kopolyúak tisztogatása a feladata. A csípők enditjei (*gnathobasis*) töviszerű képletekké módosultak, a táplálék aprításában és a szájhoz való továbbításában vesznek részt. Szájnyílásuk az előtest ventrális oldalának középtáján van, a lábak közé hátrahúzódt, ezt fejezi ki a nevük is (*meros* – gör.: comb, *stoma* – gör.: száj). Az előtest belsőjében vannak az ivarszerveik is, azonban az ivarnyílás az utótest 2. szelvényének ventrális oldalán helyezkedik el. Az utótest (*opisthosoma*) hátoldalát szintén egységes páncél borítja, oldalszegélyén mozgatható tüskékkel. Két szakaszra, meso- és metasomára tagolódik. A mesosoma első szelvényének végtagpárja a szájnyílást ajakként veszi körül, a további szelvényeken hat pár levélszerű végtag található, közülük az elülső pár az ivarnyílást takarja (*operculum*), a továbbiak pedig kopolyúlemezeket viselnek. Az utótest metasoma része három keskenyebb szelvényből áll, és hosszú, mozgatható faroktüvisben végződik.

Idegrendszerük központosult, az előtest ganglionjai és az utótest első két szelvényének dúcpárjai egységes agydúcot alkotnak, a többi utótesti szelvényben különálló dúcpárok vannak. Kiválasztószervük négy pár nefridiális eredetű csípőmirigy, amelyek közös csatornán keresztül nyílnak a külvilágba, az 5. végtagpár csípőízülete közelében. Váltivarúak, megtermékenyítésük külső. Szaporodáskor a tőrfarkúak tömegesen jelennek meg az árapályzónában. A nőstények feromonokkal vonzzák

a hímeket, amelyek a nőstények hátára kapaszkodnak, miközben azok a tojásoknak fészket ásnak a parti homokba. A hímek a lerakott petéket termékenyítik meg. A tojásokból ún. trilobitoid lárvák kelnek ki, ezek rendkívül hasonlítanak a kihalt Trilobita-ra. A lárvák vedléseik során új szelvényekkel gyarapodnak (anamorfózis), és néhány év alatt többször is vedlenek. Ivaréretté több, esetenként csak mintegy tíz év múlva válnak. Ragadozók (gyűrűsférgek, puhatestűek, ízeltlábúak) és detrituszfogyasztók.

Jelenleg mindössze négy fajuk él, ezek a törzfarkú-alakúak rendjébe (Xiphosura) tartoznak, egyikük a karibi térség part menti vizeiben (*Limulus polyphemus*), a többi faj viszont ázsiai tengerekben és brakkvizekben él, a part menti vizek aljzatán mintegy 100 m mélységig. A helyi lakosok fogyasztják is ezeket, azonban a mangrovemocsarakban élő fajuk (*Carcinoscorpius rotundicauda*) tetrodotoxint tartalmaz. Népeségeik csökkenők, részben élőhelyeik (mangrove) pusztulása, részben orvosi célú felhasználásuk (endotoxin mérési teszt) következtében.

A **sapkáspók**ok (Ricinulei) kicsiny méretűek (5–10 mm), kutikulájuk vékony. Nevük arra utal, hogy előtestük mozgékony elülső része (*cucullus* – lat.: csuklya) sapkaszerűen borítja a csáprágókat és a szájnylást. Szemeik hiányoznak. Csáprágójuk kicsi, ollós. Rövid tapogatólábaik (*pedipalpi*) szintén apró ollókban végződnek. Ennek csípői (*coxae*) oldalról és alulról körülveszik a csáprágókat, részt véve így a száj előtti tér kialakításában. Ezeknek egyrészt a táplálék kezelésében van szerepük, másrészt többféle érzékszőreiknek (*sensilla*) köszönhetően érzékelésre is szolgálnak, bár tapogatóra az 1. pár járólábukat használják. A hímek 3. járólábpárja páرزószervként (*gonopodium*) funkcionál. Utótestük szelvényezettsége elmosódott, kilenc szelvénye közül az utolsó három alkotja a metasomát. Ezek a szelvények teleszkópszerűen egymásba tolhatók, és nyugalmi helyzetben csak az első látható közülük. Az elő- és utótest látszólag szélesen ízesül, egy nyélen (*pedicellum*) keresztül kapcsolódik. A nyélen elhelyezkedő ivarnylások csak párzáskor és tojásrakáskor nyílnak meg.

Párzásuk módjai kevésbé ismertek. A hím párzólábai (*gonopodia*) segítségével juttatja a spermatofort a nőstény ivarnylásába. A tojásokat a nőstény a cucullusa alatt őrzi. Fejlődésük közvetett, hatlábú (*hexapod*) lárvá-, illetve további három nimfastádiumuk van. Avarlakó, lassú mozgású ragadozók, apróbb ízeltlábúakat fogyasztanak. Trópusi csoport, szinte kizárólag csak Nyugat-Afrika és Dél-Amerika esőerdeiből, barlangjaiból ismertek. Néhány fajuk Közép- és Észak-Amerika melegebb részein is él. Fajszegény csoport, alig több mint 60 fajuk ismert. Fejlődésük (*hexapod* lárvá), valamint a száj előtti tér kialakulásának hasonlósága miatt korábban a (parafiletikus) atkákkal hozták őket kapcsolatba. Az újabb filogenetikai vizsgálatok alapján viszont a törzfarkúak testvércsoportját alkotják.

A **rovarpók**ok (Solifugae) elnevezése onnan ered, hogy testfelépítésük látszólag a rovarokéhoz hasonlóan hármasságú tagolódású, mivel az előtestük hátlemeze (*peltidium*) egy egységes elülső háti részre, és egy, két-három különálló lemezzel fedett hátul-só részre tagolódik. A *peltidium*mal fedett rész elülső része fejszerű, rajta egy pár nagyobb méretű közép szem, és kétoldalt egy pár kisebb oldalszem található. Az előtestnek ehhez az elülső részéhez három pár végtag csatlakozik, az erős, ollószerű, méregmirigy nélküli csáprágó (*chelicera*), a lábszerűen megnyúlt, tapadóhólyagban végződő tapogatóláb (*pedipalpus*) és az elülső pár járóláb, amely tapogató funkciójú, és az állat jellegzetesen megemelve, csápszerűen tartja. Az előtest hátulsó, karcsúbb részéhez három pár feltűnően szőrös járóláb csatlakozik, ez is a rovarszerű

habitust erősíti. Az állatok gyorsan futnak, farkaspókokra emlékeztető mozgásúak. Utótestük jól láthatóan szelvényezett (11 szelvény), légcsőrendszerük nyílásai a 3–5. utótestszelvényen, és az előtesten a 2. lábpár mögött vannak. Kiválasztószerveik a tapogatólábak tövéénél nyíló egy pár csípőmirigy és Malpighi-edények.

Testméreteik alapján a nagyobb csáprágósak közé tartoznak. A hímek jóval kisebbek, mint a nőstények. Bár legtöbb fajuk mérete 4–6 cm-es, a legnagyobbak 10–14 cm-es testhosszúak, de a hosszú, szőrös lábaik miatt még nagyobbak tűnhetnek. A Föld meleg, száraz vidékein általánosan elterjedtek. A sivatagok és félsivatagok tipikus éjszakai ragadozói, a nappalt földbe ásott járataikban vagy kövek alatt, sziklarepedésekben töltik. Főleg ízeltlábúakkal, a nagyobb méretűek kisebb gerincesekkel is táplálkoznak.

A **szálfarkúak** (Palpigradi) néhány mm-es (0,6–2,8 mm) kevéssé szklerotizált kutikulájú, talaj- és barlanglakó állatok. Előtestüket három részből álló pajzs fedi (*pro-, meso- és metapeltidium*). Az utótest első szelvénye karcsú, emiatt a két testrész határa nyélszerűen beszűkült. Csáprágójuk háromízű, ollós. Tapogatólábuk lábszerű, és a járólábakhoz hasonlóan karomban végződik. Az első pár járólábuk a leghosszabb, lábfeje több ízű, hosszú érzékszőrökkel fedett. Mozgásszervként a tapogatólábakat és a 2–4. járólábpárokat használják. Utótestük szelvény száma 11, ebből az első 8 a szélesebb középtestet (*mesosoma*), az utolsó 3 a hátsótestet (*metasoma*) alkotja. Az utolsó szelvényhez hosszú, több ízre tagolódó farokfüggelék (*flagellum*) kapcsolódik, nevüket erről kapták. Légzőszerveik az utótest 4–6. szelvényéhez kapcsolódó hasi hólyagok. Kiválasztószervük egy pár csípőmirigy.

Az újabb filogenetikai vizsgálatok kiderítették, hogy a szálfarkúak (Palpigradi) a rovarpók (Solifugae) testvércsoportját képezik. Mintegy 80 ismert fajuk van, az Antarktisz kivételével minden földrészen megtalálhatók, Ausztráliában valószínűleg csak behurcoltan. Egyenletesen magas páratartalmú élőhelyeken, így barlangokban, talajrepedésekben, lágy talajba beült kövek alatt élnek. Ízeltlábúak tojásaival vagy kékbaktériumokkal táplálkoznak, mint pl. az Aggteleki-karszt barlangjainak benszülött alfaja a magyar szálfarkú (*Eukoenenia spelaea vagvoelgyii*).

A **skorpiók** (Scorpiones) a fosszilis bizonyítékok alapján a legősibb szárazföldi ízeltlábúak, egyben a legősibb ma élő pókszabásúak is. Testfelépítésük a Szilur óta csaknem változatlan. Ebből az időszakból több vízi életmódú taxonjuk is ismert. A Karbontól már valamennyien szárazföldiek. A harmadidőszaki (30–60 millió éves) leleteik között valamennyi ma élő családjuk és nemzetségük jelen van. Egységes pajzzsal fedett előtestükhöz 3 ízű, kisméretű csáprágó, nagyméretű ollós tapogatóláb és 4 pár, karomban végződő járóláb csatlakozik. A zsákmányállatok megragadását a tapogatólábak, felapritásukat a mozgékony csáprágók végzik. Az előtest felszínén két középszemet és családonként változó számú oldalszemet viselnek. Utótestük két részre tagolt, az első 7 szelvény a *mesosoma*-t (*praeabdomen*) alkotja. A 8–13. szelvények karcsú kitingyűrűk, ezek alkotják a *metasomát* (*postabdomen*), ennek az utolsó szelvénye duzzadt és méregtövisben végződik. Benne izomzattal körülvett, páros méregmirigy található, kivezető nyílásai a méregtövis hegyének két oldalán láthatók. A *metasoma* mozgékonyasága biztosítja azt, hogy az állat méregtövisét a tapogatólábakkal megragadott zsákmányállatba vagy védekezésésként a támadó testébe szúrja. A skorpiókra jellemző páros érzékszervek, az ún. fésűk (*pecten*) a 3. utótesti szelvény hasoldalán helyezkednek el. Felszínükön számos mechano- és kemoreceptor található. A szelvényesen elhelyezkedő 4 pár tracheatüdő az utótest 4–7. szelvényeiben van.

A kiválasztást 1 pár csípőmirigyük és 2 pár Malpighi-edényük végzi. Hasdúcáncuk ősi jellegét mutatja, hogy az utótestben szabad dúcpárok vannak. Megtermékenyítésük a többi szárazföldi pókszabásúhoz hasonlóan belső. Általában eleve szülők. Vannak ovovivipar fajok is, lerakott tojásaikból rövid időn belül kikelnek az utódok. Fejlett ivadékgondozás jellemzi őket. A skorpiók a Föld trópusi vidékein általánosan elterjedtek. Méretük 31–200 mm között változik. Eddig ≈ 2 ezer fajukat írták le. Jelenlétük részük tipikusan sivatagi állat, de nagy számban ismertek erdőlakó fajaik is. Bár valamennyi fajnak van méregmirigye, csak kevés jelenthet veszélyt az ember számára. Dél-Európában a **Buthidae** és a **Chactidae** családok néhány képviselője fordul elő.

A **pókok** (Araneae) teste jól elhatárolt elő- és utótestre tagolódik. Az előtest háti és hasi oldalát egységes lemezek fedik. Az utótest szelvényezettsége, kivéve a **Liphistiomorphae** pókokat, teljesen eltűnt. Csáprágójuk kétizű és csípőkaromban végződik, ennek a végén méregmirigy nyílik, amely az ősbib alakoknál a csáprágó alapízában (*endocheliceralis*), a leszármaztatottaknál részben az előtestben foglal helyet (*endocephalis*). A csáprágók alapízai egyes ősi családoknál (**Liphistiomorphae**, **Mygalomorphae**) a test tengelyében egyenesen előreirányulnak (*ortognath* típus). Esetükben a csípőkarmok egymással párhuzamosan működnek. A családok többségénél (**Araneomorphae**) az alapízek a test tengelyére merőlegesen, lefelé irányulnak, és csípőkarmaik harapófogó-szerűen működnek (*labidognath* típus). Az utóbbi típusnál nemcsak a karmok, hanem az alapízek is szétnyithatók és ezáltal lényegesen megnő a csáprágók átfogóképessége. A megnövekedett teljesítményű csáprágó kialakulása lehetővé tette a pókok testméretének jelentős csökkenését, és hozzájárulhatott ahhoz, hogy a mérsékelt és hideg éghajlati övekben a rövidebb vegetációs időszakokban rendelkezésre álló rovartáplálék is elegendő legyen számukra. A kisebb fajszerű ortognath csáprágójú családok (~2700 faj) főleg trópusi és szubtrópusi területeken fordulnak elő, míg a labidognath típusúak (~38 000 faj), valamennyi éghajlati övben élnek, és arányuk a sarkok felé haladva nő, testméretük viszont általában csökken. A hímek tapogatólába párzószerv, lábfeje a spermiumok tárolására és átvitelére módosult. A tapogatólábakat viselő szelvények haslemezei egységes alsó ajakká (*labium*) forrtak össze. A tapogatólábak alapízai rágókaréjokat képeznek. Utótestüket 12 szelvény alkotja, de ez csupán a **Liphistiomorphae** pókoknál ismerhető fel. A két testrészt összekötő nyelet (*petiolus*) az első utótesti szelvény alkotja. Az eredetileg két pár tracheatüdő légzőnyílásai a 2. és 3. szelvények hasi oldalán vannak. A 2. pár általában hiányzik vagy légcsővekbe vezet. Az ivarnyílás az elülső pár tracheatüdők között helyezkedik el. Legtöbb családnál a női ivarnyílás kitinlemezzel (*epygine*) fedett. A nőtények utótestében a petelemez alatt páros ondótartály van. Megtermékenyítés csak tojásrakáskor történik, a hímivarsejtek addig az ondótartályokban tárolódnak. A hímek tapogatólábának, valamint a nőtények ivarlemezeinek szklerotizált struktúrái fajspecifikusak. A szövőszemölcsök az utótest 4–5. szelvényének végtagszármazékai, számuk eredetileg 4 pár. Jelleük, számuk és elhelyezkedésük alrendenként és családonként változó. Az első pár szövőlappá vagy fonálszűrővé (*cribellum*) alakulhat, de részben vagy teljesen el is tűnhet. A fonálszűrős pókoknál a 4. járóláb metatarsusain 1 vagy 2 sor tüskéből álló nyüst (*calamistrum*) látható. Funkciójuk a fogóhálók „ragasztó” rétegét képező, vékony, fodros fonalak kifésülése a fonálszűrőből. A legtöbb póknak csak 3 pár kúp alakú szövőszemölcs van, közülük a a középső pár gyakran kicsi. A szövőszemölcsök

több száz apró csévéjén keresztül préseli ki az állat a szövőmirigyek váladékát. Az acélnál nagyobb szakítószilárdságú fehérjeszálakból többféle funkciójú szövedéket készítenek. A nőtények a tojászsomókat sűrű szövedékű kokonba zárják, a hímek pedig ún. spermahálót szőnek, és az ivarnyílásukból lerakott spermacsomót erről szivattyúzzák a tapogatólábukba. Ezeken kívül repítő- és biztosítófonalakat, lakószövedékeket és változatos fogóhálókat szőhetnek. Kiválasztószervük 1 pár csípőmirigy és Malpighi-edények. Idegrendszerük erősen központosult, hasdúc-láncuk az egységes garataltal dúcba olvadt be. 6 vagy 8 egyszerű szemük van, a barlangi fajoknál részlegesen vagy teljesen is redukálódhatnak. Fontos mechanikai érzékszerveik az érzékszőrök (*trichobothrium*). Kültakarójukhoz további speciális érzékszervek is kapcsolódnak. Hangadásra és hangfelfogásra is képesek. Ragadozó életmódúak, elsősorban rovarokat zsákmányolnak. A derespókok (Uloboridae) kivételével valamennyi póknak van méregmirigye. Néhány faj csípése az emberre is veszélyes lehet, ennek ellenére az irántuk általában mutatkozó félelem indokolatlan. Csupán néhány faj csípése okozhat helyi gyulladást. A szárazföldi élőhelyek mellett, számos pókfaj kötődik a vizes élőhelyekhez. Ez utóbbiak között csak kivételesen találunk példát arra, hogy aktívan képesek alámerült életet élni, mint a hazánkban is előforduló búvárpók (*Argyroneta aquatica*). A déli-féltéken elterjedt Desidae család több fajáról ismert, hogy a tengerek árapályzónájában él. A pókok alosztályának $\approx 41\,000$ leírt fajt ≈ 3700 nemzetségbe és mintegy 110 családba sorolják.

Az ászkapókok (Pycnogonoidea) bizarr megjelenésű tengeri állatok. Lábaik a rövid törzsi részükhöz viszonyítva erőteljesek és általában hosszúak („csupalábállatok”, Pantopoda). Méretük a néhány mm-től a 75 cm-ig terjed. Az állat törzsét gyakorlatilag csak az előtest alkotja, mivel az utótest kisméretű szelvényezetlen függelékké redukálódott. Az előtest két szakaszból áll. Az elülső, ormányszerű részének a végén található a szájníylás. Az első pár ollóban végződő csáprágót a kisméretű, lábszerű tapogatólábak követik. A második, járólábakat (4–6 pár) viselő előtesti szakasz jól láthatóan szelvényezett. Az állatok belső szerveinek egy része a lábakban helyezkedik el, az ivarnyílások is a járólábak tomporán nyílnak. Közvetett fejlődésűek. Lárvaik a törzfarkúakhoz hasonlóan szelvényeszerűen fejlődnek. Tengeri állatok, valamennyi világóengerben előfordulnak a sekély zónától a mélytengeri élőhelyekig. Általában más állatokon, így pl. szivacsokon, csalánozókon és zsákállatokon élnek, és azokat fogyasztják. Egyes, pl. korallokon élő *Nymphon* fajok tipikusan ragadozók, míg pl. a tengerirózsákon élő *Pycnogonum* fajok parazitaként élnek gazdáikon. Roppant lassú mozgásúak. Testüket általában más állatok és növények élőbevonata borítja. Mintegy 1300 fajuk ismert. Az Európa körüli tengerek parti zónájában főleg a lóaktinián (*Actinia equina*) figyelhető meg a parti ászkapók (*Pycnogonum littorale*).

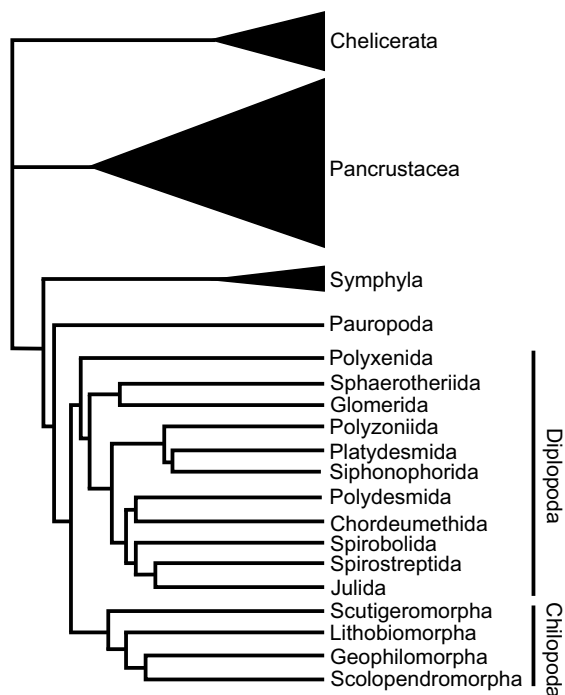
Myriapoda – Soklábúak

A soklábúak négy fő filogenetikai ágazatra tagolódnak: **Chilopoda** (százlábúak, mintegy 5000 leírt faj), **Diplopoda** (ikerszelvényesek, mintegy 12 000 leírt faj), **Paupoda** (villáscsápúak, >800 faj) és **Symphyla** (szövőcsévések, ≈ 200 faj). A subphylum monofiletikus voltát több apomorf jelleg igazolja. Korábban az egy pár csáp, az „egyágú” (uniramia) végtagok és a légcsőrendszer alapján úgy vélték, hogy

a soklábúak a rovarokkal alkotnak egy nagyobb monofiletikus egységet (Antennata: Tracheata). Ezt azonban a molekuláris filogenetikai és a neuroanatómiai vizsgálatok is megcáfolták. Bebizonyosodott, hogy a soklábúak szárazföldi életmódja a rovaroktól függetlenül alakult ki (53. ábra).

A soklábúaknak az a legjellegzetesebb morfológiai tulajdonsága, hogy a test feje és azt követő többé-kevésbé egynemű szelvényekre tagolódik, és hogy legalább 9 pár egyszerű járólábuk van. A fejhez egy pár csáp, egy pár mandibula és egy vagy több pár maxilla csatlakozik. Látószervük pontszem vagy pontszemhalmaz, egyetlen csoportnál (pókszázlábúak) van valódi összetett szem, de gyakran a szem teljesen redukált. A csáp mögött helyezkedik el a Tömösváry-féle szerv, amely első leírójáról, Tömösváry Ödön (1852–1884) magyar kutatóról elnevezett kémiai érzékszerv. Légzőszervük trachea, a gázcsere nem zárható légzőnyílásokon át zajlik. Szaporodásmódjuk változatos, lehet közvetett megtermékenyítés, de az ikerszelvényesek többségénél a rovarokéhoz hasonló párzási mechanizmust találunk. A tojásból kikelő utódok egyedfejlődése alapvetően kétféle, vagy a szelvényszámot folyamatosan növelő *anamorfózis*, vagy a frissen kelt utódok szelvényszámában a kifejlett állatokra hasonlítanak, s a vedlésekkel csak testméretük növekszik (*epimorfózis*).

A soklábúak megjelenése a kambriumi „robbanás” után, ~450–442 millió évvel ezelőttre tehető, az első szárazföldi ízeltlábú-kövéletek közt is megjelennek. A kambriumi robbanás legjellegzetesebb faunájában, a Burgess-pala maradványai közt is találunk soklábúakra emlékeztető élőlényeket. Biztosan a Myriapoda altörzsbe sorolható



53. ábra. A soklábúak (Myriapoda) a Pancrustacea testvércsoportját képezik, a Chelicerata mint külcsoporthoz csatlakozik hozzájuk. (Miyazawa *et al.* 2014 után, egyszerűsítve)

azonban a felső-Karbon időszakban élt, szárazföldi *Arthropleura*, testének hossza elérte a 2 m-t is. A Myriapoda négy főágazata az ivarnyílás helyzete alapján két monofiletikus csoportra tagolódik, Progoneata és Opisthogoneata. Az előbbin belül a korábbi, a 18S és 28S rDNS-re alapozott vizsgálatok szerint a Symphyla és Pauropoda testvércsoport jellegét feltételezték, míg az újabb sokgéneselemzések a Symphyla-t a Pauropoda + Diplopoda testvércsoportjaként jelentik meg (Miyazawa *et al.* 2014, 53. ábra), mintegy megerősítve a korábbi morfológiai alapú rendszerezést, amelyben a Pauropoda és Diplopoda osztályokat két pár rágó szájszervük alapján Dignatha néven vonták egy csoportba.

Az ikerszelvényesek két főcsoportra tagolódnak, a gyengén szklerotizált testű, és csu-

pán a Polyxenida rendet magába foglaló Penicillata testvércsoportja a kalcifikált külső vázú, sokkal forma- és fajgazdagabb Chilognatha. Utóbbi a Pentazonia és Helminthomorpha ágakra oszlik, ahol a molekuláris jellegek alapján is monofiletikusnak bizonyult Helminthomorpha a rágókészülék alapján a Colobognatha és Eugnatha rendeket foglalja magában. A hátsó-ivarnyílások (Opisthogoneata) filogenetikai tagolódása a következő formulával írható le: (Scutigeromorpha (Lithobiomorpha (Crateostigmomorpha (Scolopendromorpha Geophilomorpha)))).

Crustacea – Rákok

A rákok kifejezett egyedei fejükön legalább 5 pár módosult végtagot viselnek, ezek az 1. és 2. pár csáp (*antenna*), a rágó (*mandibula*) és az 1. és 2. pár állkapocs (*maxilla*). Elsődleges lárvájuk a *nauplius* vagy fejlárva, amelynek csak 3 pár végtagja (1. és 2. pár csáp, rágó) és egyszerű, páratlan nauplius-szeme van. Legfeljebb két pár (a csáp- és az állkapcsi mirigy), *nephridium*-típusú, kiválasztószervük van.

Túlnyomó többségük vízben él. Tengeri eredetűek, fossziliáik a korai Kambriumtól kezdve (Chengjiang-fauna) ismertek. Evolúciójuk későbbi szakaszában jelentek meg az édesvizekben és a szárazföldön. Fajgazdagságuk ($\approx 53\,000$ leírt faj) messze elmarad a rovaroké mögött, viszont kiemelkedő formai és életmódbeli sokféleségűek. A világóceán anyagforgalmában kulcsszerepet töltenek be a fitoplankton fogyasztó rákok, amelyek sok hal, cet és fóka legfontosabb táplálékát jelentik. Számos nagy testű rákot (homár, langusza, édesvízi garnélák, nagy tarisznyarak) halásznak vagy tenyésztnek.

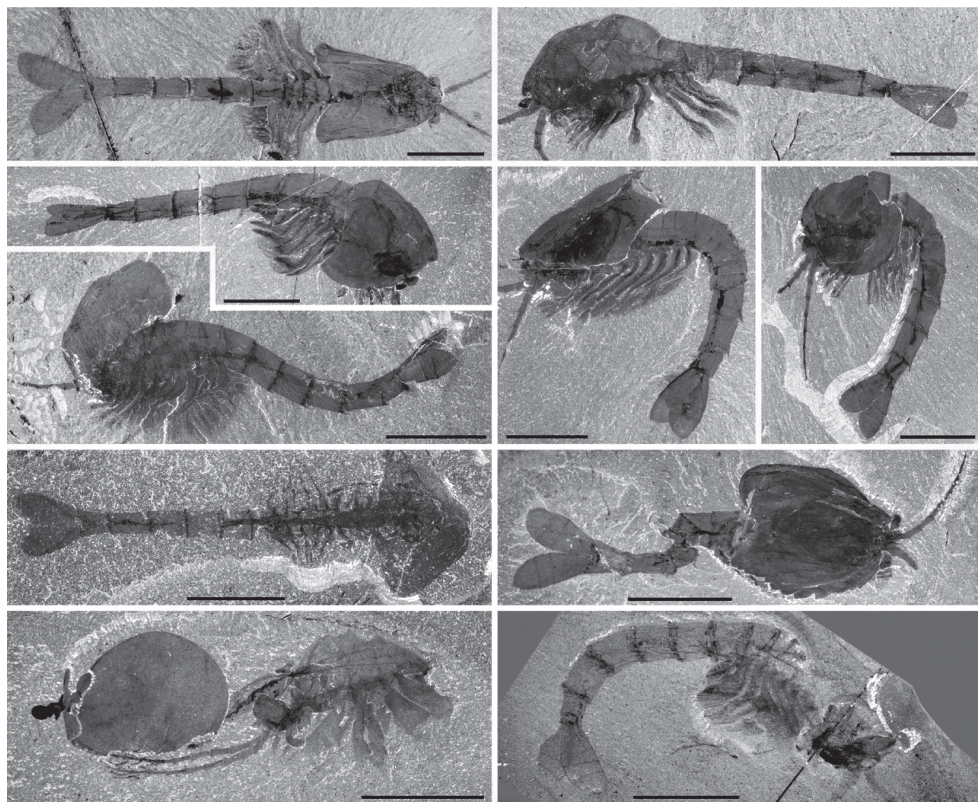
A rákok neve (Crustacea) a kemény kültakaróra utal. Az α -kitint, fehérjét, lipideket és pigmenteket tartalmazó kutikulába gyakran mész rakódik, ami a kültakarót merevvé és ellenállóvá, de nehezebbé is teszi. Ezért a nyílt vízben élő rákok kutikulájában kevés vagy nincs mész, míg a bentikus és szárazföldi biotópokban élők erősen szklerotizáltak. A fejszelvények hátlemezeinek (*tergit*) összeolvadásából alakult ki a fejpajzs (pl. evezőlábú rákok). Több csoportban más eredetű struktúra, a hátpajzs (*carapax*) védi a fejet és a törzs elejét. A hátpajzs állhat egy (pl. felsőrendű rákokban) vagy két héjből (pl. kagylósrákokban).

A testszelvények száma változatos; legkisebb (9) a kagylósrákokban (Ostracoda), legnagyobb (≈ 50) a Remipedia és Notostraca csoportokban, míg a felsőrendű rákok (Eumalacostraca) valamennyi rendjében 20. Néhány élősködő csoportban (egyes evezőlábú rákok, parazita kacslábúak, élősködő ászkák) a szelvényezettség részben vagy teljesen eltűnik.

Az ősi ízeltlábúak teste két testtájra (*tagma*), fejre és a homonóm szelvényekből álló törzsre különült el. Ez az állapot tükröződik a Remipedia osztályban és egyes Branchiopoda (pl. Spinicaudata) csoportokban. Több csoportban (Remipedia, Copepoda, Eumalacostraca) az első 1–3 törzsszelvény a fejhez olvadt, és együtt a fejtort (*cephalothorax*) képezik, ezeknek a törzsszelvényeknek a végtagjai szájszervekké, állkapcsi lábakká (*maxillipedes*) módosultak. A legtöbb rákban a test tagolódása tovább halad, és a törzs hátsó végén elkülönül egy újabb testtáj. Ez történhet úgy, hogy a hátsó szelvényekről a végtagok eltűnnek (**Cephalocarida**, **Anostraca**, **Notostraca**, több **Maxillopoda** taxon), vagy olyan módon, hogy a törzsvégtagok megmaradnak ugyan, de más alakot és funkciót kapnak (**Malacostraca**). Az ivar-

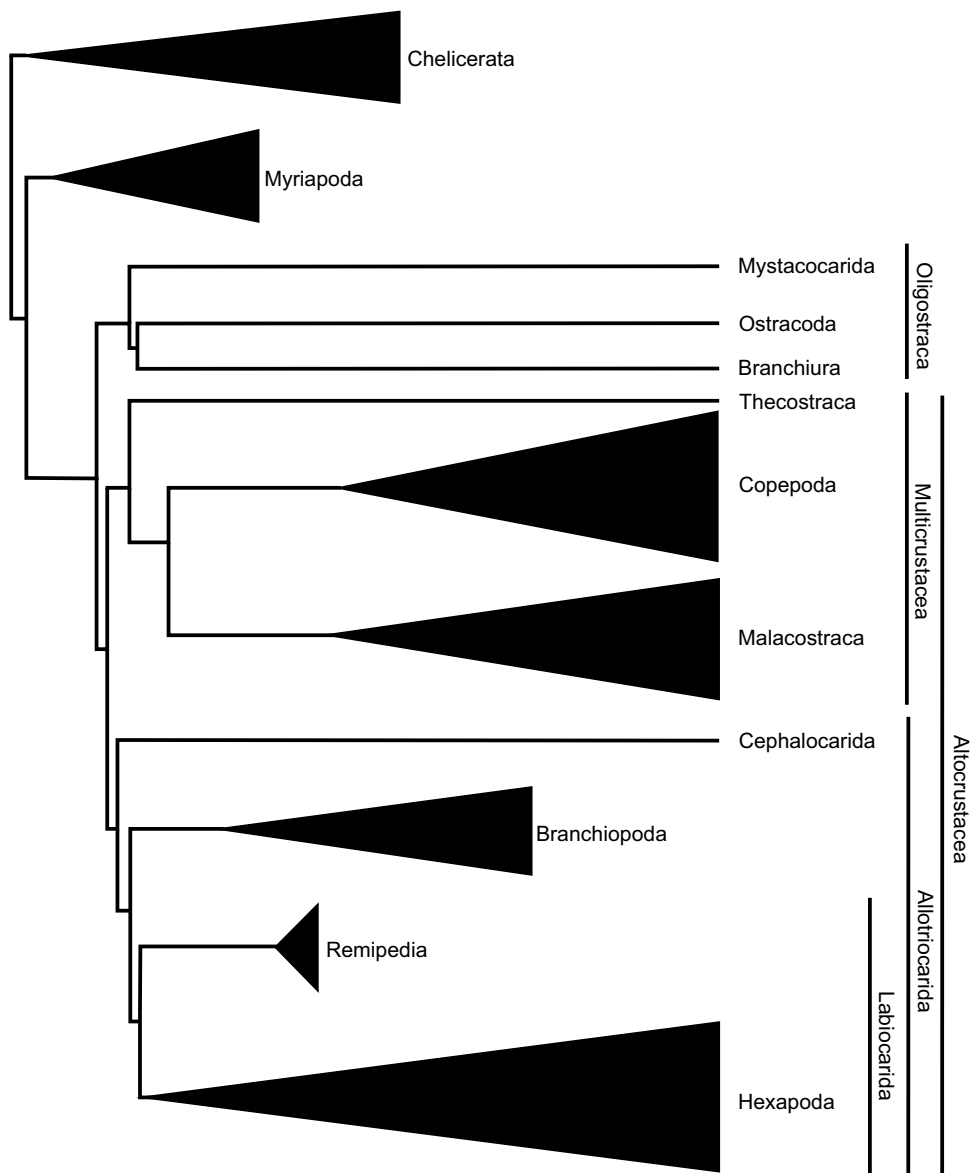
vércsoportjának bizonyult (nem a Malacostraca, a korábbi eredményeket felülírva, 55. ábra). További fontos monophylum a két ikerkládusra tagolódó Malacostraca, amelyen belül testvércsoportok a Leptostraca + Copepoda, illetve a két alkládusra tagolódó Euphausiacea + Stomatopoda és Anaspidacea + Isopoda „kvartett”. A recens Pancrustacea őstestvércsoportja a Kambriumból ismert (*Waptia* és rokon nemzetségek, 54. ábra), illetve a kihalt *Hymenocarina*.

A rákok filogenetikai történetének feltárása kulcsfontosságú annak a megértése szempontjából, hogyan hódították meg az ízeltlábúak a különböző szárazföldi élőhelyeket. A hipotézisek szerint bizonyos édesvízi, illetve felszín alatti vízi csoportok (Cephalocarida + Remipedia, von Reumont *et al.* 2012, vs. Remipedia, Schwentner *et al.* 2017) lehetnek azok, amelyek a Hexapoda korai evolúciójában kulcsszerepet játszhattak. Ezt követően az újabb morfológiai és filogenomikai vizsgálatok azt is megmutatták, hogy mivel a Hexapoda a szélesebb értelemben vett Crustacea-ba (Pancrustacea) beágyazott, a hagyományos értelemben vett Crustacea parafiletikus (Mallatt & Giribet 2006, Schwentner *et al.* 2017). A Pancrustacea hat nagyobb filogenetikai ágra tagolódik (55. ábra), amelyek közül az Oligostraca (Ostracoda, beleértve Mystacocarida) bazális elágazású. A többi filogenetikai ágazat két nagyobb csoportra oszlik. A Multicrustacea csoportot a monofiletikus [Copepoda (Thecostraca + Malacostraca)] alkotja, míg az Allotriacarida tagjai a Cephalocarida, Branchiopoda, Remipedia és Hexapoda ágak. Közülük a Remipedia + Hexapoda

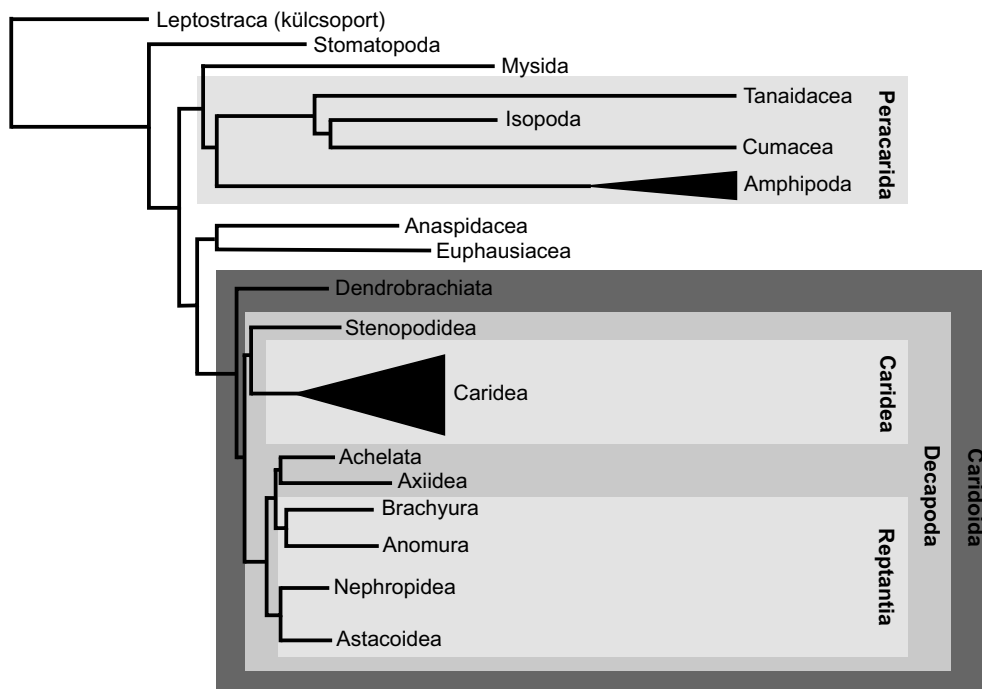


54. ábra. *Waptia fieldensis* (közép-Kambrium) fossziliák (lépték: 1 cm) (Vannier *et al.* 2018)

(= Labiocarida) igazoltan monofiletikus, a molekuláris filogenetikai elemzés és a labium szünapomorf alakulása alapján is. Ezzel együtt megcáfolódott az a korábbi feltételezés, hogy a Cephalocarida és Remipedia testvércsoportok lennének (Schwentner *et al.* 2017).



55. ábra. A Pancrustacea filogenetikai dendrogramja (Schwentner *et al.* 2017 után, egyszerűsítve). Látható, hogy a Hexapoda a Remipedia testvércsoportja, így nélküle a Crustacea parafiletikus, illetve hogy a Pancrustacea hat nagy filogenetikai ágra tagolódik: Thecostraca, Copepoda, Malacostraca, Cephalocarida, Branchiopoda és Remipedia + Hexapoda



56. ábra. A felsőbbrendű rákok (Eumalacostraca) és ezen belül a tízlábú rákok (Decapoda) filogenetikai tagolódása. A hierarchikusan összetartozó monofiletikus egységeket egymásba ágyazott tónusok jelzik

Külön figyelmet érdemel a rákok sokféleségének jelentős részét adó Malacostraca („felsőbbrendű rákok”) filogenetikai ágazat. Ezen belül a bazális elágazású fajszegény Leptostraca (pajzsosfejű rákok) az összes többi ág (Eumalacostraca) együttesének testvércsoportja. Az Eumalacostraca leginkább különálló csoportja a számos pleziomorf jelleget megőrző Stomatopoda (sáskarákok), ennek testvércsoportja a Caridoida ágazat, amelybe a {Peracarida [(Anaspidacea + Euphausiacea) Decapoda]} taxonok (hagyományos taxonómiai besorolás szerint rendek) tartoznak. A Decapoda két monofiletikus csoportra tagolódik: Caridea (a korábbi „Natantia”) és Reptantia, az utóbbi pedig {[(Achelata + Axiidea)][(Brachyura + Anomura)(Astacoidea)]} szerint tagolódik tovább (56. ábra).

Hexapoda (Insecta) – Rovarak

A rovarok filogenezise

Az első szárazföldi növények az Ordóvíciumban, ≈ 490 – 440 millió éve jelentek meg. A korai Szilurból, 440 – 410 millió év közötti időszakból már ősi ízeltlábúak (pókszabásúak és soklábúak) maradványait is ismerjük. A legkorábbi rovarmaradványokat a korai Devon időszakból, Skóciában, ≈ 400 millió éves lápi üledékekben találták meg (*Rhynia* leletegyüttes) ismerjük. A legjobb megtartású ősmaradvány (*Rhyniella praecursor*) világosan mutatja a fejtokba zárt szájszerveket, a 4 ízű csápot és a tagolatlan tarsust, 1–1 karommal. Ezek alapján ez a fosszília Collembolaként azonosítható. Emellett azonban találtak valódi rovarokra utaló mandibulapárt is (*Rhyniognatha hirsti*), emellett atkák, rákok és soklábúak maradványait is. Bár az alsó Karbonból számos növényi ősmaradványt ismerünk, ebből a leletegyüttesből a rovarok még hiányzanak. A felső-Karbon (Pennsylvaniai emelet, 320 – 290 millió) leletanyagában viszont a szárnyas rovarok nagy forma- és fajgazdagsággal láthatók. Domináns csoportként jelennek meg a nagyméretű, az előtorukon is szárnyszerűen kiszélesedő oldallebenyeket viselő Palaeodictyoptera-k. Szájszerveik szűrő-szívó jellegüként értelmezhetők, feltételezések szerint ezekkel törték fel a fatermetű harasztok sporofillumfüzéreit, így a legősibb növényevő rovarok lehettek. Mellettük a kérészek és a szitakötők rokonságába tartozó számos, nagyrészt már kihalt rend leletanyaga is előkerült. Utóbbiak rokonsági körébe tartozó óriás méretű ragadozó rovar lehetett a *Meganeura monyi*, amelynek szárnyfeszávolsága elérte a 70 centimétert, vagyis a tracheális légzéssel elérhető maximális méretet! Emellett a csótányok, az egyenesszárnyúak és a botsáskák rokonságába tartozó számos, mára jó-részt kihalt rovarrend fajainak ősmaradványait is megtalálták.

A Permből sokkal több rovarrend képviselői ismertek. A leggazdagabb fosszília-anyagok Észak-Amerikából (Kansas állam, finomszemcsés mészkőben) és Dél-Szibériából (Kuznyeck-i-szénmedence) kerültek elő. Eleinte még a Karbonra jellemző ősi és gigantikus alakok voltak többségben, pl. a legnagyobb eddig ismert rovar, az összitakötők közé tartozó *Meganeuropsis permiana*, ~ 75 cm feszávolsággal. Később, ahogy a Gondwana eljegesedésének maximális kiterjedésével a klíma globálisan szárazabbá és hidegebbé vált, a Karbon mocsárerdeinek faunáját egyre inkább a hidegtűrőbb alakok, köztük mai is élő, illetve a tökéletes átalakulással fejlődő csoportok váltották fel (bogarak, recésszárnyúak, valamint a tegzesek, a lepkék és a kétszárnyúak ősi alakjai). A Karbonban domináns csoportok többsége a Perm végén kihalt.

A Mezozoikumból, a Triászból különösen sok rovarősmaradványt ismerünk. A mainál globálisan jóval melegebb éghajlati viszonyok kedveztek a tökéletes átalakulású rovarok ősi csoportjai kibontakozásának. A németországi tarka-homokkő formáció és Belső-Ázsia ladini-karni rétegei (240 – 220 millió) a fosszilis rovarok tízezreinek valódi kincsesbányái. A Jurából főleg Belső-Ázsiából, majd a Krétából ismét több kontinensről ismerünk gazdag leletanyagokat. Utóbbiak között a finomszemcséjű ún. „litográf-mészkövek” lenyomatai mellett egyre nagyobb számmal szerepelnek a borostyánzárványok (Libanon, Spanyolország, Dél-Franciaország stb.). Ezek azt mutatják, hogy a Mezozoikum folyamán már a ma is domináns ro-

varrendek éltek a legnagyobb faj- és egyedszámban. A középső Kréta hozta a legnagyobb változást, a növényzetben a zárwatermők dominánssá válásával, amely számos fitofág csoport (levélbogarak, ormányosok, fejlettebb lepkecsaládok) adaptív radiációját, és szinte exponenciális fajszaemmelkedését indította el.

A Harmadidőszakból a legjelentősebb leletek a finomszemcsés mészkőüledékek mellett a fosszilis fenyőgyantákból, a borostyánból kerültek elő. Legjelentősebbek az Eocén kori balti és a Miocén kori közép-amerikai (Mexikó: Chiapas, Dominikai Köztársaság) borostyánleletek, amelyekben már egyértelműen a mai rovarrendek és -családok dominálnak, sőt egyes fajok is azonosíthatóak a jelenleg élőkkal.

A rovarok filogenetikus rendszere

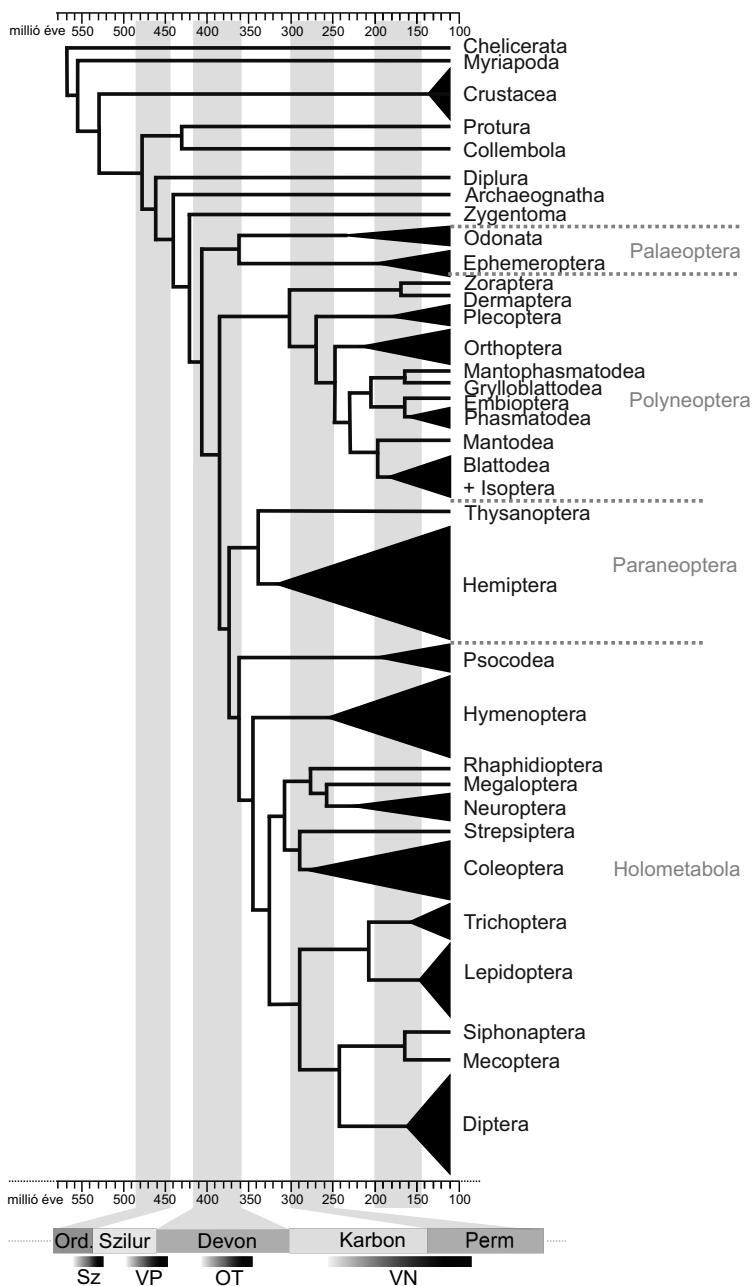
A rovarok rendszerezése a filogenetikus rendszerezés elvei alapján, a jellegek filogenetikai értékelése, a pleziomorf (az adott viszonyításban elsődleges) és az apomorf (leszármaztatott) jellegállapotok megállapítása alapján lehetséges. A fosszilis bizonyítékok viszont hézagosak. A Karbon–Perm szénrétegekből, finomszemcsés üledékekből és mindenekelőtt a borostyánból sok olyan fosszilis alak került elő, amelyek főként a szárnyas rovarok egyes csoportjainak filogeneziséhez nyújtanak értékes támpontokat. Kevés viszont az ősmaradvány a rovarok legősibb, elsődlegesen szárnyatlan csoportjaiból, így ezek filogenetikus rendszerében is több a bizonytalanság.

A fejtokba zárt szájszervű három rovarrend: Protura, Collembola és Diplura alosztályként (Parainsecta) elkülönítését az támasztja alá, hogy számos olyan pleziomorf tulajdonságuk van, amelyeket nem találunk meg a fejlettebb rovaroknál. A Myriapoda altörzsben is meglevő pleziomorf jelleg például a csáp ízének önálló izomzata (Diplura, Collembola). Ősi jelleg az is, hogy több csoportban egyes potrohszelvényeken végtagok, illetve végtagcsökevények találhatóak, viszont a fejlettebb rovarokra jellemző külső ivarszervi függelékek nem alakultak ki. Emellett azonban több, leegyszerűsödést mutató apomorf tulajdonságuk is van, amilyen a rejtett szájszervűség (entognathia), a kis méret, az összetett szemek hiánya stb.

A fejtokhoz ízesült szájszervű rovarok (Ectognatha) legősibb csoportjában (Machilida) a mandibula egyetlen bütyökkel ízesül a fejtokhoz (pleziomorf jelleg), míg az összes további csoportban ez két ízesülési bütyökkel történik (apomorf jelleg), ami a rágó differenciáltabb izomzatát, illetve mozgását teszi lehetővé (lásd: Rhyniognatha, f. Devon). A kétbütykű-rágójú, de még elsődlegesen szárnyatlan pikkelykék (Lepismatida) az ősi szárnyas rovarokkal állnak szoros kapcsolatban, amelyek jelenleg is élő rendjei közül csupán két, egymással nem közvetlenül rokon csoport, a kérészek (Ephemeroptera) és a szitakötők (Odonata) őrizte meg a szárnyak ízesülésének ősi típusát. Filogenetikai viszonyaik a földtörténeti Ó-Idő Karbon és Perm időszakából fennmaradt gazdag fosszíliaanyag alapján elég jól rekonstruálhatók.

A rovarvilág további fejlődéstörténete, különösen a tökéletes átalakulással fejlődőké, szorosan kapcsolódik a szárazföldi növényvilág filogeneziséhez, annak is a legfejlettebb csoportjához, a zárwatermőkéhez. Mindkét nagy taxonómiai egység fajgazdagsága szoros, koevolutív összefüggésben bontakozik ki. Különösen nyilvánvalóvá válik ez akkor, amikor az alsó-középső Krétában a Föld növényzetében egyre inkább a zárwatermők veszik át az uralmat, a teljes átalakulású „nagy” rovarrendek „modernizálódásával” együtt.

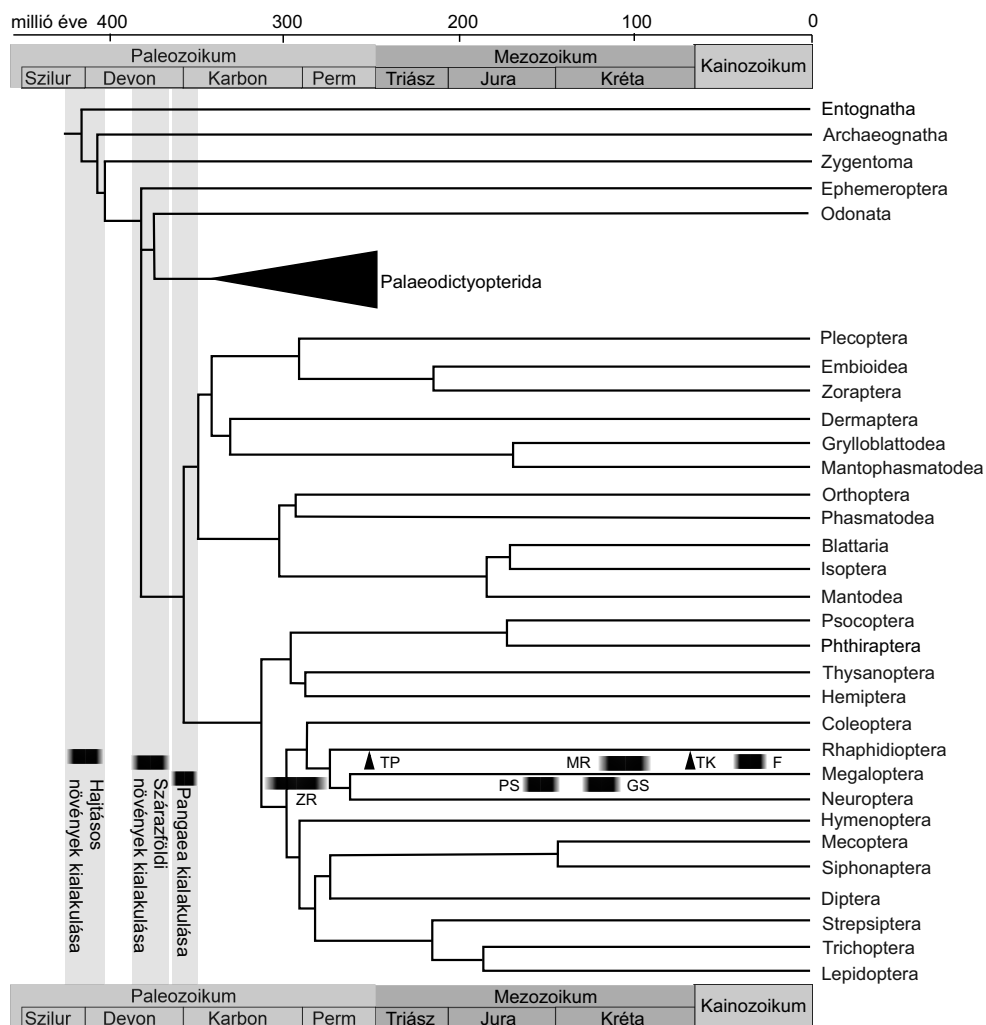
A rovarvilág faji sokféleségének mintegy 85%-át (≈ 800 ezer faj) a tökéletes átalakulású rovarok alkotják (57. ábra), olyan megoszlásban, hogy ez a fajváltozatosság döntően a „négy nagy” rovarrendre esik, ezek a bogarak (Coleoptera), a hártyás szárnyúak (Hymenoptera), a lepkék (Lepidoptera) és a kétszárnyúak (Diptera).



57. ábra A rovarok fő filogenetikai ágainak kialakulása a földtörténet során (Misof *et al.* 2014 után, egyszerűsítve). Nagy evolúciós színrelépések ideje: Sz = szárazföldi élőlények, VP = virágos növények, OT = fás növények, VN = magvas növények

Megjegyzendő azonban, hogy az ezekhez a rendekhez tartozó nemzetségek és fajok túlnyomó többsége az evolúciósan leszármazottabb családokat képviseli, amilyenek pl. a növényevő bogarak családjai, különösen az ormányosok; a nyelespotrohú hártáyszárnyúak (Apocrita), a kettős-ivarnyílású lepkék (Ditrysia) és a fejlettebb, pupáriumképző légycsaládok. A nagy fajszerű rendek ősből családjai viszont nem fajgazdagabbak, mint a pleziomorf jellegeket hordozó Holometabola-rendek, amilyenek például a korábban recésszárnyúak (Neuroptera) néven összefoglalt három rend (Megaloptera, Raphidioptera, Planipennia), vagy a skorpiófátyolkák (Mecoptera).

A holometabol rovarok biztosan monofiletikus eredetűek. A holometabólia kialakulásának két fő elmélete ismert. Az egyik, meghaladott vélemény szerint a



58. ábra. A rovarok filogenetikai ágainak kapcsolata a földtörténeti eseményekkel (Grimaldi & Engel 2005 után egyszerűsítve). F = füves területek kialakulása és terjeszkedése; GS = Gondwana szétválása; MR = magvas növények radiációja; PS = Pangaea szétválása; TK = tömegkihalás a Kréta végén; TP = tömegkihalás a Perm végén; ZR = zárvatermők radiációja

holometabol lárvák és a hemimetabol nimfák *homológ* stádiumok, és a báb egy köztes alakból jött létre. A másik hipotézis szerint a holometabol lárvá a rövid időtartamú hemimetabol *pronimfa* megnyújtott élettartamú és gyakran az imágóétól eltérő forrást hasznosító származéka (lásd: pollinátor rovarcsoportok teljesen eltérő életmódú lárvái). Ez Berlese (1913, cit. Misof *et al.* 2014) hipotézisének embriológiai és endokrinológiai érvekre alapozott, továbbfejlesztett változata. A *pronimfa* a hemimetabol rovaroknál az első nimfastádiumot előzi meg. Ez a stádium mindig igen rövid, gyakran a peteburokban játszódik le (pl. a Paraneoptera rendekben). A holometabol lárvák közül a pleziomorf alakok még erősen szklerotizált külső vázúak, fejlett rágó szájszervekkel és rövid csáppal, a leszármaztatott alakok életmódjuk szerint sokfélék, inkább lágytestűek, gyakran haslábakkal a potrohszelvényeken. Az imágó kutikulája, a lábak, szemek, a genitáliák és a szárnyak is imaginális korongokból alakulnak ki (endopterygota jelleg).

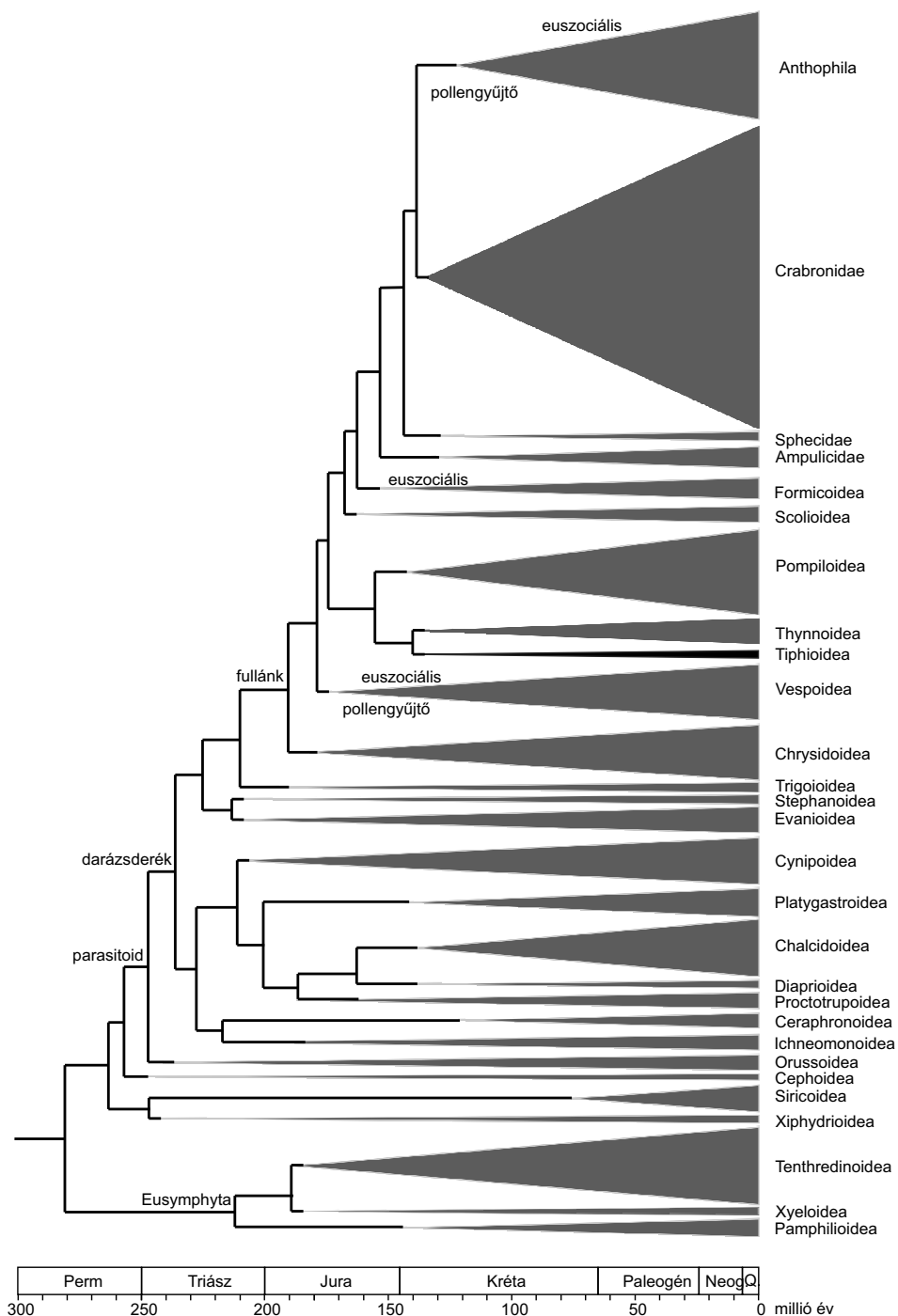
Az első holometabol rovarok valószínűleg már a felső Karbonban kialakultak (57. ábra), bár az ekkori fosszilis alakok holometabol jellege vitatott. Az alsó Perm-ből viszont már ősi Coleoptera-fossziliákat ismerünk, és alig fiatalabbak a legkorábbi ismert vízfátyolka (Megaloptera) maradványok is.

A legkorábbi ismert bogárleletek a németországi Niedermoschel, a morvaországi Obora és az uráli Csekarda környékének alsó Perm üledékeiből származnak. Bár ezek a leletek még sok ősi bélyeget hordoznak (pl. 11-nél több csápíz, vagy a keresztirányú erezetű, a potrohon túlnyúló szárnyfedő), már egyértelműen bogarakat képviselnek.

A **bogarak** (Coleoptera) a felső Karbonban válhattak külön olyan Endopterygota ősoktól, mint amelyek bizonyos tulajdonságai ma is felismerhetők a Megaloptera és Neuroptera rendek bizonyos csoportjaiban. A legősibb bogarak imágóként rövid életű, nyílt helyeken élő rovarok lehettek, hosszú végtagokkal, gyengén szklerotizált külső vázzal, két pár hártvás szárnnyal és sok, szabadon kitett szelvények közötti (interszegmentális) hártvával. Ebből az általános formából az alábbi főbb változások során alakult ki a későbbi bogarak alaptípusa:

- a csápízek száma csökkent;
- az elülső szárny pár az erek megvastagodása révén kemény szárnyfedővé vált;
- a szárnyfedők egymással, illetve a 2–3. torsi szelvények és a potroh lemezeivel zárt felületet képeztek;
- a hátsó szárnyaknak a szárnyfedők alá rejtésére „csuklós” hajtógató mechanizmus alakult ki;
- az egyes szelvények hát-, has- és oldallemezei szklerotizálódtak, és egymást részben átfedő vagy összenőtt felületeket alkottak, így a szelvények közötti hártvák és a légzőnyílások rejtetté váltak;
- a test hát-hasi irányban lapítottá vált, így a kezdetben függőlegesen és oldalsó helyzetben álló oldallemezek és csípők vízszintes és hasi helyzetbe kerültek;
- a lábak megrövidültek, csípőik besülyyedtek a tor haslemezeibe;
- a kezdeti 10, egyforma potrohszelvény közül az első egy-kettő redukálódott vagy rejtetté vált, az utolsók módosultak, és a külső ivarszervekkel együtt (nyugalmi állapotban) behúzódtak a potroh belsejébe.

A **hártvásszárnyúak** (Hymenoptera) legkorábbi filogenetikai időszakáról viszonylag kevés a fosszilis anyag. Míg a korábban külön alrendekként kezelt tojócsovéseseket (Terebrantia) és a fullánkosokat (Aculeata) jelenleg együttesen Apocrita – nyelespotrohúak néven monofiletikus csoportnak tartjuk, addig a korábbi növény-



59. ábra. A hártýásszárnyúak filogenezise: a sokféleség kibontakozása (Vespina, illetve Aculeata), a parazitoid életmód, a szocialitás és a pollengyűjtés megjelenése a különböző filogenetikai ágakon (Peters *et al.* 2017)

evő darazsakról (Symphyta) kitűnt, hogy szünpleziomorfa (ülőpotrohúság) alapján összefoglalt csoport (59. ábra). Ma a Jurától szinte változatlan formában létező felemáscsápú darazsakat (Xyelidae) tekintjük a Neohymenoptera néven összefoglalt valamennyi többi hártáásszárnyú filogenetikai testvércsoportjának. A korábban növényevő darazsakként (Symphyta) összefoglalt csoport két fő kládusra tagolódik, az egyik a levéldarázsszerű családok sorozata (Tenthredinidae, Cimbicidae, Argidae, Diprionidae), a másik viszont, amelybe a Pamphilidae, Cephidae, Siricidae és több kisebb család tartozik, a monofiletikus Apocrita-hoz csatlakozik, ez az ág tehát az Apocrita nélkül parafiletikus volna.

A legkorábbi ismert fosszilis hártáásszárnyúak (Triász: Archixyelinae) a mai rendszer szerint az Archihymenoptera alrendbe tartoztak. Ezek a darazsak akkor az egész Földön elterjedtek lehettek, mivel f. Triász-időszakbeli fossziliáik Ausztráliából, Dél-Afrikából és Közép-Ázsiából egyaránt előkerültek, és az egész Mezozoikum folyamán gyakoriak lehettek. Mivel a Kréta végi meteorbecsapódásos esemény a fás vegetáció jelentős mértékű pusztulását okozta, ezért döntően hozzájárulhatott a fás növényzethez kötött, endofág lárvájú csoportoknak a megtizedelődéséhez.

A hártáásszárnyúak jelenleg élő fajainak nagy többségét magába foglaló nyelespotrohúak (Apocrita) monofiletikus egység (59. ábra). Alapvető szünapomorfiaja az ún. „darázsderék”. Ez azáltal jön létre, hogy az első potrohszelvény, a *propodeum* szilárdan hozzaforr a 3. torszelvényhez, és a következő potrohszelvény ennek a komplex szelvénynek az elkeskenyedő végéhez mozgékonyan ízesül. Ezáltal a torból és a propodeumból összetett képződmény, a mesosoma jön létre, míg a potroh további részét utótestnek (metasoma) nevezzük. Ez a szünapomorfa több, önálló kláduszt alkotó család sorozatra jellemző (Peters *et al.* 2017). Közülük a legnagyobb monofiletikus egységet azok a családok képezik, amelyeknél a tojócső fullánkká módosult, amelynek egyes részei jól azonosíthatóan homológok az ősből Apocrita csoportok tojócsővének részeivel. Ezeknél a darazsaknál (Aculeata) a tojásrakás a fullánk bázisánál levő nyíláson át történik. A szűrőfegyver a merev, hegyes, esetenként fűrészes élű páros 2. *gonapophysis*ből jön létre, kiszélesedő alijában (*bulbus*) található a méregmirigy, nyugalmi helyzetében felülről a 9. gonocoxa és gonoplac takarja, alulról pedig az 1. *gonapophysis* szilárdítja. A fullánk nemcsak védekezőfegyver, hanem rendszerint a lárvák számára megszerzendő zsákmány elejtésére vagy megbénítására is szolgál. Nagyon sok Aculeata euszociális életmódú (59. ábra), közöttük sok a pollen- és nektárfogyasztó pollinátor faj. A legfejlettebb euszociális szerveződést a hangyáknál (Formicidae) találjuk, amelyek sok más ízeltlábúval élnek változatos típusú kapcsolatokban.

Az Endopterygota rovarok következő nagyobb monofiletikus egysége a hártáásszárnyúak ikerkládusza. Ezt a kláduszt egy legyező alakú izom jellemzi {Me1}, amely az 1Ax érhez csatlakozik. Az idetartozó rendek két nagyobb, monofiletikus fejlődési ágra tagolódnak; ezek az **Amphiesmenoptera** (Trichoptera, Lepidoptera), illetve az **Antliophora** (Mecoptera, Siphonaptera, Diptera) rendsorozatok.

Az Amphiesmenoptera rendsorozatban a szárny bázisának alapvetően azonos struktúrája a tegzesek és a lepkék monofiletikus eredetét bizonyítja. Fontosabb szünapomorf jellegeik:

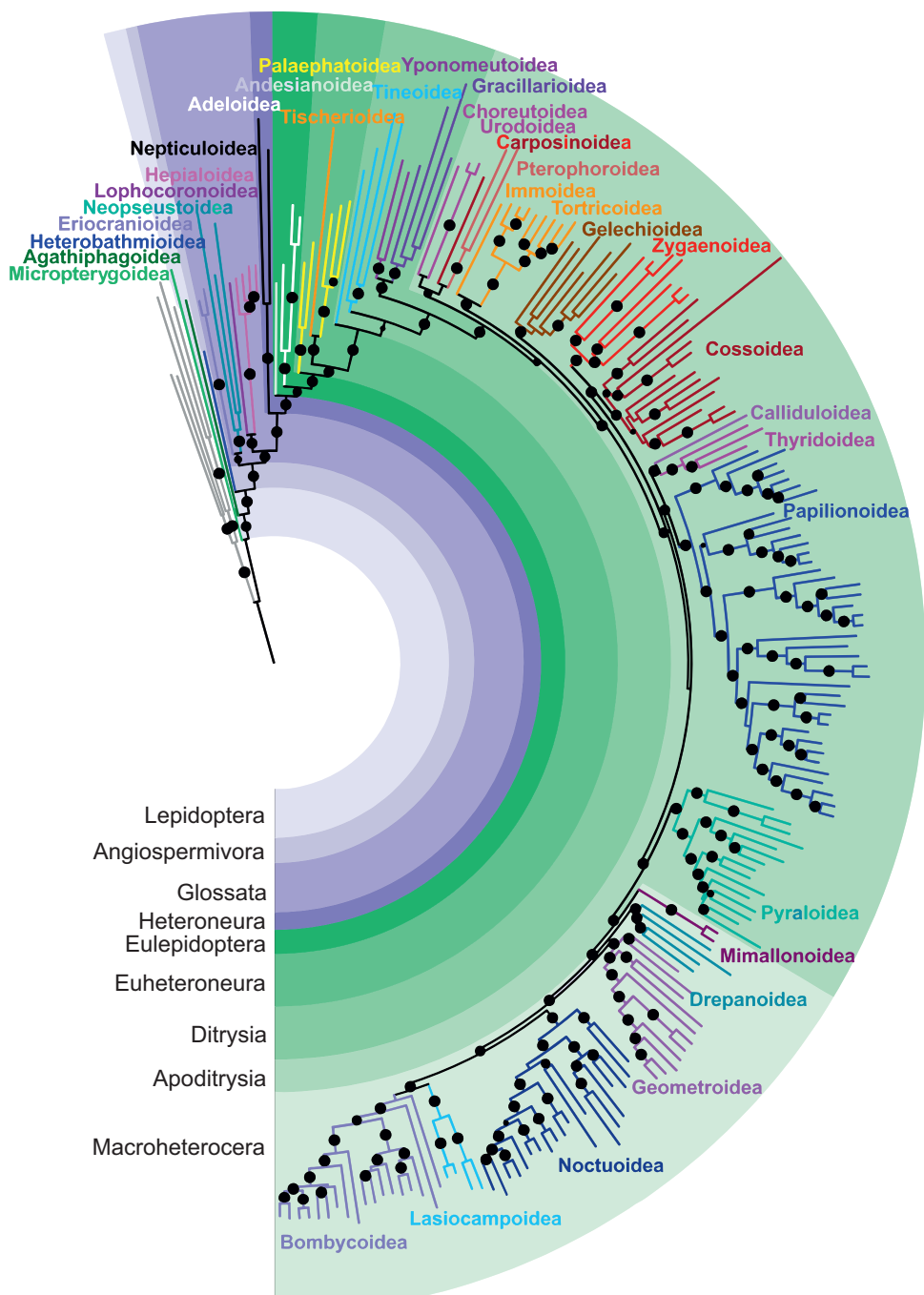
- nőtény digamécia (zw ivari kromoszómák);
- kromoszómaszámuk általában magas (alapszám 31–39);
- kromoszómaik holocentrikusak;

- lárváiknál a praelabium és a hypopharynx egyetlen összetett karéjja egyesül, csúcsán a selyemszövő mirigy nyílásával.
- a szőrzerű függelékekkel vagy pikkelyekkel borított szárnyak;
- az elülső szárnyaik anális erei kettős Y alakzatot formálnak;
- az imágóknál a praelabium a hypopharynx-szal összeolvadt;
- az elülső láb csípőjétől egy ventrális „nyaki” izom ered;
- az 5. potrohszelvény sternumán páros mirigykivezető nyílás van;
- a IX. potrohszelvény tergitje és sternitje a hímeknél zárt gyűrűvé alakul.

A **lepkék** (Lepidoptera), sok más rovarhoz képest, viszonylag rosszul fosszilizálódnak, ezért különösen a korai történetükből csak kevés maradványt ismerünk. A legősibb lepkefossziliák az alsó-Jurából (190 millió év) kerültek elő, szárnyereze-tükben alig különböznek az ősi tegzesektől és az élő, „élő fosszília”-szerű, az ausztrá-liai kaurifenyőkben aknázó életmódú Agathiphagidae molyoktól. Hasonlóképpen, ősi gondwanai elterjedési típusra utal a mérsékelt övi dél-amerikai Heterobathmidae fajok áréája. Ez az egyik pollenfogyasztó molycsoport, amely megőrizte a maxilla maradványait. Krétabeli fossziliákat csupán egy másik, szintén maxillás, pollennel táplálkozó, jelenleg nagyobb elterjedésű „ősmoly” (Micropterygidae) csoportból ismerünk. Jelentős diverzifikáció a korai Harmadidőszaktól mutatkozik. Kulcsfon-tosságú „innováció” volt a pödörnyelv (Glossata), majd pedig a mozgató izomzat (Myoglossata) megjelenése. A lárvális táplálékforrások is változatosabbá váltak. A hernyók ősi életmódja – az ősmolyok (Micropterygidae) alapján feltételezve – detritusz-, gombahifa- és mohafogyasztó lehetett. Bakteriális szimbioták közre-működésével vált felhasználhatóvá a keratin (pl. Tineidae) és a fásodott növényi szövetek anyaga (Cossidae, Sesiidae stb.). Az energiaszegény táplálékról az ener-giadúsabb növényi táplálékokra való áttérés tette lehetővé a lepkék nagy adaptív radi-ációját (60. ábra), amely a felső Krétában indult meg, és a Harmadidőszakban roha-mosan folytatódott, főként a fejlettebb ivarkészülékű (Ditrysia, illetve Apoditrysia) filogenetikai ágak családjában. A legtöbb hernyó a tápnövényén szabadon él, so-kan azonban hernyófészket készítenek, növényi részekből szőtt zsákban rejtőznek (Psychidae, Coleophoridae, Lithocolletidae). Számos molylepkecsoporthoz alakult ki a levélaknázó életmód, ennek szoros következményével, a törpe testmérettel (pl. Eriocraniidae, Nepticulidae) együtt.

A lepkék filogenezisének fontos vonása a koevolúciós kapcsolat számos növény-csoporttal. Több család fajainál (Zygaenidae, Lycaenidae) szinte „fegyverkezési ver-seny” alakult ki a méreganyagot (az előbbi esetekben Fabaceae, cianglikozidokat) tartalmazó növények és az őket fogyasztó tápnövény-specialisták között, nagyban hozzájárulva mind a fogyasztottak, mind a fogyasztók sokféleségének növekedésé-hez, ahogyan ezt pl. a fehérlepkék (Pieridae) esetében látjuk (61. ábra).

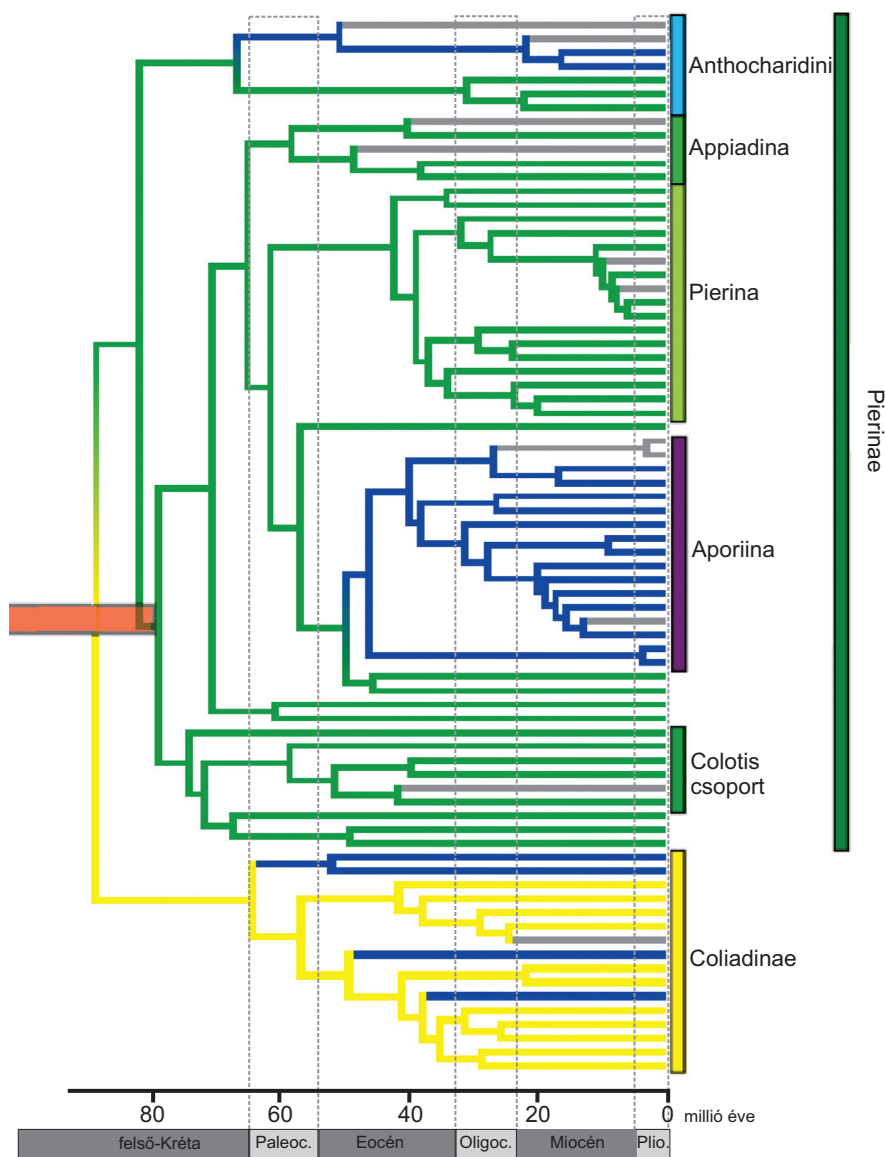
A lepkék filogenetikai „sikerességének” másik alapvető vonatkozása a párzószervek „zár-kulcs” rendszerének kialakulása volt. Ebben a folyamatban a nőtényeknekél a párzó- és a tojásrakó nyílások különválása (Ditrysia) és az anális papillák *ovipositorrá* alakulása, a hímeknél pedig a spermatoforokat átvivő párzószerv (*aedeagus*) számos specializációja és a páros fogószervvé (*valvae*) módosult gonopodiumok sokfélesé-ge, esetenként morfofunkcionális aszimmetriája bizonyult a sokféleség jelentős té-nyezőjének. Utóbb a denevérek erős predációs nyomása is hozzájárulhatott mind a röpkepesség, mind pedig halló- (tympanalis) szerveik erős fejlődéséhez. Jellemző,



60. ábra. A lepkék nagy radiációja a pödörnyelv kialakulásával kezdődött (Glossata), amely egy új forrástartomány kiaknázását biztosította számukra. A radiáció további „kulcslépése” a szárny és erezete differenciálódása (Heteroneura) volt, amely a röpképességet „forradalmasította” (lásd „vándorlepkék” teljesítményei). A harmadik nagy radiáció előfeltétele az ivarkészülék átrendeződése volt, a pározó- és tojásrakó nyílások („ditrysia”) különválása és differenciálódása (Rota *et al.* 2022)

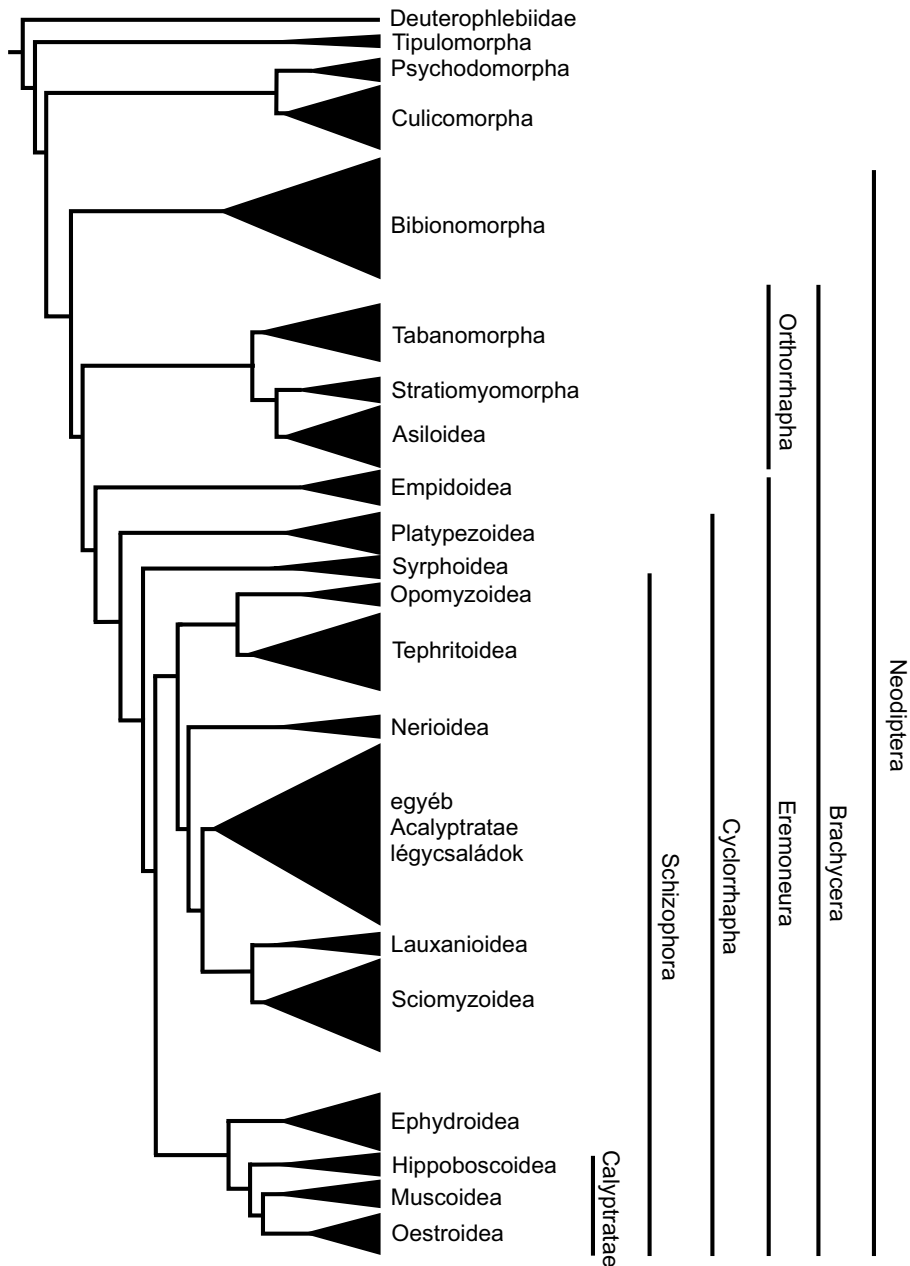
hogy a legfejlettebb metathorakális tympanalis szervekkel a filogenetikailag legmagasabb szintet képviselő Noctuoidea családcsoporthoz tartozók rendelkeznek.

Az **Anthliophora** rendszorozatba tartozó három rend (Mecoptera, Siphonaptera, Diptera) legfontosabb szűnapomorf jellege a spermiumátvitelt biztosító „pum-



61. ábra. A tápnövény-specializáció és a mérgező tápnövényhez történő kémiai védekezés a Pieridae családban (Wheat *et al.* 2007 után, egyszerűsítve). A Fabaceae-k mérgező cianglikozidokat tartalmaznak. A pleziomorf Fabaceae-fogyasztás jellemző a Dismorphiinae és Coliadinae alcsaládokra (sárga szín). A Pierinae alcsalád a glükoszínolát-tartalmú Brassicaceae-ra tér át, méregtelenítő enzimek kifejlesztésével. Egyes levezetett csoportok áttérnek a glükoszínolátot nem tartalmazó tápnövényekre (kék szín). A CO1 alapján megrajzolt törzsfaj fiatalabb radiációt mutat, mint a fő tápnövényeké

pa" (*anthlium*), amely leszármazott jelleg a pleziomorf, spermatoforral történő átvitellel szemben. További fontos sajátosságuk a mandibula redukciója, a csőrszerű (Mecoptera) vagy szűrő-szívó, illetve szívó szájszerv (Siphonaptera, Diptera). Ősi



62. ábra. A Diptera filogenetikai fája, megjelölve a főbb életmód- és életmenetbeli jellegeket (Wiegmann *et al.* 2011 után, egyszerűsítve)

csoportjaik szárnyerezete a tegzesek és a pleziomorf jellegeket megőrzött molylepék erezetéhez hasonló.

A **kétszárnyúak** (Diptera) a **skorpiófátyolkák** (Mecoptera) filogenetikai testvér-csoportja. „Hagyományos” felosztásuk a fonalascsapúak (Nematocera) és a rövidcsápúak (Brachycera) alrendjeire téves, mivel a fonalascsapúak szünpleziomorfia alapján összefoglalt mesterséges csoport, és ezen belül a rövidcsápúak a fonalascsapúaknak csak az egyik csoportjával állnak közelebbi rokonságban. A **Diarchineura** alrendbe tartoznak a mintegy 240 millió éves legrégebbi fosszíliák és sok már kihalt légycsalád. Kizárólag ennek az alrendnek a családjaiban maradt meg az R2 sugárér.

Ma élő csoportjaik (62. ábra) közül csak a lepkeszúnyogok (Psychodidae) családja jelentős, amelynek egyes nemzetségei (*Phlebotomus*) fontos betegségvektorok. Rajtuk kívül a **sokerűszúnyog-alakúak** (**Polyneura**) alrend tagjainak a szárnyerezete áll a kétszárnyúak őseiéhez a legközelebb. Legtöbbjük hosszú, vékony lábú, hosszú szárnyú szúnyogalkatú rovar, mint pl. a lószúnyogok (Tipulidae) és az izsapszúnyogok (Limoniidae). Hasonló megjelenésűek a vízben fejlődő lárvájú **víziszúnyog-alkatúak** (**Neoneura**) is. Közülük a legfajgazdagabbak a humán- és állat-egészségügyi szempontból is jelentős betegségterjesztő csípőszúnyogok (Culicidae), törpeszúnyogok (Ceratopogonidae) és cseszlék (Simuliidae), valamint a limnikus élőhelyek anyagforgalmában jelentős árvaszúnyogok (Chironomidae).

Az **álszúnyogalkatúak** (**Anisoneura**) alkotják a rövidcsápú Diptera-k (**Brachycera**) filogenetikai testvércsoportját. Közülük életmódbeli és faji sokféleségükkel kitűnnek a gombaszúnyogok (Mycetophilidae) és a törpe méretű, növény-egészségügyi szempontból fontos gubacsszúnyogok (Cecidomyidae), valamint a talajok anyagforgalmában jelentős, külsejükben a légyalkatúakra emlékeztető bársonylegyek (Bibionidae). A Brachycera-k nevüket a megrövidült, erősen redukálódott csápotorokról kapták. A csáptóíz (*scapus*) az arcpajzs felső részéhez ízesül, a további csápízek (csápotor) az ősi csoportoknál még közel egyformák, majd elcsökevényesedve vékony, többízű *stylus*-szá, vagy változó méretű, rendszerint 3, de legalább 2 ízű csápsörtévé (*arista*) alakulnak. A bábburok (*puparium*) az Orthorrhapha családcsoportban (bögyölök – Tabanidae, rablólegyek – Asilidae) egyenes vonalban perforált résen nyílik fel, szemben a sokkal változatosabb és fajgazdagabb Cyclorrhapha csoporttal. Utóbbiaknál a kikelő imágó a hordószerű pupáriumon („tonnabáb”) kerek rést hoz létre. A zengőlegyek (Syrphidae) számos faja megjelenésében a fullánkos hártácsszárnyúakra emlékeztet (mimikri), fontos pollinátorok. A legfajgazdagabb családok a növények belsejében fejlődő (endophag) lárvájú, apró méretű torpikkely nélküli legyek (Acalyptratae) csoportjába tartoznak, amilyenek a fúrólégy- (Tephritidae) és gabonalegyfélék (Chloropidae). További jelentős fajsokféleségű családok (pl. Muscidae, Anthomyidae) a torpikkelyes legyek (Calypttratae) nagyobb, monofiletikus családcsoportjába tartoznak (62. ábra).

szerint, hanem genomikai alapon is monofiletikus (*HOX*-cluster gének, illetve az egyedfejlődést szabályozó *Nodal* gén).

A Deuterostomia-n belül két fő filogenetikai irányt különböztetünk meg. Az Ambulacralia-ra a kifejlett alakok csekély mozgásképessége és a benthikus életmód jellemző. Ide két phylum tartozik: Echinodermata és Hemichordata. A másik fő filogenetikai ágat a **chorda dorsalis**, mint fő „innováció” jellemzi (szünapomorfia!). A molekuláris elemzés a Cephalochordata, illetve Urochordata + Chordata („Olfactores”) testvércsoportokat támogatja (63. ábra).

Ambulacralia

Az Echinodermata és a Hemichordata, mint testvércsoportok az Ambulacralia filogenetikai ágazatot alkotják. Ebből az is következik, hogy az olyan, a Chordata ágazattal közös jellegeik, mint a kopoltyúrések megléte, **pleziomorfiák**, és ezek a tüskésbőrűeknél másodlagosan tűntek el. Korábban Hemichordata-Chordata közös jellegnek vélték a chorda dorsalis meglétét is, a finomabb hisztológiai vizsgálatok azonban azt valószínűsítik, hogy ezek a vakuolizált sejtek csoportjából létrejött szilárdító képződmények egymástól függetlenül, párhuzamosan alakultak ki. Ezért az alapösszefüggések a következők: a Cephalochordata a Chordata-nak a bazális csoportja, és ennek a testvércsoportja az Urochordata + Vertebrata (63. ábra).

Echinodermata – Tüskésbőrűek

A **tüskésbőrűek** (Echinodermata) a legsajátosabb tengeri állatok közé tartoznak. Nevük görög eredetű: *echinos* – tüskés, *derma* – bőr. Az állatvilágban egyedülálló az ötsugaras, valójában azonban a kétoldaliból létrejött szimmetriájuk. Feltűnő az is, hogy fosszilisán ismert fajaik száma, amely 15 000-re tehető, meghaladja a jelenleg élő, leírt fajok számát, ez mintegy 7 300.

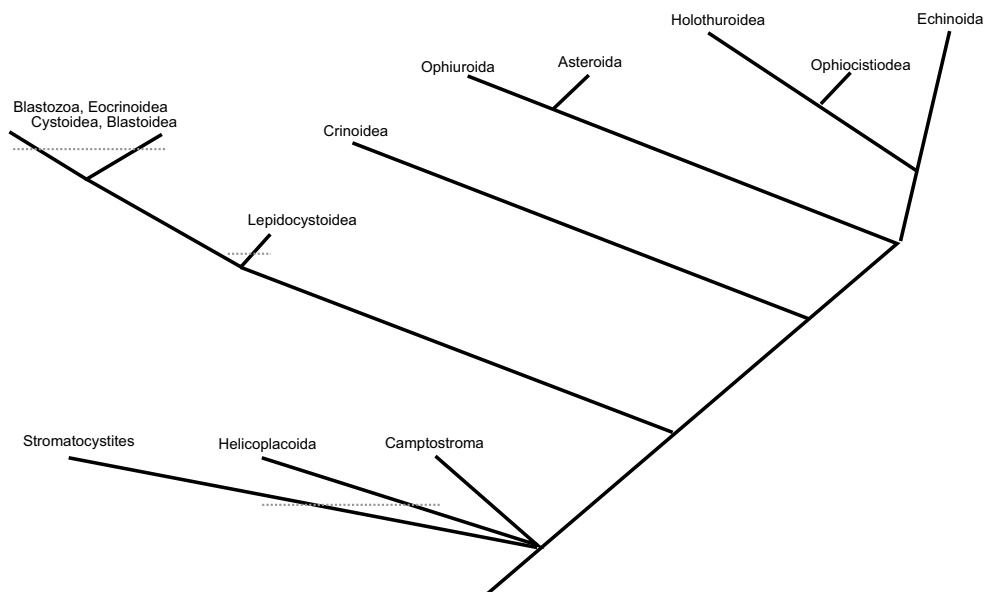
Legkorábbi maradványaikat a Kambriumtól ismerjük, és több olyan csoportjuk van, amelybe már csak kihalt fajok tartoznak. Változatos testfelépítésük ellenére alapjellegeikben nagyon egységesek, ilyen a fejlett, cölóma-eredetű belső üregrendszer (hydrocoel), a pentaradiális szimmetria és a mezodermális elemekből létrejövő belső váz. Ez a váz ossiculumokból és lemezekből áll, amelyekbe egységes tengely szerint orientáltan kalcium-karbonát kristályok rakódnak. A mikrokristályok közeit szerves anyag tölti ki, ez együtt a szivacsok szerkezetére emlékeztető porózus struktúrát alkot (*stereoma*). Ez a szerkezeti sajátosság már a legősibb ismert Crinoidea fossziliáknál is megfigyelhető.

A tüskésbőrűek evolúciója során a különböző testtájak méreteiben és arányaiiban lényeges változások történtek. A jelenlegi csoportok közül a Crinoidea fajokban mind a nyél, mind a test vázát nagyrészt a perforálatlan vázelemek alkotják, míg az **Asterioidea**, **Ophiuroidea**, **Echinoidea** és **Holothuroidea** osztályok tagjait nagyrészt perforált vázelemek borítják, és a perforálatlan vázterületek nagy mértékben redukálódtak. Az is nyilvánvaló, hogy mindezek a jelenlegi csoportok olymértékben eltérnek a tüskésbőrűek ősi alakjaitól, hogy anatómiájuk alapján

nehézségekbe ütközik a fosszilis alakok evolúciós kapcsolatainak a tisztázása. Így a fosszilis alakok filogenetikai fája erősen hipotetikus (80. ábra). A legősibb tüskésbőrűek a Praekambrium folyamán, sekélytengeri epibenthikus élőhelyeken alakulhattak ki. Gyors radiációjukat valószínűsíti, hogy a Kambriumban már jelen volt a későbbi filogenetikai ágak mindegyikének valamilyen ősi képviselője, és az Ordovicium végéig minden főbb filogenetikai ág kialakult. Ez kisebb-nagyobb változásokkal egészen a Triászig így maradt, mivel a Devon-beli, majd a Perm-végi nagy kihalást csak a jelenleg is élő öt osztály képviselői élték túl.

Minden Echinodermata osztály lárvális alakjai kétoldali szimmetriájúak, hármas (trimer) tagozódású cölómával. Átalakulásuk során testük bal oldalából lesz az orális, jobb oldalából az aborális felület. Egyedfejlődésük későbbi szakaszában lépnek működésbe a pentaradiális szimmetriát kialakító homeobox gének. Ezek működésbeli különbözőségei okozhatták a korai Echinodermata alakok, mint a carpoid, helicoplacoid és ctenocysteid Homalozoa-csoportok eltéréseit. Az egyedfejlődés főbb sajátosságai, bizonyos fosszilis alakok vázképződményeiből ítélve, már a legősibb tüskésbőrűeknél (pl. *Stromatocystites*, *Camptostroma*, v.ö. 64. ábra) is többé-kevésbé jelen kellett, hogy legyenek.

A jelenlegi Echinodermata osztályok közül a Crinoidea mutatja a legkorábbi, a Kambriumban végbement radiációt. Ősi csoportjaik, a Protocrinoid-ok a Paleozoikum folyamán többszöri, jelentős változásokon mentek át. Legkorábbi alakjaik karjainak még kalcifikált ambulakrális lemezei voltak, ezek azonban a későbbiek folyamán redukálódtak. A további diverzifikáció főleg az egyes csoportoknak az életmódjuktól függő mozgékonyágát érintette. A maiakhoz hasonló Asteroidea, Ophiuroidea és Echinoida alakok már az Ordoviciumban megjelentek, a legkorábbi Holothuria-kat viszont csak a Szilurtól ismerjük. Sokáig úgy vélték, hogy az ún.



64. ábra. A fosszilis és a jelenleg is élő tüskésbőrűek filogenetikai kapcsolatai. A szaggatott vonalakkal a kihalt csoportokat jelöljük

cryptosyringid jelleg, a belső radiális csatorna megléte alapján a tengeri csillagok képezik a másik három csoport, a kígyókarúak, a tengeri sünek és a tengeri uborkák testvércsoportját. Ez azonban, a molekuláris bizonyítékok alapján csupán egy párhuzamosan kialakult jelleg. Ehelyett egyrészt az Asteroidea és Ophiuroidea, másrészt a Echinoida és a Holothuroidea alkot egy-egy monofiletikus testvércsoportpárt (64. ábra). Nagyon valószínű, hogy ennek a két monofiletikus csoportnak a divergenciáit a lárvális táplálkozási mód eltérővé válása okozhatta azáltal, hogy más-más források kihasználására specializálódtak. Vázelemekkel erősített csillós nyúlványú pluteus lárvája van ugyanis a kígyókarú csillagoknak és a tengeri süneknek, viszont csillós fejlebenszerű (bipinnaria) vagy csillósávós (auricularia) lárvája van a tengeri csillagoknak, illetve a tengeri uborkáknak.

Hemichordata – Fél-gerinchúrosok

A Hemichordata törzsbe kizárólag tengeri, benthikus életmódú, kétoldali szimmetriájú állatok tartoznak. Bár fajsza-muk más csoportokhoz képest elenyésző, mintegy 130 faj csupán, mégis szinte kozmopolita elterjedésűek, és benthikus élőhelyeik az árapályzónától az abisszális mélységekig terjednek. Két fő csoportjukat az aljzatba fúródó életmódú **béllel-légzők** (vagy makkférgek – **Enteropneusta**), illetve a – némileg a mohaállatokhoz hasonló – telepeket alkotó **csövesek** – Pterobranchia alkotják.

Az eddig ismert fosszilis anyagokban szinte kizárólag az utóbbiak vannak jelen, megkövesült csöveik formájában. A kihalt Enteropneustákból gyéren maradtak fenn fossziliák, bár ismert néhány leírt fosszilis genusz (*Mazoglossus*, *Megaderaton*, *Mesobalanoglossus*) és további valószínűsíthető maradvány. Közülük a legfontosabb a középső kambriumi Burgess-palákból a közelmúltban leírt *Spartobranchus tenuis*, amelynek csőszerű külső váza lehetett. Ez azokhoz a nemrég felfedezett mélytengeri Enteropneusta-fajokkal lehetett hasonló, amelyek nyálkás csövekben élnek, és az Enteropneusta–Pterobranchia osztályok közös eredetére utalnak. A morfológiai és a paleontológiai vizsgálatok egyaránt ennek a két osztálynak a monofiletikus jellegét igazolják, bár korábban a 18S-es riboszómális DNS szekvenciák alapján úgy vélték, hogy a Pterobranchia-k az Enteropneusta-ba beágyazottak, illetve a Harrimanidae család testvércsoportját képezik. Ezt azonban a genomikai vizsgálatok (Simakov *et al.* 2015) cáfolták, kimutatva, hogy az Enteropneusta és Pterobranchia osztályok valóban testvércsoportok.

A Hemichordata-k vizsgálata alapvetően hozzájárult a Chordata osztályok filogenetikai kapcsolatainak megértéséhez. A chorda dorsalishoz hasonló szöveti szerkezetű támasztóelem és a kopolyúnyítlások megléte alapján sokáig úgy vélték, hogy a Hemichordata-k közvetlen leszármazási kapcsolatban állnak a gerinchúrosokkal, illetve azoknak egy altörzsét képviselik. A garati kopolyúnyrések azonban a génexpressziós vizsgálatok alapján a Deuterostomia-k ősi jellegkészletéhez tartoznak. Jelenlétük a planktonszűrőgető táplálkozási mód alapvető feltétele, így ennek a jellegnek a fennmaradása vagy eltűnése nagyban függ az illető állatcsoport táplálkozási módjától. A Hemichordata-k lárvális alakjainak, a tornaria-dipleurula lárváknak a megléte viszont egyértelműen bizonyítja a kapcsolatot az Echinodermata-val, és ezt igazolják a molekuláris filogenetikai eredmények is.

Chordata – Gerinchúrosok

Chordata – filogenetikai áttekintés

A kambriumi radiáció gazdag fosszilis anyaga azt bizonyítja, hogy a legtöbb tengeri benthikus szervezet ősei a Praekambriumban már jelen lehettek. A gerinchúrosok legkorábbi alakjai is erre az időszakra vezethetők vissza. Üledékevő vagy planktonszűrő őseik szabadon élő, aktívan mozgó feregszerű benthikus állatok lehettek, amelyek szájníylásukon keresztül, illetve a félgerinchúrosokéhoz hasonló szűrőberendezéssel táplálkozhattak és ivarosn szaporodtak. Ezt követően ilyen ősi szervezet specializálódhatott a gerincesekre jellemző zsákmányszerzésre, ehhez alakultak ki a megfelelő érzékszervek és állkapcsok. Más fejlődési ágakon a szűrőgető táplálkozás maradt meg, ahogy a fejgerinchúrosoknál és előgerinchúrosoknál látjuk. Ebihalhoz hasonló lárvatípus alakult ki, amely mozgékonyabb és hatékonyabb a táplálkozásban, mint a csillós lávvaformák. A Chordata törzs legkorábbi, ma is élő ágazatát a **fejgerinchúrosok** képviselik, fosszilis képviselőjüket (*Haikouella* sp.) a kambriumi Chenjiang-faunában találták meg (65. ábra).

A Chordata törzsbe három filogenetikai ágazat tartozik, Cephalochordata, Urochordata és Vertebrata. Monofiletikus jellegét számos szünapomorfia igazolja. Ilyen mindenekelőtt az embrionális (archenterikus) mezodermből létrejött **chorda dorsalis** (*notochord*), a garati kopoltyúrések, a velőcső-eredetű központi idegrendszer, az endostyl (a gerinceseknél ebből alakul ki a pajzsmirigy) és az izmos posztanális farok. Legkorábbi leleteik a korai Kambriumból vannak, ezek legalább 530 millió évesek, viszont a molekuláris elemzések szerint őseiknek 800–700 millió évvel ezelőtt már létezniük kellett. Ami az altörzsek filogenetikai kapcsolatait illeti, alkati hasonlóságuk alapján korábban úgy vélték, hogy a gerincesek – Vertebrata filogenetikai testvércsoportja a fejgerinchúrosak – Cephalochordata. Az egyedfejlődési és a genomikai vizsgálatok viszont azt bizonyítják, hogy az előgerinchúrosak – Urochordata és Vertebrata egymás testvércsoportjai (Olfactores ágazat). A gerinchúr kialakulását ezekben a csoportokban alaposan tanulmányozták. A *Ciona intestinalis* zsákállatban mindössze 40 sejtből áll, amelyek vakuolizálva alakítják ki a hosszanti csőszerű alakot. Osztdódásukat a *brachyury* transzkripció faktor szabályozza. A gerincesekben a pajzsmirigy jódot köt meg, T3–T4 hormonokat választ ki, amelyek az anyagcserét, a posztembrionális fejlődést, az Urochordáknál az átalakulást is szabályozzák. A két gerinchúros csoportban ezt a funkciót a thyreoid-homológ **endostyl** tölti be, ezt mutatja, hogy a Cephalochordata genomban jelen van a thyreoid hormon receptor (*TR*) gén, és további, a thyreoid hormon szintézisét kódoló gének. Jódmegkötést tapasztaltak ugyan a Hemichordata-ban is, pharynx-sejtjeik azonban nem homológok a Chordata endostyllal.

A Chordata-k szerveződésének egyik kulcskérdése az egyes szervek dorzoventrális helyzete a Hemichordata-hoz, sőt az összes Bilateria-hoz viszonyítva. A Hemichordata kopoltyúrések – szemben a ventrális szájníylással – dorzális helyzetűek, a Cephalochordata-k és a Vertebrata-k kopoltyúrései viszont ventrális helyzetűek. A Hemichordata egyedfejlődése során a dorzális oldal kialakulását a csont morfogenetikus fehérje (BMP) szabályozza, a ventrális oldalét viszont ennek antagonistája, a chordrin (ahogy egyébként az ízeltlábúakban is). A gerinces BMP

ventrálisan lép működésbe, a chondrin pedig a dorzális oldal morfogenetikus folyamatait szabályozza. A Deuterostomia evolúció másik fő sajátossága a génduplikációk jelentős száma, ez különösen pedig a *HOX*-klaszterre jellemző (16–17. ábra). A korábbi vizsgálatok szerint ez a Cephalochordata-ban 14 génből áll, azonban a *Branchiostoma floridae* lándzsahalnál 2008-ban egy 15. gént is azonosítottak. Ezen kívül, az összajúkához viszonyítva a Cephalochordata-nál és a gerinceseknél is, a *HOX* 9–14 is duplikálódik, de a későbbiekben a csontoshalaknál és a Tetrapoda-nál a *HOX* 14 már elvész. Az Urochordata genomban a *HOX*-gének száma jelentősen csökken, a szesszilizációval együttjáró egyszerűsödés morfogenetikai folyamataival együtt. A *HOX*-gének duplikációja különösen fontos a Chordata-evolúció szempontjából, mert ezek mint „mestergének” határozzák meg a gerinchúros test hosszanti szerveződését.

Filogenetikai ismereteink szerint a jelenlegi csoportok közül a Chordata bazális elágazását a Cephalochordata-k képezik, testvércsoportjuk az Urochordata + Vertebrata (**Olfactores**). A gerinceseken belül a **nyálkahalakat (Hyperothreti)** tekintjük alapi elágazású csoportnak, mivel ezeknél a hosszanti tengelyvázból lényegében csak a központi idegrendszer körülvevő porcos tok létezik. Ezeket korábban egy szünpleziomorfa alapján („állkapocsnélküliek”) **Agnotha** néven az ingolákkal egy taxonba foglalták össze, ám ez filogenetikai szempontból tarthatatlan. A filogenetikai fa rekonstrukciója főleg azért nehéz, mert a fenti szünpleziomorfa nemcsak az ingolákra (Petromyzontida), hanem számos fosszilis, még a Paleozoikum idején, főleg a Devon végén kihalt csoportra is jellemző.

A Cephalochordata mintegy 30 kistermetű, halra emlékeztető külsejű, hosszúság fűzlevél vagy lándzsa alakú fajt foglal magába. Jóval fajgazdagabbak az Urochordata-k, mintegy 3 000 fajuk négy filogenetikai ágra tagozódik, ezek az **aszciáák – Ascidiacea**, a **farkos zsákállatok – Appendicularia**, a **szalpák – Thaliacea** és a benthikus **ál-szalpák – Sorberacea**.

Cephalochordata – Fejgerinchúrosok

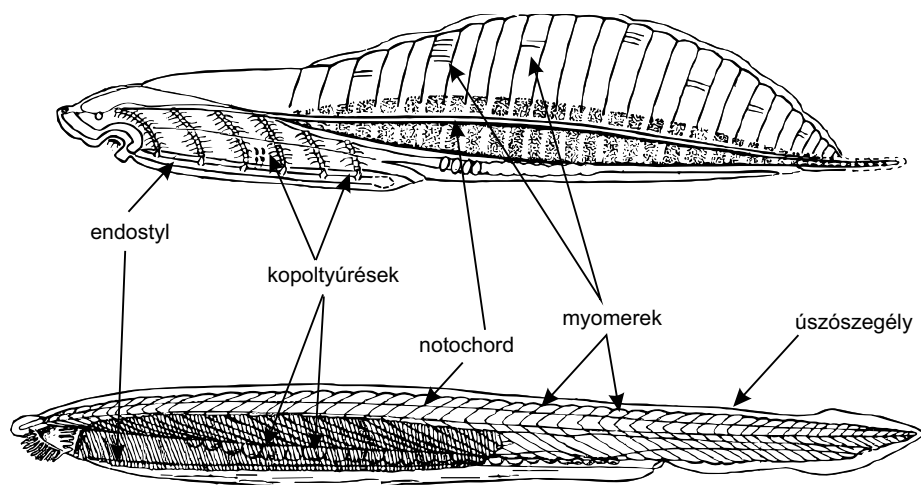
Sekély tengerfenéken élő, külsőleg a halakra emlékeztető („lándzsahal”), 4–8 cm hosszú, benthikus állatok. Fejük az ásást segítő rostrumban végződik, ez áll ki az izapból, így szűri ki a vízből a lebegő szerves részecskéket. Testük oldalról lapított, fejre, törzsre és farkra különül. Hát- és hasoldaluk középvonalában cölómaüregekkel erősített úszószegély húzódik, farkuk kihegyesedő úszóban végződik. Külsőleg jól láthatóan szelvényezett állatok, ezt az törzsisomzat, az idegek, a kiválasztószervek és ivarszervek elrendeződése bizonyítja. A testfal harántcsíkt izomzatát hosszanti irányban 50–75 V alakú myomer alkotja. Gerinchúrjuk a rostrumtól a fark hegyéig húzódik. Idegrendszerük háti, hosszanti üreges velőcsőből és szelvényezett idegekből áll. Mögötte fekszik a kissé megnagyobbodott két pár agylebeny. Váltivarúak, megtermékenyítésük külső. Barázdálódásuk aequalis, holoblasztikus, radiális, a gasztruláció invaginációs. Az elülső cölómák, a myomerek és a gerinchúr enterocoel mezodermaképződéssel jönnek létre. A kikelő lárvá elcsillóival úszik, majd ezt a funkciót az izmos fark váltja fel. Fosszilis alakjaikat a középső-kambriumi Burgess palákban (Brit Columbia, Kanada), és a valamivel korábbi Chenyiang faunaegyüttesben (Yünnan, Kína) is megtalálták (65. ábra).

Urochordata – Előgerinchúrosok

Mintegy háromezer fajuk tengeri, szűrőgető állat, többségük helytűlő. Monofiletikus jellegüket több szünapomorfia igazolja. Ilyen mindenekelőtt a tunicint tartalmazó kutikula, a branchiális szűrőkamrát képező tágas garat (pharynx) és a vízáramlást biztosító szifók. Testüket vastag, az egyes csoportokban eltérően lágy vagy porckeményességű héj (*tunica*) borítja, amely fehérjét, szénhidrátot és vizet tartalmaz. Külső rétegét kémiaiilag a cellulózzal egyező poliszaccharid, a *tunicin* alkotja, három irányban haladó rostjai a tunikát vékony lemezekbe rendeződve erősítik. A külső váz az állattal együtt növekszik, benne vérerek, véresejtek is találhatóak. A gerinc-húr, hátoldali idegcső és a fark csak lárvakorban van meg (kivétel: farkos zsák-állatok – Appendicularia). Cölómájuk és a szelvényezettségük redukált, a cölóma maradványa a pericardium. Idegrendszerük leegyszerűsödött, egy ganglionból és hozzá kapcsolódó idegekből áll. Túlnyomóan híműek. Lárvaik ebihalhoz hasonlóak, hosszú farkukkal úsznak. A gerinchúrosok erősen átalakult ága, életformájuk és fejlődési módjaik specializálódtak. A molekuláris bizonyítékok alapján bennük az ősi Chordata genom lényegesen redukálódott és átszerveződött (lásd: 65. ábra). Viszonylag kevés fosszilis maradványukat ismerjük a korai Kambrium időszakból.

Vertebrata – Gerincesek

A gerincesek filogenetikai kapcsolatainak megítélésében alapvető változást hoztak azok a sokgényes vizsgálatok, amelyek megmutatták, hogy *(i)* az **előgerinchúrosok** (Urochordata) alkotják a **gerincesek** (Vertebrata) testvércsoportját, és *(ii)* a kettő együtt alkotja az **Olfactores** filogenetikai ágazatot. Ez egyben azzal a nevezéktani következménnyel járt, hogy a Vertebrata taxonnév szinoním értelművé vált a **Craniata**-val. A fen-



65. ábra. A mintegy 530 millió éves (Alsó-Kambrium) Yünnan tartománybeli *Haikouella* és a jelenlegi *Branchiostoma lanceolatum* (Cephalochordata) szervezetének áttekintése

ti felismerésből az is következik, hogy mindazok a jellegek, amelyek a Cephalochordata és a Vertebrata olyan közös jellegei, mint a szelvényes, myomerekre tagolódó törzsizomzat és az úszószegély, valójában a Chordata törzs közös ősére utaló szünapomorfiák, amelyeket az Urochordata-k másodlagos egyszerűsődéssel elveszítettek.

A Vertebrata filogenetikai ágazat meghatározó jellegei a koponyára és gerincoszlopra tagolódó belső váz, illetve a hozzá csatlakozó, dorzális helyzetű embrionális velőcsőből létrejövő központi idegrendszer. Agyukat porc- vagy csontszövetből felépülő struktúra, a koponya veszi körül. A gerinchúr embrionálisan, egyeseknél kifejlett korban is a test szilárdító vázát képezi. A gerincoszlop és a támasztórendszer más elemei a fejlettebb csoportoknál porc- vagy csontszövetből, esetenként mindkettőből épülnek fel. Az elemi velőcső formálódását követően az arról leváló velőlécből nemcsak idegsejtek, pigmentsejtek, hanem olyan porc- és csontszövet is differenciálódik, ami az agykoponya elülső részének, illetve a zsigeríveknek a kialakításában vesz részt. Az agy többnyire jól fejlett, 10–12 agyidegpár indul ki belőle, a kilépő háti és hasi gyökök általában egyesülnek.

Csoport: Nyálkahalak (Hyperotreti) – Koponyájuk elkülönült, de az agykoponya még nem differenciálódott teljesen, valamint nincs sem porcos, sem csontos gerincoszlopuk, így a test tengelyvázát csak a gerinchúr képezi. A nyálkahalak a sokgénés molekuláris filogenetikai vizsgálatok alapján valamennyi további gerinces testvércsoportjának bizonyultak, ezért a korábbi besorolásuk az Agnatha filogenetikai ágazatba helytelennek bizonyult.

Csoport: Állkapocsnélküliek (Agnatha) – az ingolákat (Petromyzontida) és a kihalt rokon csoportokat (Conodonta, Pteraspidomorphi, Anaspida, Thelodonti, Osteostracomorphi) foglalja magába. Testük szilárdító váza a gerinchúr, az elülső kopoltyúívekből az állkapcsok még nem alakultak ki, kopoltyúíveik a neurocraniumhoz hozzánőttek. Páros úszóik hiányzanak, páratlan úszóikat porcsugarak támasztják. Belső fülükben csak egy vagy két félkörös ívjárat alakult ki. Kihalt csoportjaik közül a **csontpáncélosak (Osteostracomorphi)** állnak a legközelebb az állkapcsos gerincesekhez, minden bizonnyal az előbbieket képezik a felső-Szilur időszakban megjelent **állkapcsos gerincesek (Gnathostomata)** testvércsoportját.

Csoport: Állkapcsos gerincesek (Gnathostomata) – az előző csoporttal együtt monofiletikus egységet képez. Az állkapcsok az elülső kopoltyúívek módosulásából alakultak ki. A koponya nyakszirti tájéka megvan. Jellemzőjük a test hátoldalán húzódó, csontosodott gerincoszlop. Valamennyi állkapcsos gerinces állat embrionális élete során megjelenik a gerinchúr, a kopoltyútasakok és a farok. A gerinchúr maradványa bizonyos csoportokban kifejlett korban is megtalálható. Páros végtagjaik többnyire megvannak, egyes csoportoknál csökevényesek. Kültakarójuknak hám- és írha rétege van, és számos függeléke alakult ki. Az emésztőrendszer háromszakaszos, járulékos szervei a máj és a hasnyálmirigy. Keringési rendszerük zárt, vörösvérsejtjeik hemoglobint tartalmaznak. A kopoltyú a halak tipikus légzőszerve, de megvan a kétéltűekben is; légzőhámja, a kopoltyúerek és idegek a kopoltyúívek külső oldalán helyezkednek el. A kifejlett állatok kiválasztószerve az ősvese, vagy az utóvese. Csaknem kivétel nélkül váltivarúak. Központi idegrendszerük agyra és gerincvelőre tagolódik. Tíz vagy 12 agyidegpárjuk van. Belső fülükben mindhárom félkörös ívjárat megvan. Belső elválasztású mirigyeik működését az agyalapi mirigy koordinálja.

Az állkapcsos gerincesek fossziliái a Szilurtól és az alsó-Devontól ismertek. Evolúciójuk során a porcos- és a csontos vázúak (Chondrognathostomata, Osteognathostomata)

csoportja korán elkülönült egymástól. Az **ősalllkapcsosak** (*Acanthodii*) az alsó Devontól ismert ősi **sugarasúszójú-** (**Actinopterygii**) és **izmosúszójú-** (**Sarcopterygii**) halakkal párhuzamosan, azok testvércsoportjaként fejlődtek, majd a felső Karbonban kihaltak. A szintén kihalt páncélos porcoshalak (*Placodermi*) az alsó Devontól jelentek meg, ezeket tekintjük a **porcoshalak** (**Chondrichthyes**) testvércsoportjának.

Chondrichthyes – Porcoshalak

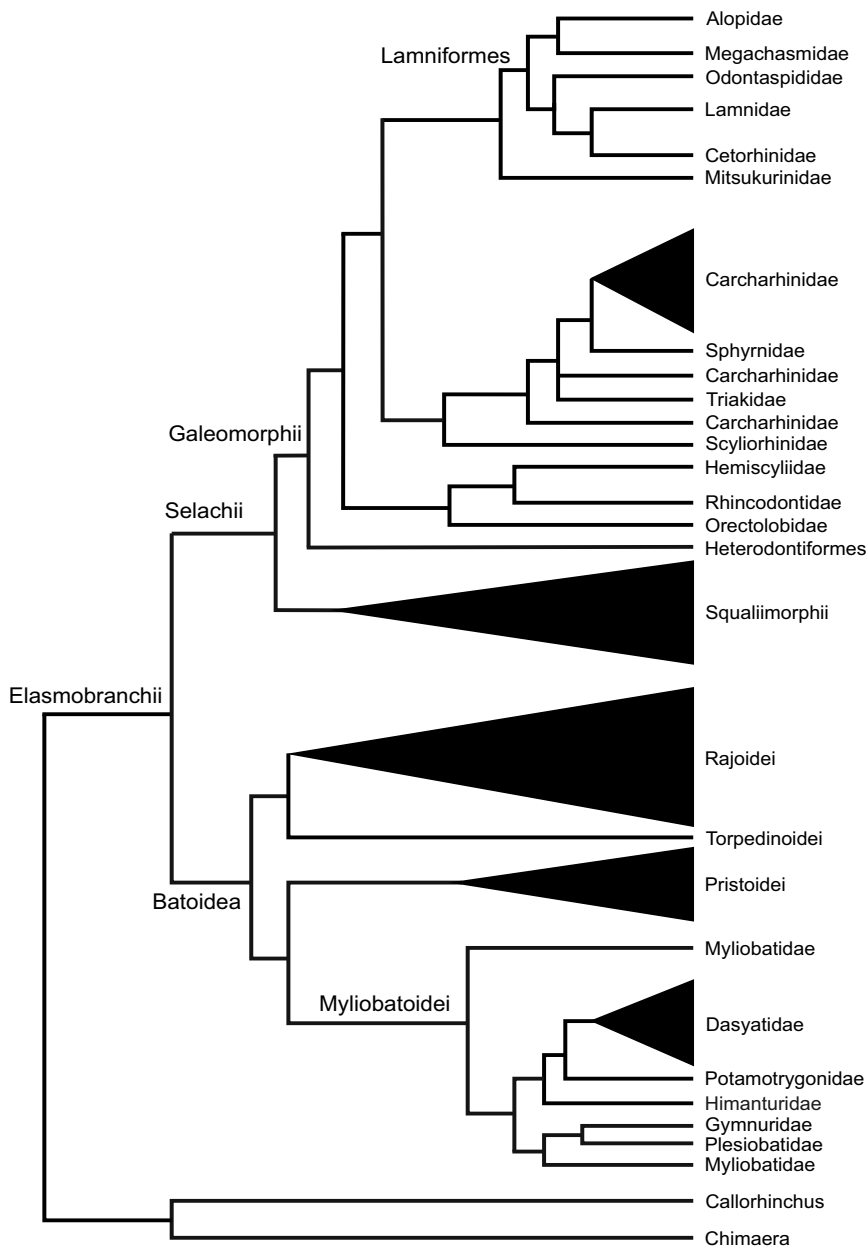
Belső vázuk porcos, gyakran kalcifikáció révén keményedik. A kopolyúívek porcos vázúak. Állkapcsaikon éles, a plakoid pikkellyel egyező szerkezetű fogak ülnek. Úszósugaraik epidermális eredetű, lágy szaruképletek. Nincs úszóhólyaguk. Bélcsatornájukban spirális redő húzódik. Szívük kétüregű. Kiválasztószervük ősvese típusú, illetve ennek az opisthonephros változata. Váltivarúak, páros ivarszerveik kivezető járata a kloákába nyílik. Közvetlen fejlődésűek. Tojásrakó (ovipar) fajaik tozásait szarutok veszi körül. Az ovovivipar fajokban az anya és az utód szervezete között anyagcserekapcsolat nem jön létre. Tíz pár agyidegük van. Elsősorban tengerekben élnek, az édesvizekben csak néhány faj fordul elő.

A porcoshalak a Devon időszaktól ismertek. A Karbonban élt, kihalt *Placodermi* porcoshalak fejét és testük elejét a cápapikkellyel egyező szerkezetű csontpáncél borította. A tömörfejúek, valamint a cápák és ráják további fejlődése a Karbontól kezdve elkülönült egymástól.

Elasmobranchii – Cápák és Ráják

Elasmobranchii – cápák és ráják alkotják a porcoshalak igen változatos küllemű és fajgazdag (mintegy 1200 faj) alosztályát. Legősibb képviselőik – ismereteink szerint – a Devon végén, a Szilur elején, mintegy 400 millió éve jelentek meg. A jelenlegi leszármaztatott csoportok ősei a Mezozoikumban éltek. Bár mind fejlődéstörténeti szempontból, mind az óceáni ökoszisztéma működése szempontjából kulcsfontosságú csoportról van szó, filogenetikai szempontból eléggé hiányosan kutattak. Molekuláris taxonómiájuk átfogó feldolgozását mitogenomikai alapon végezték el (66. ábra). A **cápák**on (**Selachii**) belül a maximum likelihood (ML) és a bayesi filogenetikai elemzések egyaránt megkülönböztetik a **Galeomorphii** és **Squalomorphii** ágazatokat. Az előbbi tagja a két nagy, fajgazdag rend, Lamniformes (heringcápaalakúak) és Carchariiformes (kékcápaalakúak) mint testvércsoportok, valamint az előbbi ikerkláduszok testvércsoportja, a dajkacápa-alakúak (*Orectolobiiformes*), és ebbe az ágazatba kerül még, mint az előbbieknél jóval kevésbé fajgazdag a **Squalomorphii** ágazat, amelybe mint testvércsoportok a szürkecápa-alakúak (*Hexanchiformes*) és a tuskécápa-alakúak (*Squaliformes*) tartoznak. A korábban önálló filogenetikai ágnak vélt fűrészescápák (*Pristiophoriformes*) az újabb filogenetikai vizsgálatok szerint az utóbbi csoportba beágyazottak. A **Selachii** főág testvércsoportja igazoltan a **Batoidei** (ráják), ezért az a korábbi nézet, mely szerint

a Batoidei filogenetikailag beágyazott volna a Selachii-ba (ún. Hypnosqualea hipotézis), megcáfoltnak tekinthető. A rájákon belül az egyik nagy filogenetikai ág testvércsoportjai a Rajoidei (valódirája-alakúak) és a Torpedinoidei (elektromosrája-alakúak), míg a másik fő filogenetikai irányt a Pristoidei (fűrészkeszély-alakúak) és a Myliobatoidei (tűskésrája-alakúak) képezik (66. ábra).



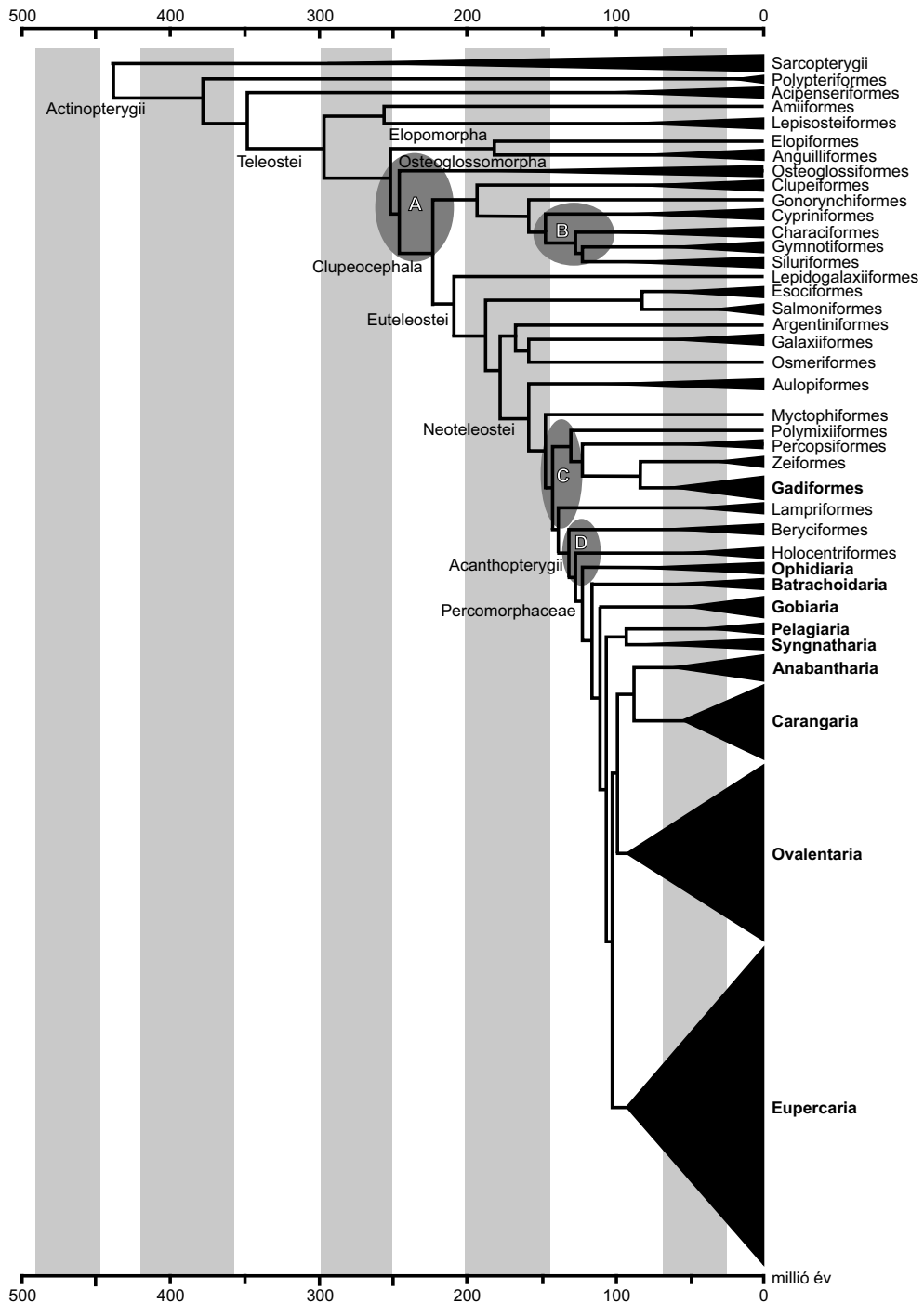
66. ábra. A Chondrichthyes recens csoportjainak filogenetikai dendrogrammja (Amaral *et al.* 2017 után, egyszerűsítve)

Actinopterygii – Sugarasúszójú halak

A sugarasúszójú halak alkotják a gerincesek legfajgazdagabb és –formagazdagabb csoportját mintegy 31 000 fajjal, amelyeket a korszerű rendszerek 72 (korábban 40) rendbe sorolnak. Mai filogenetikus rendszerezésük viszonylag korlátozott számú faj és gén vizsgálatára épült. Genom szintű adatok 144 fajról vannak, >0.5 Mb-t meghaladó exon-szekvenciák 66 rend 303 fájáról ismeretesek. Ezek alapján az rajzolódik ki, hogy míg az Actinopterygii ősei a Devon időszakban már biztosan jelen voltak, és a valódi csontshalak (Euteleostei) első nagy radiációja a Perm végi nagy kipusztulási hullám után, a felső Triászban és a Jurában következhetett be, addig az Acanthopterygii filogenetikai ágazat, és ezen belül a jelenlegi rendek és családok zömét képező Percomorphaceae rendsorozat radiációja a felső Krétára, a legutóbbi mintegy 80–70 millió évre tehető (67. ábra).

A legősibb Actinopterygii fajok megjelenési idejét a molekuláris becslések mintegy ~380 millió évvel ezelőtre teszik, ez mintegy 20 millió évvel idősebb, mint a legősibb ismert Actinopterygii fossziliának a kora. A 67. ábrán az 'A' jelzésű legkorábbi radiáció a korai Triászra tehető, és az Osteoglossomorpha–Elopomorpha csoportok (csontosnyelvűek és angolnák) elkülönülésével jellemezhető. Az ezt követő 'B' radiáció 140–130 millió év körül, a Kréta elején következhetett be, ez a Clupeiformes (heringalakúak) és a nagy fajváltozatosságú, teljesen édesvízi Otophysa csoport (pl. Cypriniformes – pontyalakúak) szétválásának és radiációjának időszaka. Ennél még némileg korábbra, a Jurára (180–170 millió év, 'C') tehető a szintén jelentős formagazdagságú és fajváltozatosságú Euteleostei korai elkülönülése, ezen belül a Protacanthopterygii radiációjával (Esociformes – csukalakúak, Salmoniformes – lazacalakúak, Gadiformes – tőkehalalakúak). A leginkább lezármaztatott csoport, a Percomorpha radiációjának a kezdete a középső-felső Krétára tehető ('D'). Ez a filogenetikai ágazat erősen támogatott módon kilenc csoportra tagolódik, korán szétvált csoportjaik közül a lassú úszású Syngnatharia (csikóhalak, tóhalak) és rendkívül gyorsan úszó Pelagiaria (pl. tonhalel) egymás testvércsoportjainak bizonyultak. Ezeknek a csoportoknak a radiációja nagyrészt még a Kréta vége előtt lezajlott, és nem a korai Paleogénben, a Kréta-végi tömeges extinkció után következett be.

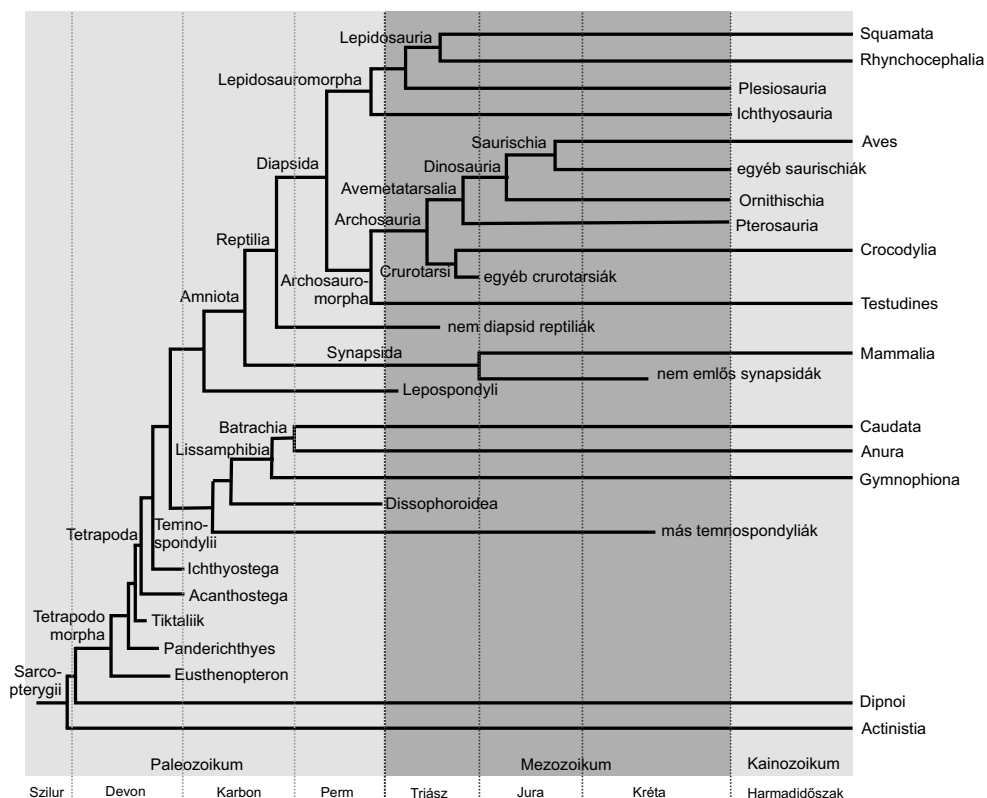
A sugarasúszójú halak ősi alakjainak farokúszója heterocerk volt. Ez a pleziomorfi jellem csak a Chondrostei filogenetikai ágazatban (Acipenseriformes – tokhalakúak) maradt meg. A többi csoport farokúszója homocerk típusú. Kültakarójukat el nem szarusodó laphám borítja, a pikkelyek az alatta lévő irharétegben fejlődnek. Pikkelyeik ganoid vagy elasmoid típusúak, ez utóbbinak két formája a cycloid és ctenoid pikkely. Belső vázuk legalább részben csontos. Az elől-hátul vájt (*amphicoel*) csigolyák testéhez lengőbordák csatlakoznak. Úszóikat kemény és/vagy lágy úszósugarak támasztják. Vázizomzatuk szelvényezett felépítésű. Úszóhólyagjuk rendszerint megvan, egy- vagy kétrészes, légjáratos (*physostomi*), vagy zárt (*physoclysti*) típusú lehet. A kopolyúívek nem kapcsolódnak szorosan a koponyához. Ösibb csoportjaiknál a fecskendőnyílás (*spiraculum*) is megvan. Az agy tagoltsága a többi gerinces állathoz hasonló, tíz agyidegpár különült el. Jellemzőes érzékszervük az oldalon szerv. Szívük egy pitvarból és egy kamrából áll. Kiválasztószervük a többségnél ósvese típusú. Csak belső fülük van, három félkörös ívjárat, itt helyezkedik el a hallás-egyensúlyozás szerve. Szemlencséjük gömb alakú, előre-hátra mozgatása biztosítja a kép élességét. Váltivarú állatok, ivarszerveik párosak. Ivárváltás gyakran előfordul. A megtermékenyítés általában külső.



68. ábra. Az Actinopterygii filogenetikai ágazat dendrogrammja (Hughes *et al.* 2018. után egyszerűsítve). A sötét szürke ovális foltok a fontosabb taxonok filogenetikai elágazásait jelzik (bővebben a szövegben)

Sarcopterygii – Izmosúszójú halak

Az izmosúszójú halak (Sarcopterygii) páros úszói pikkelyekkel fedett törésze „hússos”, önálló izomzatú. Két filogenetikai ágazatra tagolódnak. A **maradványhalak** (**Coelacanthiformes**) „tüdeje” zsírral töltött, belső orrnyílásuk hiányzik. Eredetileg édesvízi szervezetek, a Triász időszaktól kezdve mélytengeri életmódra specializálódtak. A Kréta-időszaktól kezdve a csoport újabb fossziliái nem ismertek, ezért kihaltnak vélték őket, mígnem 1938-ban a Comore-szigetek környékéről jelentős mélységből (150–400 m) több példányuk is előkerült, illetve ezt követően (1997) Celebesz közeléből is. A másik filogenetikai ágazat ősi alakjainak, a **kettőslégzésű halaknak** (**Dipnotetrapodomorpha**) működőképes tüdeje és kopoltyúja egyaránt volt. Az alsó Devontól ismert csoportjuk, a belső orrnyílású halak (Rhipidistia) két irányban fejlődött tovább. Az egyik a tüdőshalaké (Diphnomorpha), a kihalt csoportok (Porolepimorpha, Dipterimorpha) mellett ide sorolhatók az élő kövületnek számító, recens fajokat magába foglaló **tüdőshalak** (**Ceratodontimorpha**). Páros úszóik csontos váza eltér a szárazföldi gerincesek végtagjainak a felépítésétől. Belső orrnyílásaik sem homológok a Tetrapoda gerincesek choanájával. A



68. ábra. A Sarcopterygii gerinces osztályok filogenetikai tagolódása. A Tetrapoda két testvér-csoportja az Amphibia és az Amniota; ez utóbbin belül a Synapsida (Mammalia) és a Diapsida fő ágazatok válnak szét, illetve a Lepidosauria és Archosauria fő-osztályok. A madarak (Aves) az utóbbiba beágyazottak

másik, kihalt fejlődési ágazat tagjai a négy lábú halak (Tetrapodomorpha) voltak. Ide néhány, a szárazföld nedvesebb élőhelyeit is elfoglalni képes csoport tartozott (Osteolepidimorpha). Végtagvázaik és légzésük sajátosságai preadaptív módon képessé tették őket a szárazföldi életre, egyik filogenetikai águkból fejlődtek ki a szárazföldi gerincesek (Tetrapoda) ősei (68. ábra).

Tetrapoda – Szárazföldi gerincesek

A „négy lábú” gerincesek a Devonban különültek el az Sarcopterygii-k közé tartozó belső ornyílású halak (Rhipidistia) progresszív ágától („négy lábú” halak – Tetrapodomorpha). Ezek még vízhez kötött állatok voltak, végtagjaik a sekély, mocsaras, időszakosan oxigénszegény közegben, a sűrű vízínövényzetben való hatékonyabb előrehaladás, zsákmányszerzés és/vagy a levegővétel ökológiai kényszereinek a hatására alakultak ki. Bár az előkerült korai fossziliák zöme édesvízi üledékekből származnak, brakkvízi rétegekből is vannak leletek. A korábban a legősibb kétéltűnek tartott **Ichthyostega** testfelépítése még jobban hasonlít a Tetrapodomorpha halakéra, mint a valódi szárazföldi gerincesekére (Tetrapoda), ezért az *Ichthyostega* inkább kihalt testvércsoportja, és nem őse lehet a szárazföldi gerinceseknek. Geológiai léptékben rövid időn belül a Tetrapoda irány két ágon fejlődött tovább, az egyik a kétéltűek (Amphibia), míg a másik a magzatburkos gerincesek (Amniota) felé vezető irány (Zhang *et al.* 2005).

Amphibia – Kétéltűek

A kétéltűek (Amphibia), mintegy 6800 eddig ismertté vált fajjal, a szárazföldi gerincesek egyik legősibb, egyúttal egyik legfajgazdagabb csoportját képezik. Ez a szám távolról sem tekinthető véglegesnek, hiszen a fajok mintegy 40%-át, több, mint 2700 fajt, az elmúlt negyedszázadban fedeztek fel, vagy írtak le. Meglepő, hogy az olyan, kevésbé feltárt területek mellett, mint Madagaszkár trópusi erdei, még az Egyesült Államok délkeleti részéről is kerültek elő tudományra új taxonok (Nasikabatrachidae, Biju & Bossuyt 2003). Ezzel együtt jelentős az utóbbi évtizedekben kipusztult és/vagy kipusztulással veszélyeztetett fajok száma az élőhelyek pusztulása és a járványos betegségek terjedése miatt.

A molekuláris filogenetikai vizsgálatok szerint a mai kétéltűekhez vezető **Lissamphibia** filogenetikai ág a korai Karbonban, mintegy 352–347 millió évvel ezelőtt vált el az Amniota-k őseitől. Az újabb vizsgálatok is lényegében a „Batrachia” hipotézist erősítik meg, amely szerint a jelenleg is létező filogenetikai ágak közül alapi elválású a **Gymnophiona** (gilisztagóték) kládusza, az **Urodela** és **Anura** pedig testvér-kláduszok. A **Gymnophiona–Batrachia** szétválást a Karbon végére, a Perm kezdetére datálják (303–287 millió év), az **Urodela–Anura** szétválás pedig a felső Karbon – korai Perm (275–269 millió év) tehető (70. ábra).

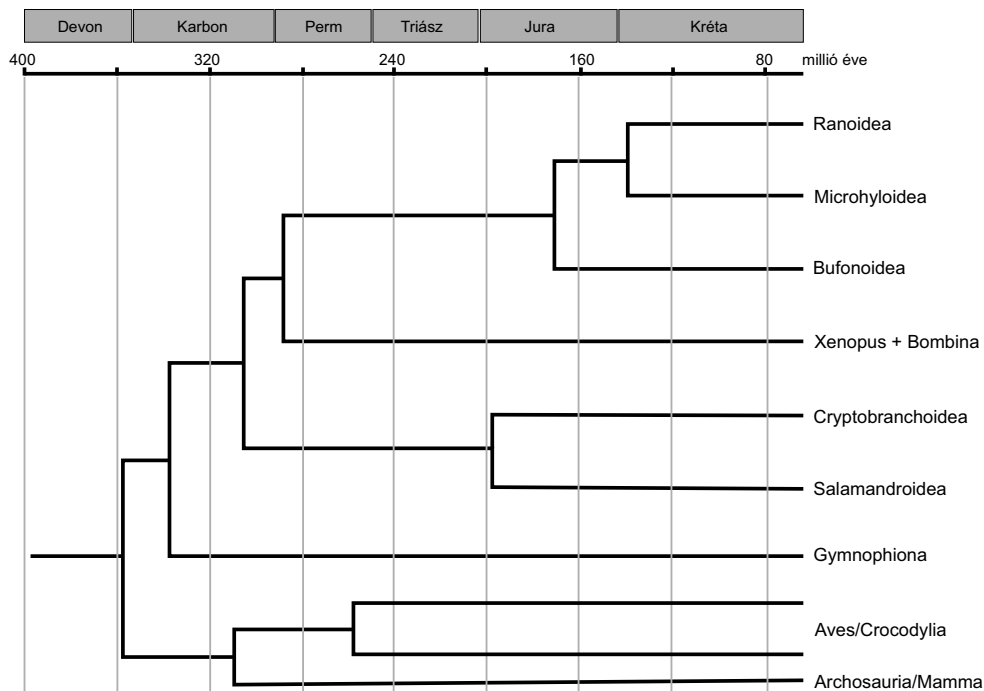
A molekuláris filogenetikai vizsgálatok (Hime *et al.* 2021, 70. ábra) szerint az Urodela-n belül a Cryptobranchoidea (Cryptobranchidae és Hynobiidae) és Salamandroidea (incl. Sirenidae) testvércsoportok, amelyek mintegy 148–171 millió

éve, a korai-középső Jurában válhattak szét (Zhang *et al.* 2006, 72. ábra). A Sirenidae bazális elválását követően a Salamandroidea-n belül két filogenetikai ág vált szét, egyik részről a Salamandridae + (Amblystomatidae + Dicamptodontidae), másik részről pedig a szukcesszív szétválás {Proteidae + [Rhyacotritonidae + (Amphiumidae + Plethodontidae)]} családokat magukba foglaló kládusok (72. ábra).

Ami a kételtűek filogenetikai ágainak földrajzi tagozódását illeti, a legősibb Gymnophiona ág elkülönülésének és kezdeti differenciálódásának a színhelye a Triász-időszaki Pangaea trópusi erdőövezete lehetett (89. ábra, c), a Salamandroidea ágé pedig Kelet-Délkelet-Ázsia (71. ábra, b). Az újabb fejlemény a Neobatrachia radiációja lehetett, amely Afrika és India területén zajlott (71. ábra, a), de ennek a folyamatnak a fosszilis bizonyítékai nagyon hiányosak, és csupán a földtörténeti Újidőből (Kainozoikum) ismeretesek. A 71. ábrán megjelenített (Zhang *et al.* 2005) ősföldrajzi viszonyok alapján azt feltételezhetjük, hogy radiációjuk az alsó-középső Jurában kezdődhetett, amikor még a Pangaea többé-kevésbé összefüggő volt, és óceáni barrierek nem akadályozták a sós vízre érzékeny kételtűek terjedését.

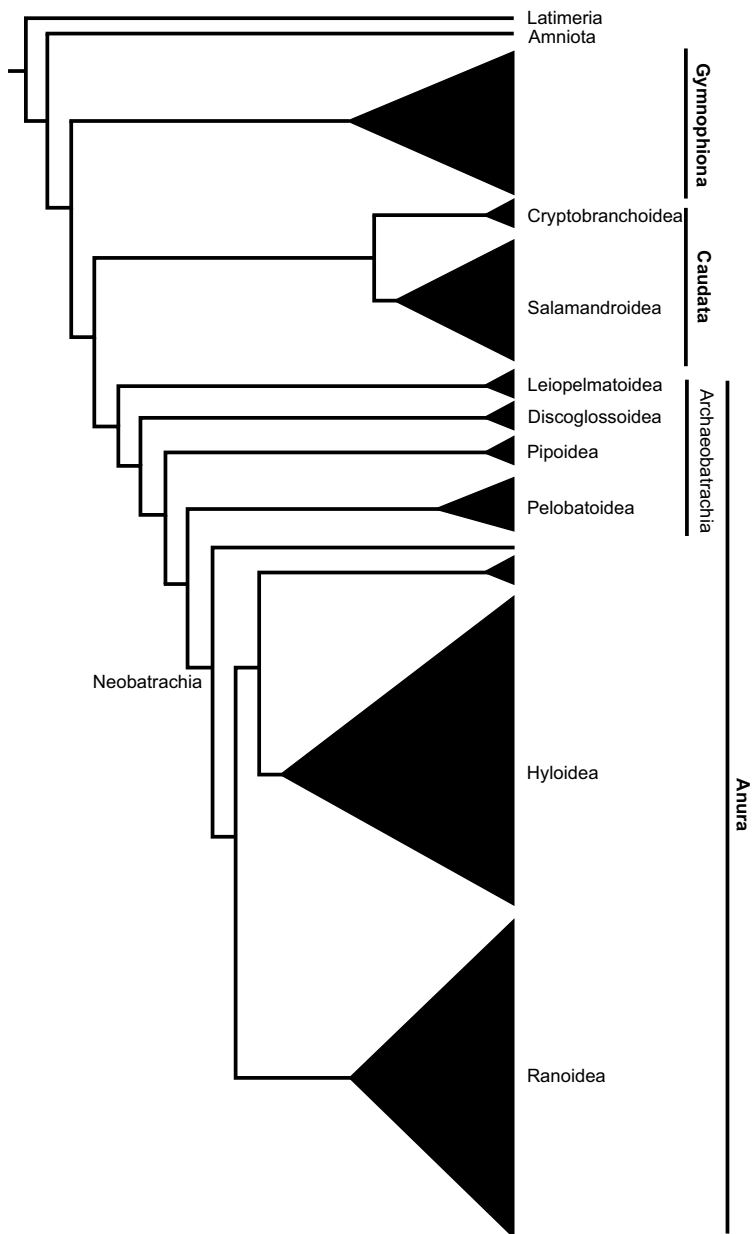
Caudata – Farkos kételtűek

A farkos kételtűek filogenetikai viszonyai sokáig tisztázatlanok voltak, és a rendszerekben szereplő több ismert genuszról (*Euproctus*, *Mertensiella*, *Triturus*) csak újabban derült ki, hogy polifiletikus. Egy filogenetikai elemzés tisztázta (Zhang *et al.* 2008), hogy az Appennini-félszigeten élő, filogenetikailag erősen izolált *Salamandrina*

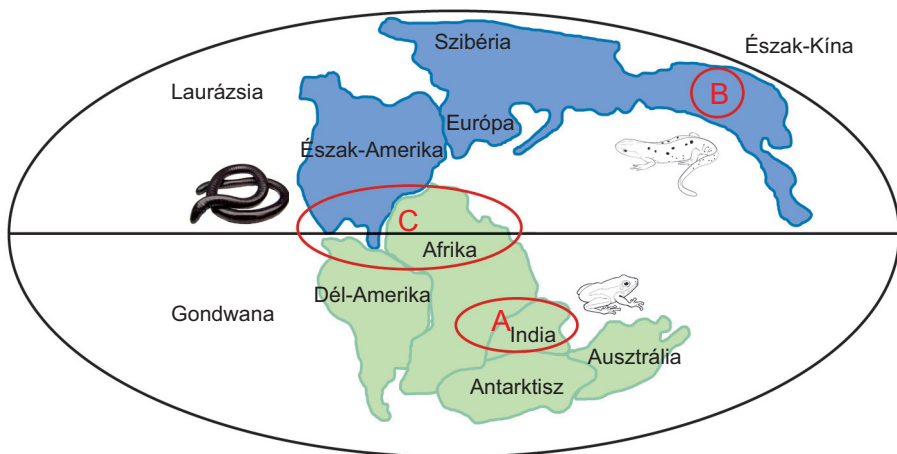


69. ábra. A kételtűek filogenetikai fája és kronológiája (Zhang *et al.* 2005, módosítva)

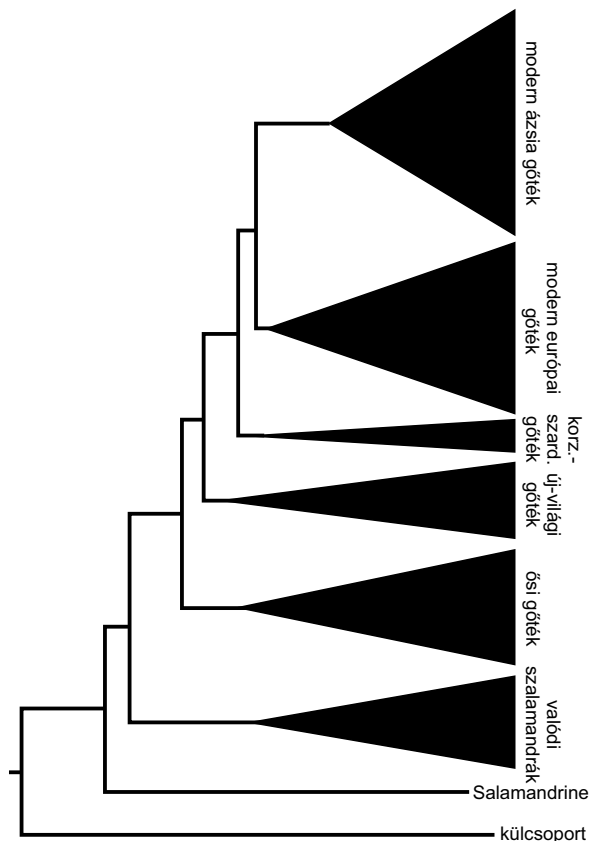
az összes további Salamandridae testvércsoportja (70. ábra). Utóbbiak több erősen támogatott filogenetikai ágazatra tagolódnak, ilyen mindenek előtt a „valódi” szalamandráké (*Chioglossa*, *Lyciasalamandra*, *Mertensiella*, *Salamandra*), amely a további monofiletikus ágazatok testvércsoportja. Ilyen az ősbibb koponyajelleget hordozó *Echinotriton*, *Pleurodeles* és *Tylotriton* nemzetségek kládusza, amelynek az evolúciós története fossziliákkal jól dokumentált. A következő ágazatot két észak-amerikai



70. ábra. A kétélrtűek (Amphibia) molekuláris filogenetikai fája három monofiletikus subphylumra tagolódik (Hime *et al.* 2021 után, egyszerűsítve)



71. ábra. A farkos kétéltűek három fő filogenetikai csoportjának a kialakulási–szétterjedési központjai (Zhang *et al.* 2005). A = Anura, B = Caudata, C = Gymnophiona



72. ábra A farkos kétéltűek (Urodela) filogenetikai kapcsolatai, részletesebben: Salamandridae (Zhang *et al.* 2008 után, egyszerűsítve)

nemzetség (*Notophthalmus*, *Taricha*) képviseli. A korzikai-szardíniai gőték (*Euproctus*) képezik a „modern” európai gőték (*Calotriton*, *Lisotriton*, *Mesotriton*, *Neurergus*, *Ommatotriton*, *Triturus*), és a szintén leszármaztatott jellegeket mutató ázsiai gőték (*Cynops*, *Pachytriton*, *Paramesotriton*) filogenetikai testvér-csoportját.

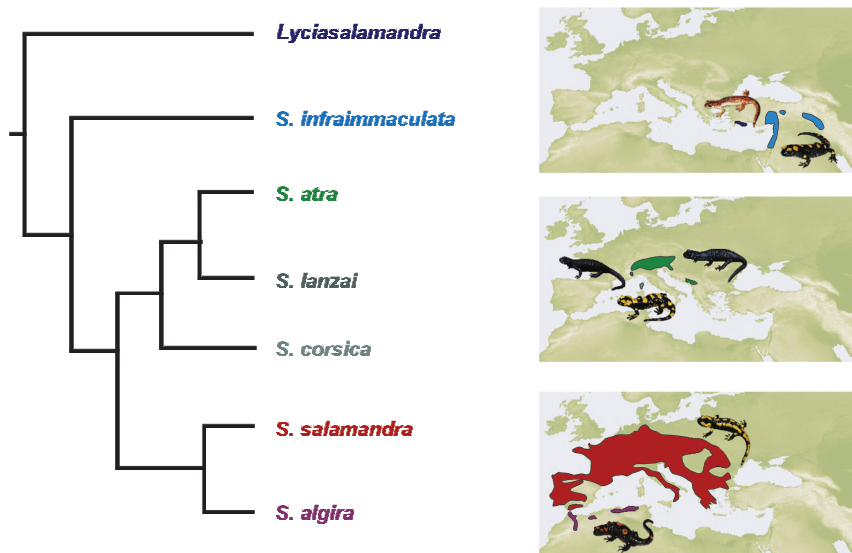
A jelenleg élő Salamandridae-k ősi alakjai a fossziliák és a molekuláris markerek egyező tanúsága szerint a felső Kréta – korai Paleocén közti időszakban (97–69 millió év) jelenhettek meg Európában és a transzatlanti „hídon” és kevéssel ezt követően, a korai-középső Eocénben (≈ 43 millió év) juthattak át Észak-Amerikába. Újabb radiáció eredménye volt az ázsiai Salamandridae fajok keletre terjedése Európából, a Turgaj-kapu beltenger visszahúzódása után (≈ 29 millió

év). A legfiatalabb fajképződési események vizsgálata pedig azt mutatja, hogy több genusz-csoportjuk (*Salamandra*, *Lissotriton*, *Mesotriton*, *Triturus*) filogenetikai differenciálódása és speciációs eseményei a Pliocén végétől napjainkig eltelt időszakban, a negyedidőszaki klímaváltozásokkal szoros összefüggésben mentek végbe.

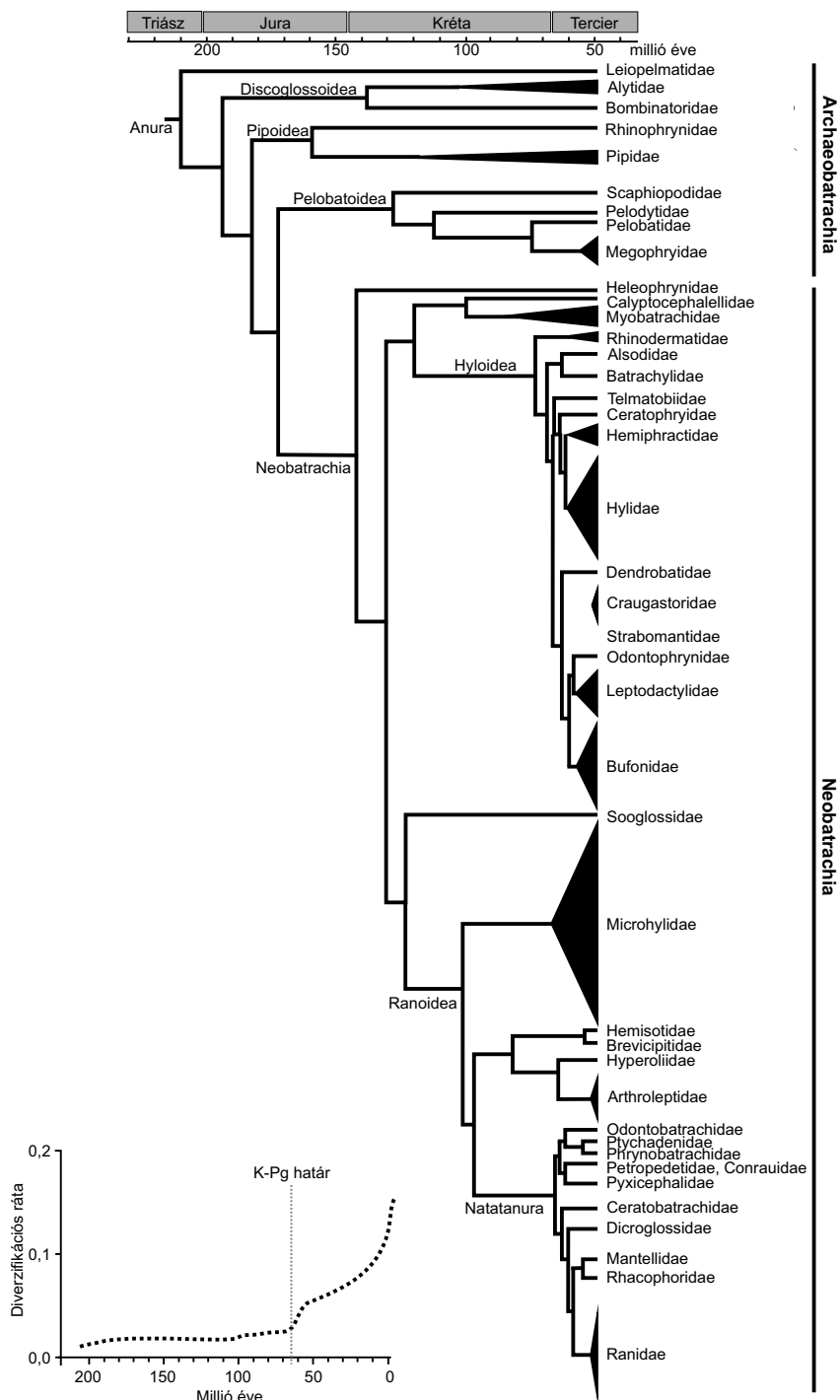
Viszonylag régóta ismert, hogy a szalamandrák közeli rokon taxonjai között lehetséges a hibridizáció, illetve a génáramlás. Ezért a genusz-csoport filogenetikáját és elterjedés-történetét csak újabban sikerült viszonylag ellentmondásmentesen tisztázni (Rodriguez *et al.* 2017). RADseq és mitogenomikai vizsgálatok igazolták, hogy a jelentős földrajzi és kariológiai változatosságú hét, kis-ázsiai és Égei-szigeteki *Lyciasalamandra* faj képezi a *Salamandra* fajok testvércsoportját. Utóbbi genuszon belül a *S. infraimmaculata* bazális elválású, a továbbiak közül a *S. atra*, *S. lanzai* és *S. corsica* alkotja az egyik monofiletikus csoportot, amelyen belül az alpin *S. atra* és *S. lanzai* testvérfajok. Ezek együttesen képezik a *S. salamandra* és *S. algira* fajpár testvércsoportját. A felsorolt sorrend egyben jelzi a filogenetikai szétválások időrendjét is, amely egyúttal azt is megmutatja, hogy bár minden *Salamandra* elevenszülő, az inkább csak adaptív jelleg és nem filogenetikai értékű jel, hogy az egyes fajok lárvális alakokat vagy már fejlett juvenilis egyedeket hoznak-e világra (73. ábra)

Anura – Békák

A békák alkotják a gerincesek egyik legváltozatosabb csoportját (6 775 leírt faj, 446 genusz, 55 család), egyúttal ide tartozik az ismert kételtű fajok mintegy 90%-a. Bár számos tanulmány foglalkozik elterjedésükkel és ökológiájukkal, valamint természetvédelmi vonatkozásaikkal, sokféleségük filogenetikai története még számos rész-



73. ábra. A *Salamandra* nemzetség európai és kis-ázsiai fajainak elterjedéstörténete (Rodriguez *et al.* 2017 után, egyszerűsítve)



74. ábra. A békák (Anura) filogenetikai fája szerint a Neobatrachia ágazat sokfélesége a Kréta–Tercier faunaváltást követően bontakozott ki, és a fajszerkezet szinte exponenciálisan gyarapodtak (Feng *et al.* 2017 után, egyszerűsítve)

letében tisztázatlan. A legkülönbözőbb vízi, szemiakvatikus, nedves-szárazföldi és erdei élőhelyeket népesítik be, a sokféle adaptív, gyakran konvergens jellegük ellenére alkatuk meglepően egységes, és a Mezozoikum vége óta szinte változatlan. Legősibb szétválású csoportjuk, a Leiopelmatoidea (Leiopelmatidae + Ascaphidae) még a felső Triászban elkülönülhetett, ezt követte az Archaeobatrachia családsozratoké: Bombinatoroidea (Bombinatoridae, Alytidae), Pipoidea (Rhinophrynidae, Pipidae), és Pelobatoidea (Scaphiopodidae, Pelodytidae, Pelobatidae, Megophryidae).

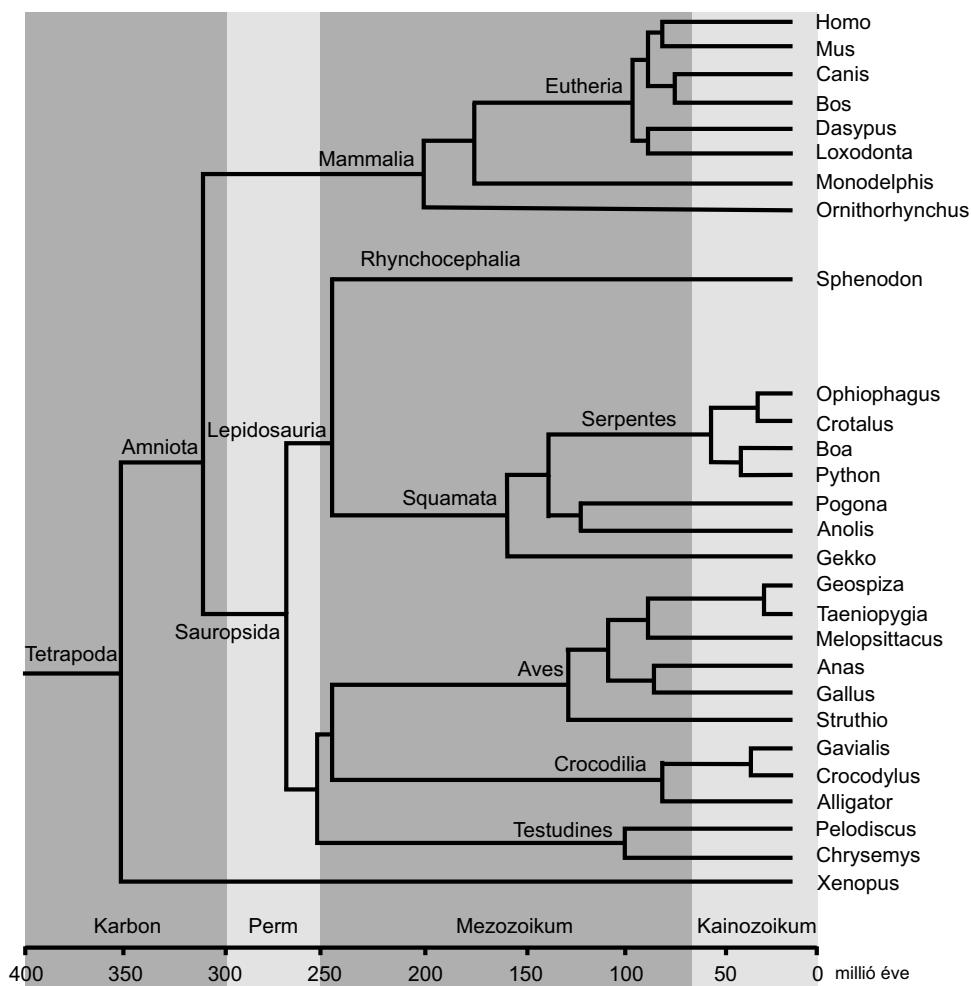
A jelenlegi filogenetikai ágak mintegy 90%-át azonban a Neobatrachia családsozratok képezik (Feng *et al.* 2017), amelyek a Kréta–Paleogén tömegkihalás óta alakultak ki és terjedtek szét szinte valamennyi kontinensen. A történeti-biogeográfiai elemzés azt mutatta, hogy kialakulásuk legvalószínűbb központja Afrika volt, és a vikariáns taxonok legtöbbjének a szétválása kapcsolatba hozható a Gondwana felbomlásával. A bazális elválású Leiopelmatida két, reliktum-jellegű nemzetsége periférikusan maradt fenn Észak-Amerikában, illetve Új-Zélandon. A Neobatrachia kládusz két fő csoportra tagolódik. Közülük a fajgazdagabb a Hyloidea, ide tartozik a leírt Anura fajok mintegy 55%-a. Közülük a legfiatalabb radiáció a mérsékelt-övi-szárazföldi viszonyokhoz leginkább alkalmazkodott varangyoknál (Bufonidae) ment végbe, a Neogén időszakbeli klimatikus változásokkal párhuzamosan. A Hyloidea testvércsoportja a szintén fajgazdag és változatos Ranoidea, amely három filogenetikai ágra tagolódik: a fajgazdag Microhylidae (a leírt Anura fajok mintegy 9%-a), az Afrobatrachia, és a Neobatrachia második legfajgazdagabb ágazata: Natatanura, a leírt békafajok mintegy 24%-ával. Utóbbiak legfajgazdagabb családja a Ranidae, amely nagyjából a varangyokkal azonos időszakban, a Neogénben érte el a mai fajgazdagságát (Feng *et al.* 2017, 74. ábra).

Amniota – Magzatburkosak

A magzatburkosak (Amniota) monofiletikus csoport, jellemzői az embrionális fejlődés során megjelenő magzatburkok. Az összes többi gerincest korábban – ezek hiánya, mint pleziomorf jelleg alapján – „magzatburok nélküliek” (Anamnia) néven, parafiletikus csoportként foglaltak össze. A magzatburkosoknál embrionális légzőszervként a húgyhártya (*allantois*) szolgál, míg az embrió fejlődése a folyadékkal telt bórnyhártyában (*amnion*) zajlik. Az amnionba zárt embriót és a szikanyagot kívülről a 3. magzatburok, a savóshártya (*chorion*) veszi körül. A kifejlett állatok tüdővel lélegeznek, a kopolyúrás csak embriókorban jelenik meg. A magzatburkok kialakulása a szárazföldi életmódhoz való tökéletesebb alkalmazkodást teszi lehetővé: a magzatburkosak tojásaiban az embriók belső vizes közegben, magzatfolyadékban fejlődnek, így ellenállóak a kiszáradással szemben. A magzatburkosok törzsfejlődése a Tetrapoda irányon belül, a kihalt Cotylosauria csoportból vezethető le. Ezek a Paleozoikumban élt állatok átmenetet mutatnak a kétlábú-jellegű életformától a szárazföldi életmódig. Közülük a Diadectomorpha-k lehettek a leginkább szárazföldi lények, koponyájuk jobban elcsontosodott, csigolyáik is differenciáltabbak voltak (elkülönültek az atlasz és a keresztcsonti csigolyák).

A magzatburkok tekintetében az embrionális fejlődés az emlősöket magába foglaló **Synapsida**, valamint a tág értelemben vett hüllőket és a madarakat egyesítő **Sauropsida** csoportokban teljesen egyező, ez a szünapomorfia monofiletikus eredetük

bizonyítéka. Szétválásuk, amelyet koponyamorfológiai és más csonttani bélyegek támasztanak alá, a korai Perm-ben indulhatott el. Az emlősszerű ághoz (Synapsida), azon belül is a késő-Perm-ből ismert Pelycosauria-hoz tartozott a magas, háti hőszabályozó tarajú *Dimetrodon*. Ennek a csoportnak a kihalását a mai emlősök őseinek tekinthető Therapsida-k felemelkedése kísérte. A másik, Sauropsida néven összefoglalt főirány szintén kétfelé tagolódik, a **Lepidosauria** és **Archosauria** filogenetikai ágakra (93. ábra). Ez utóbbi szintén kettéválk a ma élő krokodilokat és több más hasonló, kihalt, krokodilszerű őshüllőt magába foglaló **Pseudosuchia**-ra, valamint a különféle (repülő, madár- és gyíkmedencéjű) szauruszokat a ma élő madarakkal (Aves) egyesítő **Ornithosuchia**-ra. A madarak tehát filogenetikai szempontból szervesen illeszkednek a Diapsida főirányba, és nem választhatók el az



75. ábra. A magzatburkos gerincesek (Amniota) földtörténeti kibontakozásának időrendje (Gemmell *et al.* 2020), kapcsolatban a főbb lemeztektonikai eseményekkel: (i) A Pangaea széttörésének kezdete – 225–200 millió év, (ii) Az Indiai-óceán medencéjének kialakulása – 184–130 millió év, (iii) Az Antarktisz és Ausztrália különválása – ~133 millió év, (iv) Tasmania különválása – 33 millió év

Archosauria nagy kládusztól. Bár a madarak ebben az értelemben nem több, mint az Archosauria egy, a krokodilokkal egyenrangú rendje, a tankönyvek többségében – változatosságuknak megfelelően – a hagyományos osztály kategóriát kapják.

A **Lepidosauria** bazális elkülönülésű ágazata az egyetlen recens fajjal (tuatara – *Sphenodon punctatus*) képviselt Rhynchocephalia (hidasgyíkok). A molekuláris filogenetikai elemzések azt bizonyítják, hogy mintegy 250 millió éve különülhetett el a pikkelyes hüllők „modernebb” ágazatától (Squamata). A hidasgyíkok ősi rokonsági köre a Mezozoikumban a Gondwanán széles körben elterjedt volt, az egyetlen élő faja mint filogenetikai reliktum („élő fosszília”) Új-Zéland ikonikus endemizmusa. Genomja $2n = 36$ kromoszómára tagolódik, ebből 14 pár makrokromoszóma, és 4 pár mikrokromoszóma. Mérete mintegy 5 Gb, az ismert gerincesek között az egyik legnagyobb, mivel sok ismétlődő elemet tartalmaz, és ezáltal bepillantást enged az Amniota-ősök feltételezett genomjába (Gemmell *et al.* 2020). Bár az ismétlődő elemek száma nem tér el szignifikánsan a Lepidosauria ágazatra jellemző értéktől, az ismétlődő elemek szekvenciái nagyobb diverzitásúak, és az emlősökkel közös elemeket is tartalmaznak, ami *szünpleziomorfiára* utalhat. Jelentős terjedelműek a korábbi horizontális géntranszferre utaló hosszú beiktatott szakaszok (*long interspersed elements*, LIE, a genom mintegy 10%-a!), ezek egyrésze ősi Sauropsida-eredetű, konzervált szakasz lehet, mivel jelentős hasonlóságot mutat a tojásrakó emlősök, a Monotremata-k megfelelő szakaszaival. Filogenetikai és immunológiai szempontból egyaránt fontos jelleg a tuatara polimorf fő hisztokompatibilitási komplexe (MHC), amely a Lepidosauria-rokonságot bizonyítja, de genetikai örökségei révén közelebb áll mind a kétélűek, mind az emlősök MHC komplexéhez, mint a számos redukciós jeleget mutató madár-MHC-hoz.

A tuatara fontos adaptív jellegei közé tartozik az a ragadozó életmódjával összefüggő fontos képessége, hogy erősen lecsökkent fényviszonyok között is élesen lát, és retinájában az ötféle opszin jelenléte miatt a fejlett színlátási képességét is megőrízte, ellentétben az éjjeli aktivitású gerinces predátorok többségével. Ez arra vall, hogy a hidasgyíkok ősei nappali ragadozó életmódúak voltak, és az éjszakai életmódra áttérés másképp zajlott le, mint az éjszakai predátorok többségénél. A tuatara védelmét felvállaló maori őslakosok segítségével végzett vizsgálatok során kitűnt, hogy az állat életmódja életkorral együtt változik. A juvenilis egyedek még nappal, és a fás növényzeten mászkálva szerzik táplálékukat. Ez az ivarérettel változik meg, és az éjszaka, főleg az aljzaton vadászó adultak a juvenilis egyedeket is fogyasztják.

A **Sauropsida** filogenetikai irány változásai leginkább az izomzat és a csontváz szerkezetében követhetők nyomon. Az egész vázrendszer a szárazföldi, végtagokkal történő mozgáshoz alkalmazkodott, és csak másodlagosan módosult a megfelelő filogenetikai irányokban újra a vízi, vagy a lábatlan, illetve talajlakó életmódhoz. A koponya egyetlen nyakszirti bütyökkel ízesül az első nyakcsigolyához. A *diapsid* koponyájú filogenetikai főág egyik nagy ágazata a pikkelyes hüllőké (**Lepidosauria**). Újabb radiációjuk (**Squamata**) a fiatal Harmadidőszakhoz, az arid övezetek (sivatagok, félsivatagok) térhódításához köthető (lásd: agámák – Agamidae, gekkók – Gekkonidae, vakondokgyíkok – Scincidae, nyakörvös-gyíkok – Lacertidae jelentős része, stb). A *Diapsida* másik főirányára, az **Archosauria**-ra jellemző másodlagos szájpaddlás a krokodiloknál alakul ki, ahol ez főként az állcsontokból (premaxillae és maxillae) származik, de a csontos szájpaddlás hasonló az ősi típusú, palaeognath koponyájú madaraknál és a Theropod dinoszauruszok-

nál is. Az **Anapsida** (halántéklablak-nélküliek) csoport (teknősök) zárt, dobozszerű koponyája is az Archosauria koponyaszerkezet módosulásaként jöhetett létre.

A **Lepidosauria** főágazat **Squamata** ágazata mintegy 9000 fajával, életmódját és szaporodási rendszereit tekintve is (szexuális és parthenogenetikus, illetve tojásrakó és elevenszülő fajok) a szárazföldi gerincesek egyik legsokfélebb csoportja. A kombináltan végzett morfológiai és molekuláris elemzések alapján a jelenlegi csoportok igen magas támogatottsággal (92%) két monofiletikus főágra különülnek, a Gekkota + Dibamidae és a Lacertoidea + Toxicofera, ezeken belül tovább tagolódó csoportokra (Burbrink *et al.* 2020). Az utóbbi főág bonyolult filogenetikai összefüggései (76. ábra) az alábbiak.

{Scincoidea [Lacertoidea s. str. (((Teioidea + Amphisbenia))
(Mosasauria + Serpentes) (Anguimorpha + Iguania))}]}

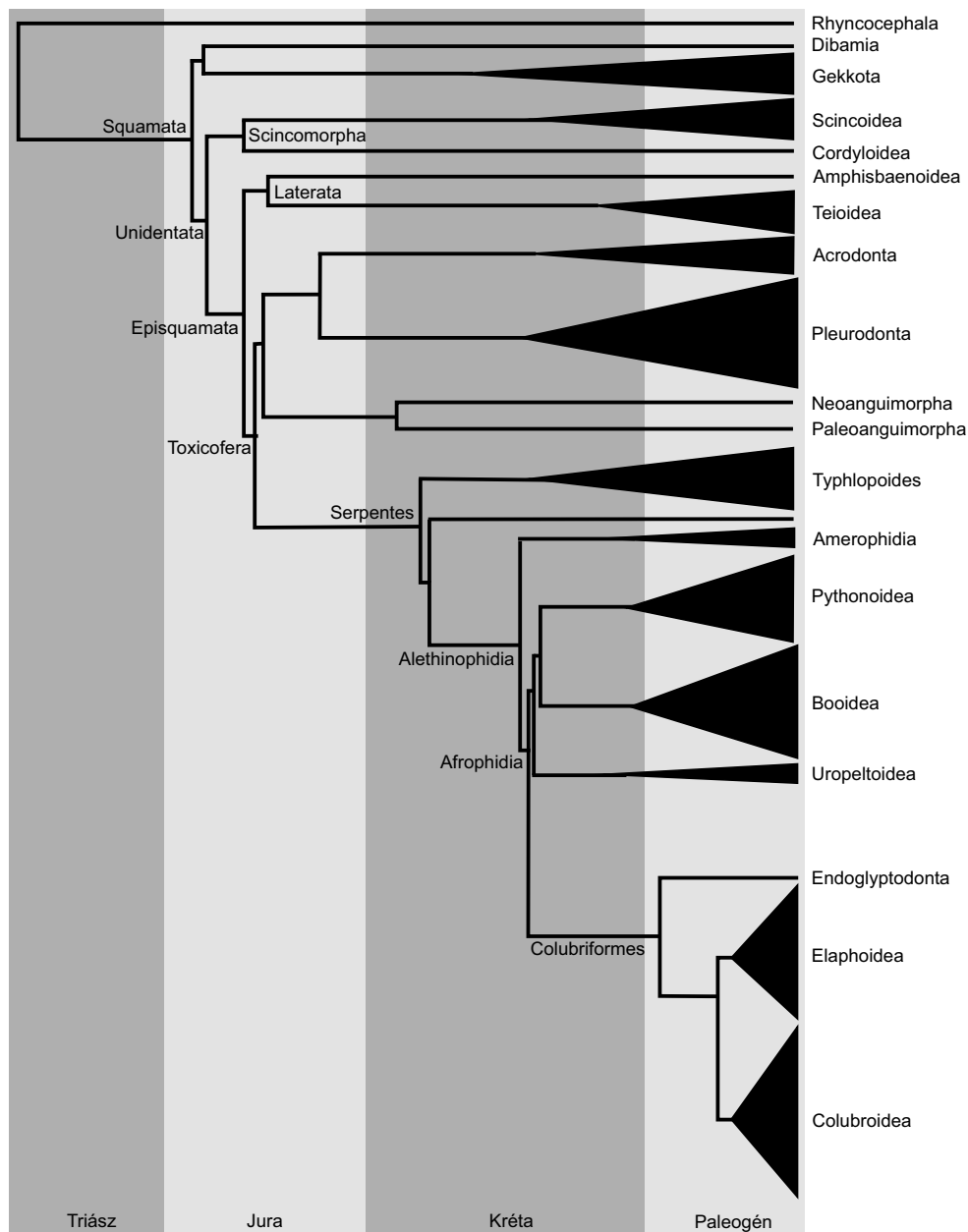
A nagy filogenetikai ágak elkülönülése a korai és középső Jurában (190–155 millió év) kezdődött el, így a Gekkota–Dibamia, illetve a Lacertoidea–Toxicofera ága, az utóbbiakon belül pedig a Serpentes vs. Anguiformes + Iguania kládusoké. A jelenleg fajgazdag csoportok, így a Serpentes és az Iguania első nagy radiációja még a felső Krétában (98–79 millió év) végbement, miután az Atlanti-óceán déli medencéjének felnyílásával a Gondwana nyugati kontinentális tömbjei szétváltak egymástól. Ezt azonban a Kréta–Paleocén faunaváltás után további radiációk követték, így a jelenlegi családjaik már ezután különültek el, és a legnagyobb mértékű sokféleséget a (sensu lato) leguánok (Iguania) és a kígyók (Serpentes) érték el.

Az Iguania filogenetikai főág a pikkelyes hüllők egyik legváltozatosabb csoportja, mintegy 1500 fajjal. Fogazatuk alapján két fő filogenetikai irányra tagozódnak (94. ábra). Az Acrodonta csoportra az állkapcsok élére ránőtt, ún. akrodont fogazat jellemző; két legismertebb családjuk az agámáké (Agamidae) és a kaméleonoké (Chamaeleonidae). Velük szemben a Pleurodonta csoportra az állkapcsok belső felületére ránőtt (pleurodont) fogazat jellemző, ilyenek a szűkebb értelemben vett leguánok (Iguanidae).

Az akrodont fogazatú csoportok közül a kaméleonok Afrikában, Madagaszkáron, Délnyugat- és Délkelet-Ázsiában, valamint az Ibériai-félszigeten terjedtek el, az agámák viszont Afrikában, Dél- és Közép-Ázsiában és az Indo-Ausztráliai szigetvilágban honosak. A leguánok fő elterjedési területe viszont Dél-Amerika és a Galapagos-szigetek (lásd: „tengeri” leguánok). Az Iguania a molekuláris filogenetikai vizsgálatok alapján gondwanai eredetűnek bizonyult, és ezzel összhangban van az Iguanidae jelenlegi elterjedése is. A jelenleg főleg óvilági, afrikai és ázsiai Acrodonta csoportok viszont a lemeztektonikai folyamatoknak köszönhetően, az Indiai szubkontinensnek és további gondwanai eredetű blokkoknak Euráziához történt csatlakozása révén terjedhettek szét. A legősibb acrodont fosszilis alak (*Bharatagama*) Indiából, a korai-középső Jura-időszaki Kota-formációból vált ismertté. Az újabb molekuláris vizsgálatok is az Agamidae-k „out-of-India” radiációját erősítik meg.

Szintén a gondwanai eredet mellett szól a kaméleonok afrikai és madagaszkári elterjedése. Az Agamidae és Chamaeleonidae a középső-felső Jura-időszaki geotektonikai események, a Gondwana és Laurázsia elkülönülése után váltak szét egymástól. További elterjedési változásokat eredményezett Madagaszkárnak, a kaméleonok feltételezett kialakulási központjának a Gondwanától való elválása a korai Kréta időszakban (130–120 millió év). Ezzel közel egyidejűleg (122–96 millió év), az

Indiai-szubkontinensnek a Gondwanától végbement elkülönülése az Agamidae-k őseinek filogenetikai szétválását eredményezte. A két vikáriáns testvércsoport további elterjedése során a Chamaeleonidae-k a Mozambiki-szoroson keresztül átjutottak és szétterjedtek Afrikában, az Agamidae viszont erősebben diverzifikálódva az Eocéntől kezdődően gyakorlatilag az egész óvilági arid övezetben elterjedt. A le-

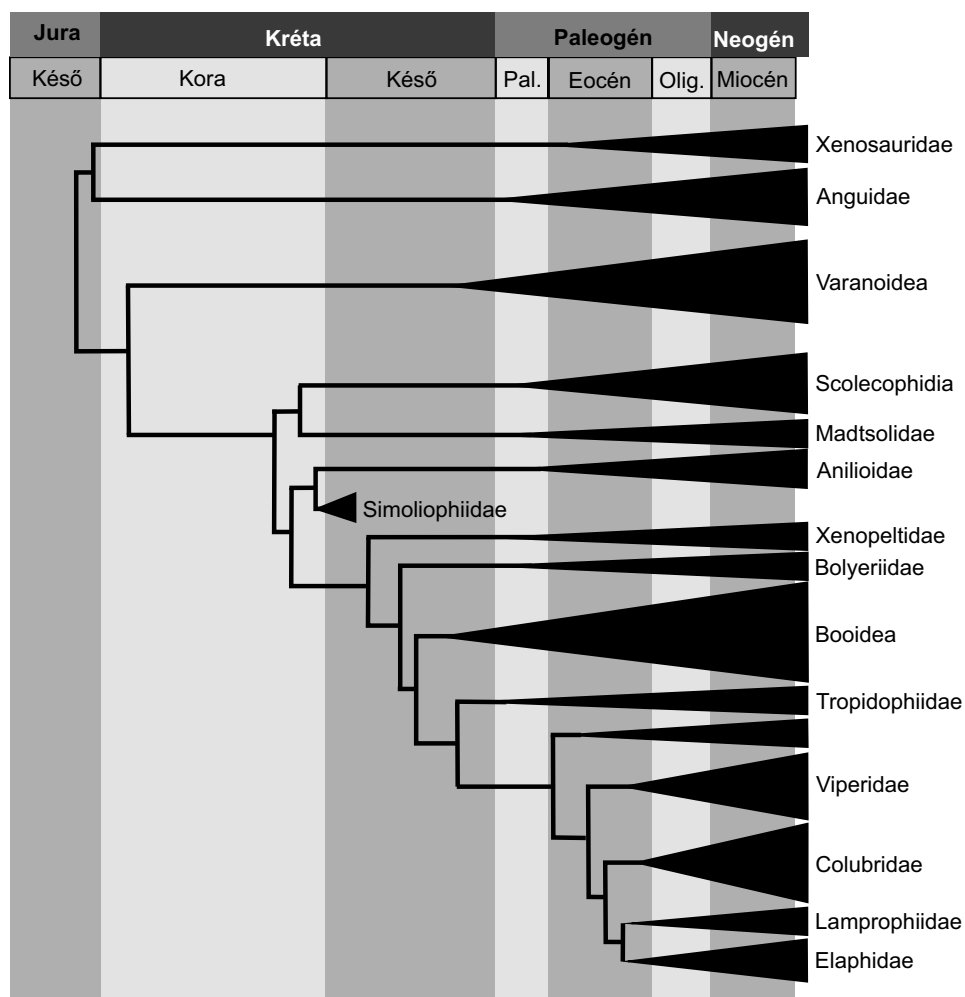


76. ábra. A pikkelyes hüllők (Squamata) legváltozatosabb csoportjainak (Iguania, Serpentes) radiációja a Kréta-végi nagy faunaváltással indult meg. (Burbrink *et al.* 2020 után, egyszerűsítve)

származtatott csoportok (pl. Amphibolurinae, Uromasticinae) ezt követően, a korai Harmadidőszakban terjedhettek szét Afrikában és Délkelet-Ázsiában.

A **kígyók (Serpentes)** filogenetikai ágazata az **Iguania** és **Anguiformes** (hagyományos taxonómiai beosztás szerint rendek) ikerkládusának testvércsoportja (94. ábra, Burbrink *et al.* 2020). A ma élő kígyók, több mint 3400 fajukkal a pikkelyes hüllők egyik legváltozatosabb életmódú, és szinte kozmopolita elterjedésű csoportját képezik. Két fő filogenetikai ágra tagolódnak: a vak, ásó életmódú **Scolecophidia** és az összes többi csoportot magába foglaló **Alethinophidia**. Utóbbiak többsége két nagy filogenetikai ágazatra tagolódik, a – többek között – a Boidae és Pythonidae családokat tartalmazó **Henophidia**-ra, és a legtöbb ismert csoportot (Elapidae, Viperidae, Colubridae stb.) magába foglaló **Caenophidia**-ra.

Földtörténeti kialakulásuk számos kérdése még vitatott, mindenekelőtt a nagyon hiányos fosszilis leletanyag miatt. Az is megnehezíti a kérdések megválaszolását,



77. ábra. Az Anguimorpha filogenetikai ágazat és a Serpentes fejlődéstörténete a Mezozoikumtól kezdődően (Hsiang *et al.* 2015 után, egyszerűsítve)

hogy a bazális elválású *Scolecophidia*-nak az ásó, és erősen specializált táplálkozással összefüggő jellegei sajátos, leszármaztatott autapomorfiák. Az újabban, főleg a volt Gondwana területéről előkerült, a kígyók korai, kihalt csoportjait képviselő Kréta-időszaki fossziliák (pl. *Dinilsia patagonica*, *Najash rionegrina*, *Coniophis prece-dens*) is azt mutatják, hogy a legősibb kígyók jellegei ezektől jelentősen eltérőek lehettek. Közülük a *Najash* és *Coniophis* csak távolabbi rokonai a mai kígyóknak, míg a *Dinilsia* a mai kígyók, mint koronacsoport (*crown group*) kihalt testvércsoportja. Ezek a leletek egyúttal azt is bizonyítják, hogy a legősibb kígyók szárazföldi életmódúak lehettek, és egyértelműen cáfolják az ősi kígyók tengeri vagy édesvízi életmódjára vonatkozó korábbi hipotéziseket (Hsiang *et al.* 2015).

A *Serpentes* filogenetikai ág őse feltehetően mintegy 128 millió évvel ezelőtt alakult ki, míg a jelenlegi kígyók eredete, mint koronacsoporté, mintegy 110 millió évvel ezelőttre tehető. Az alsó Krétában (Albi emelet) végbement korai differenciálódásukat követő jelentősebb radiációjuk mindenképp a Kréta végi tömeges kihalások után következhetett be, amikor számos „szabad” ökológiai niche-t foglalhattak el (Hsiang *et al.* 2015). Míg a *Macrostomata* csoport elkülönülése még a késői Krétában bekövetkezhetett, a *Pan-Booidea* ág, illetve a mai csoportok zömét kitevő *Tropidophidia* – *Caenophidia* filogenetikai ágak szétválása mintegy 81,6 millió évre tehető. Ezt követhette a „modern” *Caenophidia*-k radiációja (65–50 millió év), már a tömeges kihalási hullámot követően, a Palaeocén–Eocén időszakban (77. ábra).

Az Archosauria filogenetikai ágazat

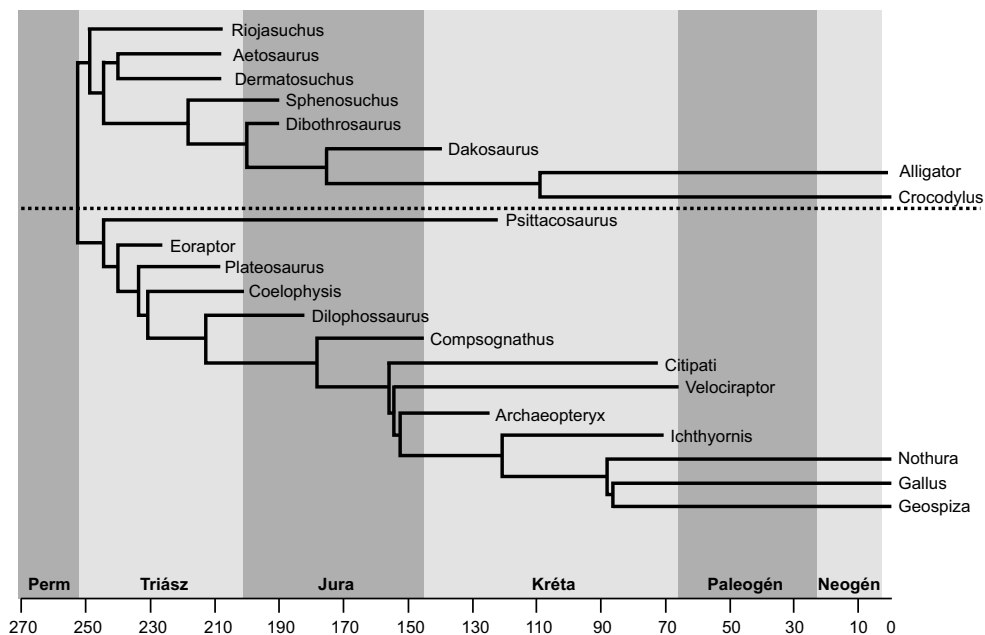
Az Archosauria filogenetikai ágazat a hagyományosan hullőnek tekintett krokodilokat, a dinoszauruszokat, illetve további, velük közeli rokon, a Mezozoikumban élt kihalt csoportokat, valamint a madarakat foglalja magába. Bár alapvetően a recens állatvilág fejlődéstörténetét tárgyaljuk, mégis áttekintjük a fosszilis Archosauria-k fontosabb filogenetikai vonatkozásait is, mivel ez a madarak evolúciójának megértéséhez feltétlenül szükséges, és egyúttal rávilágít a korábbi formális rendszerezés és a filogenetikus szisztematika közötti gyökeres szemléleti különbségekre.

Az Archosauria-n belül csonttani alapon két nagy monofiletikus kláduszt különböztetünk meg: **Crurotarsi** és **Avemetatarsalia**. Az előbbihez tartoznak a krokodilalakúak (*Crocodylomorpha*) és a közeli rokon, főként a Triászban több irányban differenciálódott, majd kihalt csoportok, mint a gaviálokra emlékeztető külsejű *Phytosauria* (syn.: *Parasuchia*), valamint az *Aetosauria* és a tisztázatlan helyzetű *Raisuchia*. Újabban a végtagok csonttani alakulása alapján ide sorolják a korábban madarakkal rokonságban állónak tekintett, de „crurotarsi”-jellegű *Ornitosuchia*-t is. Az *Avemetatarsalia* azokat a csoportokat foglalja magába, amelyek hátsó végtagjának alakulása a madarakéhoz hasonló. Ilyenek a tág értelemben vett dinoszauruszok (*Dinosauromorpha*), ide értve a madarak tágabb rokonságát („tollas dinók”) és magukat a madarakat is, valamint a *Dinosauria* filogenetikai testvércsoportját, a *Pterosauria* (szintén röpképes!) + *Scleromachus* kláduszt. A fosszilis anyag vizsgálata azt bizonyítja, hogy a középső-felső Triászban a tágabb értelemben vett dinoszauruszok három fő irányban diverzifikálódtak: **Saurischia**, **Ornithischia** és **Theropoda**.

Az újabb filogenetikai elemzéseknek az a legfontosabb eredménye, hogy az *Ornithischia* és a *Theropoda* filogenetikai testvércsoportok, ezért közös filogenetikai

ágazatba (Ornithoscelida) tartoznak, monofiletikus külcsoporthukat pedig az újradefiniált Saurischia (Sauropodomorpha + Herrerasauridae) képezi (78. ábra, Baron *et al.* 2022). Az ilyen módon meghatározott Sauropodomorpha csoport sokkal korábban, már a felső Triászban és a korai Jurában jelentős sokféleséget ért el, szemben a a középső Jurától kezdődően fajgazdaggá vált Ornithischia–Theropoda testvércsoporttal. Az a tény, hogy a „theropod” jellegeket mutató Herrerasauridae a Sauropodomorpha testvércsoportjának bizonyult, azt igazolja, hogy az olyan Theropoda-hasonlóságok, mint például az éles, fűrész fogazat, vagy a bipedális járás a két csoport konvergens evolúciójának, a Herrerasauridae ragadozó életmódjának a következménye.

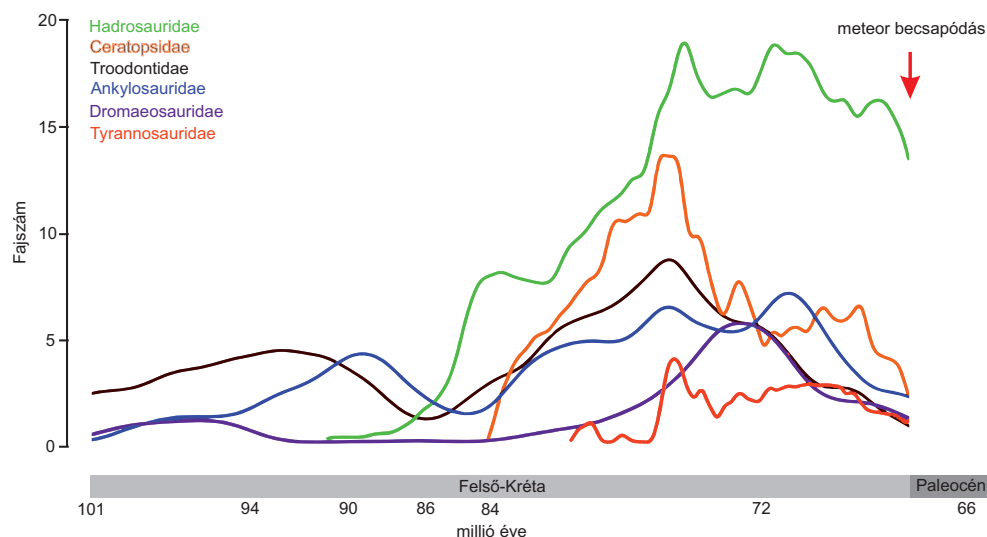
A dinoszauruszok eredetével kapcsolatban, dél-amerikai és dél-afrikai leletek alapján korábban azt a hipotézist fogalmazták meg, hogy legősibb ágaik a korai-középső Triászban, mintegy 250 millió évvel ezelőtt, a Gondwana területén alakulhattak ki. Az újabb vizsgálatok azonban, annak alapján, hogy a középső Triászban, főleg a Kínában előkerült leletek alapján, a dinoszauruszok több különböző filogenetikai ágának már igen jelentős sokfélesége mutatkozik meg, már inkább azt valószínűsítik, hogy a Laurázia kontinens lehetett a dinoszauruszok kialakulásának az ősi központja, egyelőre pontosabb földrajzi körülhatárolás nélkül. Ezek a vizsgálatok egyetértenek abban, hogy a legkorábbi dinoszauruszok viszonylag kis testtömegűek voltak, és nagyon korán kialakult a bipedális járás képessége, mind a Sauropodomorpha, mind pedig az Ornithoscelida ágakon. Így ebben a tekintetben jelentős hasonlóság fedezhető fel az Argentínából előkerült bazális helyzetű Saurischia, a nagy termetű *Herrerasaurus* és a szintén ősi, de filigrán alkatú Ornithoscelida *Eoraptor* között (78. ábra), ami kétségtelen konvergens jelenség. Az



78. ábra A Crurotarsi (szaggatott vonal felett) és az Avemetatarsalia (szaggatott vonal alatt) szétválása és fontosabb nemzetségei. Az Aves az Avemetatarsaliába beágyazott (Lee *et al.* 2020)

így felszabaduló mellső végtag mind a növényevő, mind a ragadozó csoportokban jelentős sokféleség kialakulását tette lehetővé. Ez a gyors mozgást lehetővé tevő bipedális jelleg majd különösen fontossá válik a Theropoda filogenetikai irányban (Lee *et al.* 2020; 78. ábra), lehetővé téve a repülésre képes alakok diverzifikálódását is (részletesebben a következő fejezetben).

Külön megbeszélést érdemlő kérdés a dinoszauruszok földtörténeti léptékben igen gyors kihalása. Abban általánosságban egyetértenek a különböző források, hogy ebben a mintegy 66 millió évvel ezelőtti meteorbecsapódást (lásd: Chicxulub meteorkráter) követő bioszférikus szintű katasztrofális események döntő szerepet játszottak. Abban viszont nincs egyetértés, hogy az ezt megelőzően klimatikus és ösföldrajzi változások milyen mértékben készítettek elő ezt a kihalási folyamatot. Hat kulcsfontosságú dinoszaurusz-család speciációs-extinkciós dinamikáját vizsgálva, már korábban, mintegy 76 millió évvel ezelőtt jelentős hanyatlást tapasztaltak ezeknek a csoportoknak a sokféleségében (Condamine *et al.* 2021). Ezen túlmenően, jelentős különbségek mutatkoztak még abban is, milyen mértékű volt a csökkenés az egyes csoportok mérete és táplálkozási módja tekintetében (79. ábra). Látható, hogy a ragadozók, különösen a nagy testtömegűek (pl. Tyrannosauridae) fajsza ma még jóval a kipusztulásuk előtt jelentősen lecsökkent. Nagyobb eltérések mutatkoznak a növényevő csoportokban, így a nagy testű, páncélos Ceratopsidae és Ankylosauriae hanyatlása még jóval a meteorbecsapódás előtt elkezdődött, a Hadrosauridae gyakorisága viszont egészen az utolsó évmilliókig magas, sőt eleinte jelentősen növekvőnek látszott. Ezt azzal magyarázhatjuk, hogy ha a klíma és a vegetáció viszonyaiban változások történnek, akkor bizonyos csoportok alulmaradnak az adott ökológiai nicheket sikeresebben kihasználókkal szemben, hacsak ezt valamilyen ökológiai innováció nem akadályozza meg. Ilyennek azonban semmilyen jele sem mutatkozik, így a Hadrosauria jelentős sokféleségű maradt egészen a 66 millió évvel ezelőtti meteorit becsapódásig.

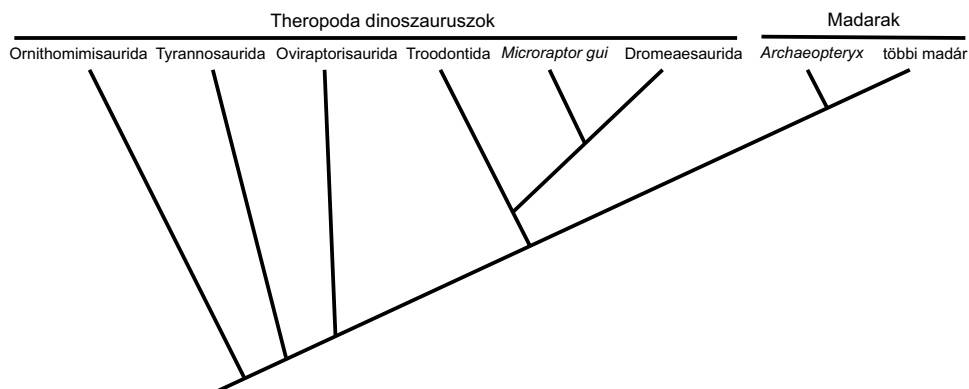


79. ábra A hat legfontosabb dinoszaurusz-család fajsza mának változásai a Kréta időszak végi tömegkipusztulásig (Condamine *et al.* 2021 után)

Aves – Madarak

A Theropoda dinoszauruszok mintegy 150 millió éve kialakult fejlődési ága a madarak. Más „tollas” dinoszauruszokkal szemben, a madarak a jelenkorig fennmaradtak, a gerincesek egyik legsikeresebb, egyben a szárazföldi gerincesek legfajgazdagabb csoportját alkotják. A közelmúltban Kínából számos olyan lelet került elő, amely a madarakra jellemző jellegeknek a korai megjelenését dokumentálja. A *Caudipteryx*, *Sinosauropteryx* és a *Protarchaeopteryx* kistestű, két lábon járó, tollas dinoszauruszok voltak. Mellső végtagjaik a hosszú, izmos farokkal együtt olyan funkcionális egységet alkottak, amely biztosította a gyorsan futó állat testének a kiegyensúlyozását. A *Velociraptor mongoliensis* singcsontján nemrég olyan csonttani bélyeget fedeztek fel, amely azt bizonyítja, hogy ezeknek a nagyobb testű Theropoda-fajoknak már evezőtollai voltak. Korábban, még a múlt század elején, a kistestű ragadozó dinoszauruszok csonttani vizsgálata alapján a zseniális magyar paleontológus Nopcsa Ferenc arra a feltételezésre jutott, hogy ilyen életmódú állatok lehettek a madarak ősei.

A madarak megjelenését az aktív repülés kialakulásával határozzuk meg. Ez két alapvető tulajdonság-csoport kialakulásához kötött; egyik a mellső végtagok és a farok aerodinamikai összehangolódása, másik a test méretének és fajsúlyának csökkenése. A Theropodák és a legkorábbi madarak testének súlypontja egyaránt a medenceöv tájékára esik, ami kizárja a szárnyakká alakult mellső végtaggal végzett siklórepülés lehetőségét. Egy 2003-as kínai lelet (80. ábra) azonban ismét rávilágított arra, hogy a siklórepülés mennyire fontos lehetett a repülés evolúciójában. A *Microraptor* nevű kistestű Theropoda mellső és hátsó lábait is evezőtollak borították, ez pedig megoldást jelenthetett a túlságosan hátra eső súlypont okozta nehézségekre. Egy másik elterjedt elképzelés a repülés kialakulását egy nyílt terepen élő, nagytestű rovarokat futva zsákmányoló hipotetikus ősből származtatja. A Velociraptorok evezőtollai mindenesetre alátámasztani látszanak, hogy ez a vadászati mód szerepet játszhatott repülés kialakulásában. Fészken elpusztult Velociraptor-maradványok bizonyítják, hogy a fészekkészítés, a kotlás és ivadékgondozás is a kis testmértű Theropoda saurusoknál jelent meg, és korai filogenetikai örökség a madaraknál.

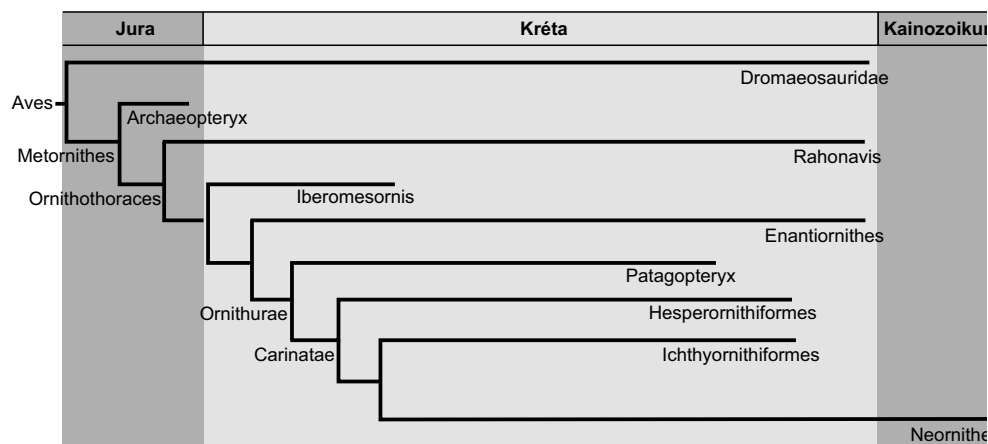


80. ábra. A Theropoda dinoszauruszok filogenetikai vázlata a futó-ragadozók (Ornithomimisauroidea–Troodontidae), négy tollas szárnyú „siklórepülő” (*Microraptor*) és madárszerű csoportokkal (*Archaeopteryx*–Aves)

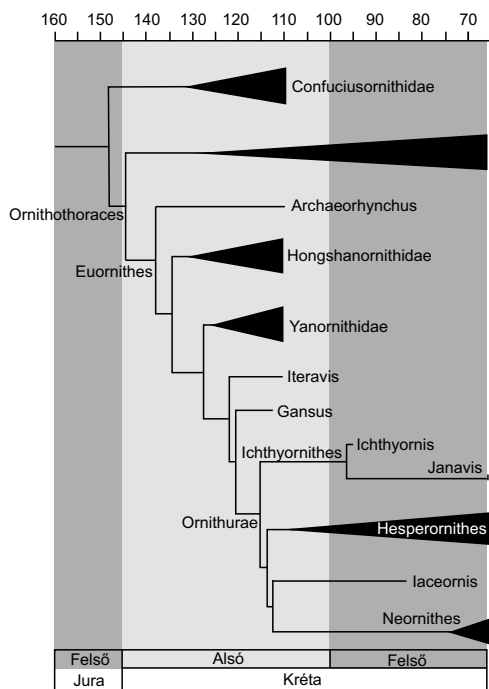
Az *Archaeopteryx lithographica* a legkorábbi olyan faj (~150 millió év), amelynek az evezőtollai aszimmetrikus profilúak, tehát aerodinamikailag előnyös alakúak voltak. A lábukat szintén tollak borították, így legalább is siklórepülésre képes lehetett. Ezt a fajt még jellemző, de a modern madarakban már hiányzó hüllő-tulajdonságok jellemezték, pl. a fogazott állkapcsok és a szárny három szabad, karmokkal bíró, funkcionális ujj. Az *Archaeopteryx* és a modern madarak közös, a többi Theropoda fajtól eltérő csonttani sajátosságai: a viszonylag kevés (<26) csigolyából felépülő farkok, és a hátsó végtag 1. ujjának szembefordulása a 2-4. ujjakkal. Ezzel együtt, az *Archaeopteryx* nem tekinthető a mai madarak ősenek, hanem egy korai filogenetikai oldalágnak, mivel a Juránál fiatalabb maradványai nem ismeretesek. A „madárszerű” Theropod filogenetikai ág több tagja viszont fennmaradt a Kréta végéig, és a Krétából ismertek valódi „madárősök” is (81–82. ábra). A madarak evolúciójának kezdetén, fennmaradásuk szempontjából fontos lehetett, hogy a repülő rovarok, de a magas tápértékű magvak is viszonylag kihasználatlan táplálékforrást jelentettek.

A ma élő madárfajok (**Neornithes**) két filogenetikai ágazatra tagolódnak. A **Palaeognathae**-ra jellemző, hogy a pterygoideum és a palatinum egységes csonttá forrt össze. Ebbe a filogenetikai ágazatba a korábban **Ratitae** néven összefoglalt röpképtelen (parafiletikus!) csoportok és a röpképes **tinamúk** tartoznak. Testvér-csoportjuk a **Neognathae**, amelyeknél a palatinumok nem forrtak össze egységes csonttá. Mivel a felső Krétában élt *Ichthyornis*-ok, illetve a rokonsági körükbe tartozó újabban megtalált fosszilis faj, a Maastrichti formációból (Belgium) előkerült *Janavis finalidens* (fajneve: utolsó fogas [madár]!) csontos szájpadrólása a recens **Galloansereses** (tyúk-ok-ludak) szinte azonos, ezek a leletek a jellegek filogenetikai értelmezését jelentősen megváltoztatták, és elősegítették a Neoaves és a felső Kréta-kori fosszilis alakok filogenetikai kapcsolatainak feltárását (Benito *et al.* 2022, 82. ábra).

Korábban úgy vélték, hogy a Palaeognathae-k a Gondwanán alakultak ki, mivel szinte az összes jelenleg élő fajuk a Déli-félgömbön él. Ezt a feltételezést cáfolták meg az északi-félgömbi Paleocén, röpképes palaeognath madarak leletei. Ezek az ősi paleognath madarak kistestűek (3,5–5 kg) és röpképesek voltak, leginkább



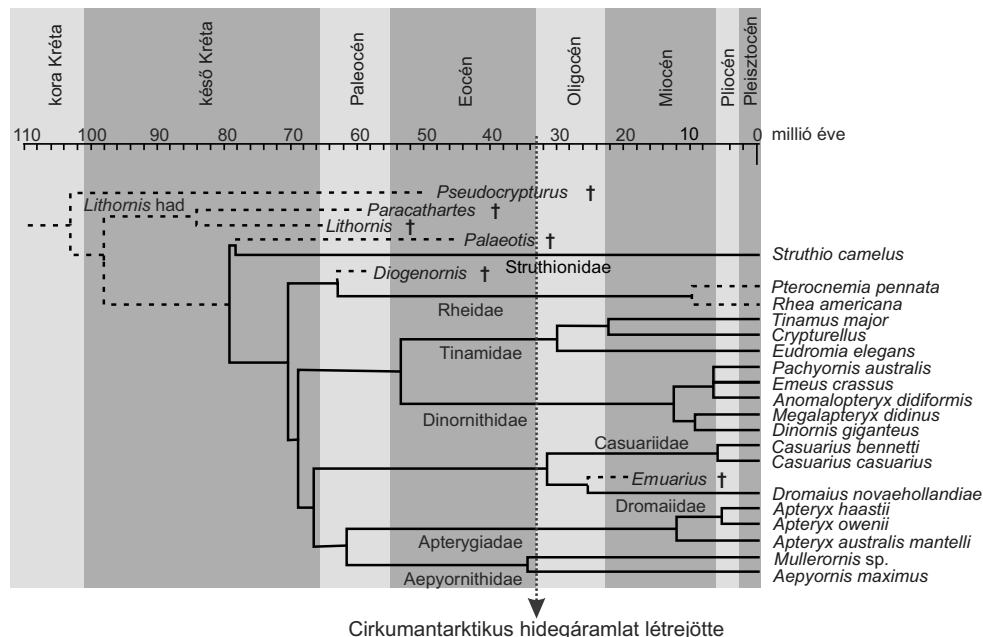
81. ábra A madarakra jellemző csonttani jellegek nagyrészt a Jura és Kréta időszakokban alakultak ki, zömmel kihalt filogenetikai ágakon



a jelenlegi tinamúkhöz hasonlóan. A Palaeognathae laurázsiai eredetét bizonyítják a fosszilis és a molekuláris adatok is.

A Palaeognathae csoport molekuláris filogenetikai fáját nukleáris gének több, mint 70 ezer nukleotid szekvenciájára és a közel teljes mitokondriális genomra (15 381 bázispár) alapozták (84. ábra; Yonezava *et al.* 2017). Az újabb molekuláris filogenetikai vizsgálatok alapján a röpképtelenség is, és a gigantikus méret is egymástól függetlenül alakult ki a különböző filogenetikai ágakon. Így vált világossá, hogy – a korábbi feltételezésekkel ellentétben – a röpképes tinamúk (Tinamidae) csupán az új-zélandi moák filogenetikai testvércso-

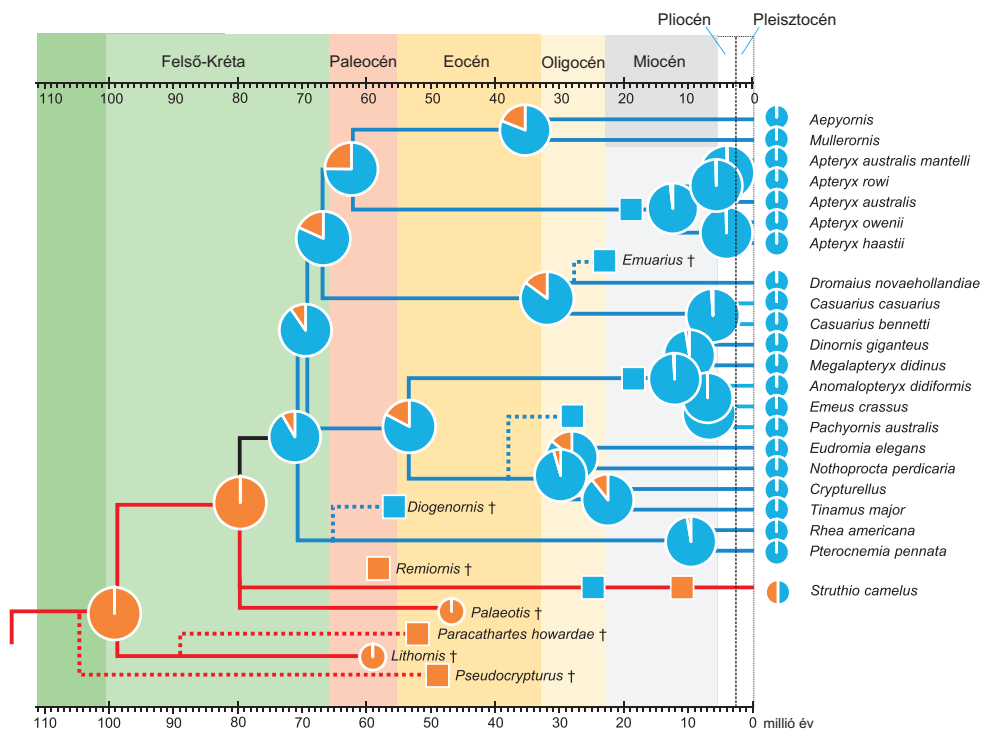
82. ábra. A madárcsontváz filogenetikailag fontos jellegei és a madarak felső Kréta időszaki radiációjának főbb csoportjai (Benito *et al.* 2022, után egyszerűsítve)



83. ábra. A szigetlakó röpképtelen Palaeognathae madarak röpképes ősöktől származnak, és a gigantikus méretek egymástól függetlenül alakultak ki (Yonezava *et al.* 2017)

portját képezik, nem pedig az összes röpképtelen Palaeognathae madárét. Grealy *et al.* (2017) fosszilis DNS-t vontak ki az elefánt-madarak tojáshéjából és új-generációs szekvenálással 12 500 exon és a teljes mitogenom szekvenciáját határozták meg. Kitűnt, hogy a Palaeognath radiáció 69–52 millió évek között ment végbe. A madagaszkári elefántmadarak (*Aepyornis*) elkülönülése így mintegy tízmillió évvel korábbi, mint ahogy korábban feltételezték, így ezek is csak röpképes őseikkel népesíthették be Madagaszkárt, ugyanúgy, mint a moák (*Dinornis*) ősei Új-Zélandot (83. ábra).

A jelenlegi madarak túlnyomó többsége a **Neognathae** – új-koponyájúak alosztályába tartozik. Legkorábban elvált filogenetikai águk a tyúk- és lúdalakúaké (**Gallo-Anseres**), ezek képezik az összes többi neognath madár (**Neoaves**) filogenetikai testvércsoportját. Szétválásukat még a Kréta végi (66 millió év) meteoritbecsapódás („Chicxulub impact”) okozta tömegkipusztulás előtt viszonylag gyors, zömmel kihalt csoportokat eredményező radiáció követte (ennek részleteit lásd a 82. ábrán). A tömegkipusztulást követően, a felszabaduló ökológiai nichek gyors ütemű elfoglalása során az úszó-bukó, gázló, ragadozó stb. életmód és alkat több filogenetikai ágon is létrejött, egymástól függetlenül. A létrejött filogenetikai ágak legtöbb jellege adaptív, ezért sok a konvergencia („vízimadarak”, „ragadozók” stb.), illetve a köze-



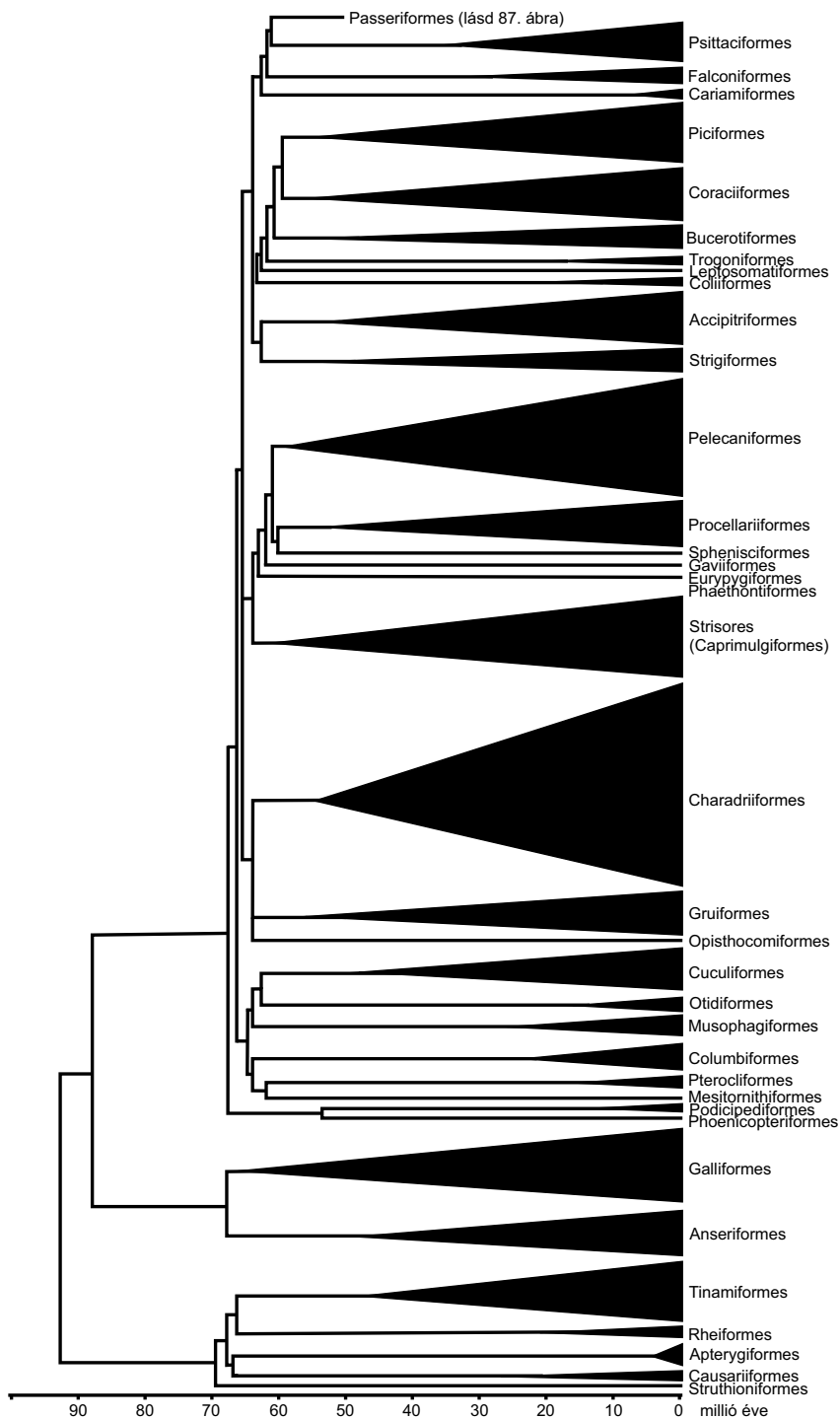
84. ábra. A madarak elterjedéstörténete az „ősi elterjedések” (ancestral areas) alapján. A körökben az egyes szektorok aránya annak a valószínűségét mutatja, hogy melyik kontinensen élhetett az illető csoport adott földtörténeti korban. Ahol négyzetek vannak, ott csak egyes fossziliák ismertek, így nincs értelme valószínűségeket számítani. A struccalakúak kivételével, a többi csoport közös őse lehetett a gondwanai ág radiációjának kezdete (Yonezawa *et al.* 2017)

li rokon csoportok is esetenként eltérő külsejűek (lásd: „Laro-Limicolae” – sirályok, alkák, parti madarak).

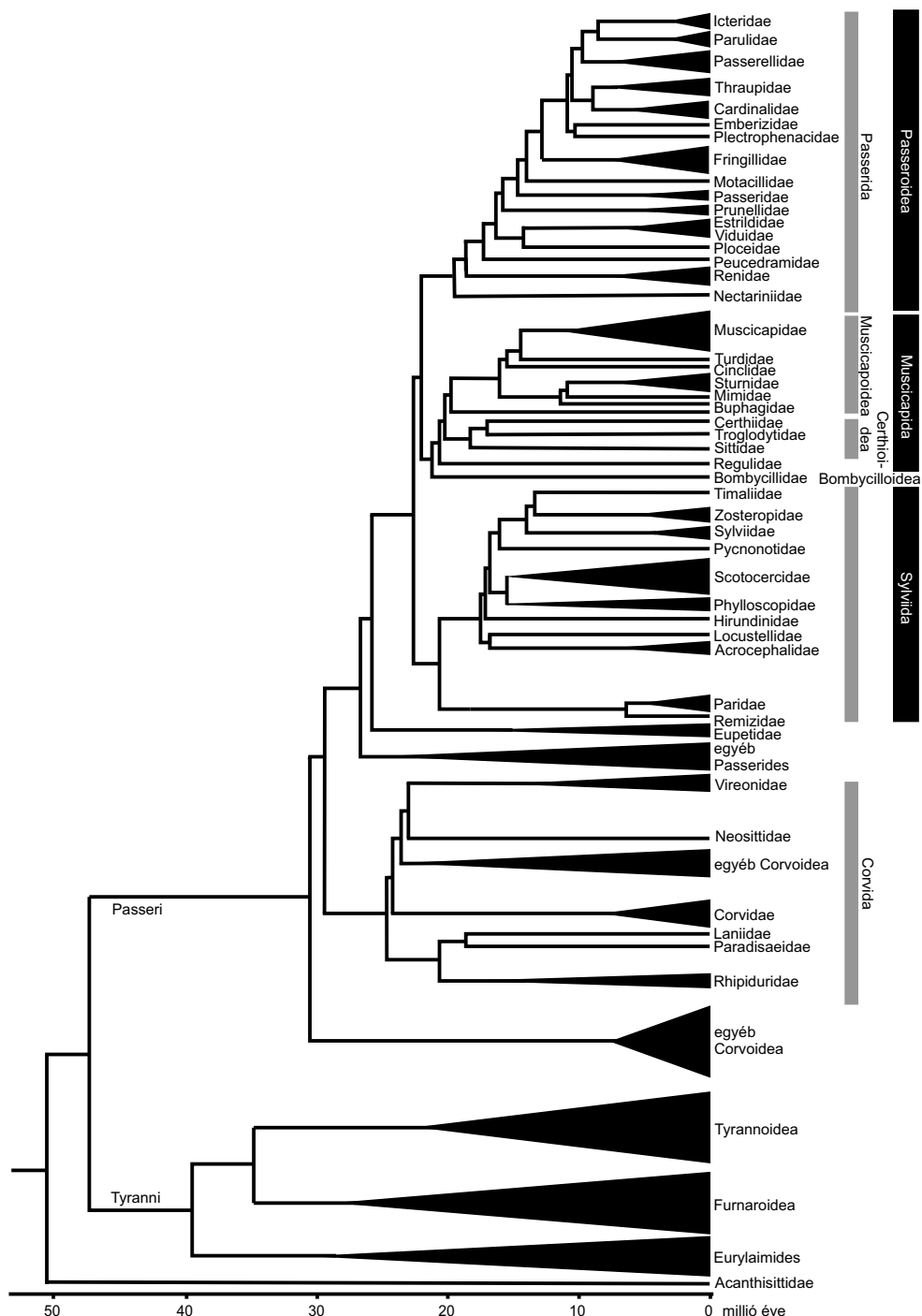
A legkorábbi sok-lókuszos, új-generációs DNS-szekvenáláson alapuló módszerrel végzett filogenetikai elemzés (Prum *et al.* 2015) a Neoaves-en belül öt fő filogenetikai irányt különböztetett meg: (i) két erősen specializált, ősi szétválású rend (Caprimulgiformes, Apodiformes, incl. Trochilidae), (ii) változatos külsejű, szintén korán elkülönült csoportok (Otitiformes, Pterocliiformes, Columbiformes, Cuculiformes, Musophagiformes stb.), (iii) a darualakúak sok fosszilis és kevesebb recens fajt tartalmazó csoportja (Gruiformes), (iv) a nagy és heterogén „vízimadár” kládus (Aequorlornithes: Gaviiformes, Sphenisciformes, Ciconiiformes, Pelecaniformes, Phoenicopteriformes, Podicipediformes, Charadriiformes s.l.), és a legfiatalabb radiáció: (v) a **Telluraves**, ahol az összes többi rend testvércsoportjának tekintett hoacinok (Opisthocomidae) mellett hat további nagy csoport különböztethető meg: ragadozók (Accipitriformes), baglyok (Strigiformes), a Piciformes-Coraciiformes komplex, sólyomalakúak (Falconiformes), papagályalakúak (Psittaciformes), valamint a Telluraves mintegy 80%-át kitevő verébalakúak (Passeriformes).

A további vizsgálatok (fontosabbak: Kuhl *et al.* 2020: transzkriptom-alapú, Stiller *et al.* 2024: genomikai alapú; 85. ábra) a fenti alapvető tagolódást jórészt megerősítették, részben viszont kiegészítették és pontosították, rávilágítva az ellentmondásos részletekre is. A legfontosabb új eredmények az alábbiakban foglalhatók össze. A **Neoaves** legkorábbi elágazását a különleges specializációkat mutató, két külsőleg jelentősen eltérő csoporttal képviselt **Mirandornithes** („csodamadarak”: vöcskők és flamingók) alkotják. Ezt követik a korábbi vizsgálatokban „basal landbirds”-ként említett, többfelé tagolt „szárazföldi” filogenetikai ágak: **Columbimorphae** (galambalakúak: galambok, talpastyúk és madagaszkári lábasguvatfélék), **Otidimorphae** (túzokok, kakukkok és turakók), az egyetlen fajjal képviselt **Opisthocomiformes** (hoacin), és az erősen heterogén **Cursorimorphae** (partimadarak és darvak). Hozzájuk csatlakozik egy további „triplet”, a **Phaethontimorphae** („tűzmadarak”: trópusimadár-félék és két monotipikus gondwanai csoport, a neotrópusi guvatgémek és az új-kaledóniai kagu) a **Strisores** („surranók”: lappantyúk, sarlósfecskék, kolibrik) és az **Aequornithes** („vízimadarak”: pingvinek, gödények, gólyaalakúak, viharmadarak, alkák) népes tábora. Az utóbbi csoportokat a klasszikus görög filozófia négy elemére (tűz, víz, föld, levegő) utalva Elementaraves néven is említik. A ma élő madarak túlnyomó többsége a **Telluraves** két nagy ágazatába, az **Afroaves** és **Australaves** néven összefoglalt rendek csoportjaiba tartozik. Az elnevezés arra utal, hogy ez a két déli-féltekei kontinens lehetett az illető csoportok elsődleges differenciálódási központja. Az előbbi ágazaton belül két szorosabb rokonsági kör rajzolódik ki: a Trogoniformes-Bucerotiformes-Coraciiformes-Piciformes „kvartett”, illetve a „ragadozók” két testvércsoportja: Strigiformes és Accipitriformes (85. ábra).

A **Telluraves** közös őse már jelen lehetett nem sokkal a nagy tömegkihalás után (mintegy 50 millió évvel ezelőtt), a két ágazat nagyobb mértékű differenciálódása azonban csak a Neogénre tehető, mintegy 20 millió évvel ezelőtt. Ezt időben szorosan követte az **Australaves** radiációja, amelyben a fajszegény, reliktumjellegű kariámák bazális elválásúak, a Falconiformes pedig a Psittaciformes és Passeriformes külcsoportja (85. ábra). Utóbbiak szétválásának és korai diverzifikálódásának színtere az ausztráliai kontinens lehetett. Szintén ausztráliai ere-

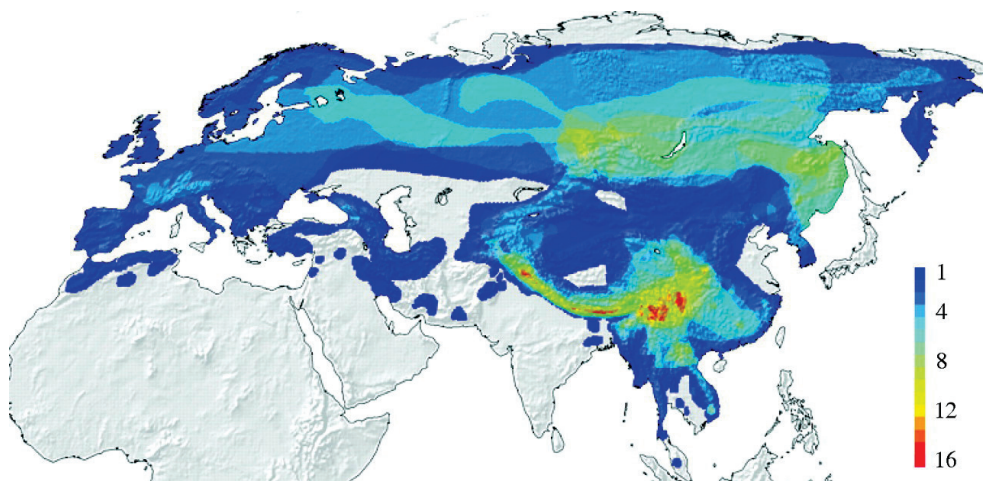


85. ábra. A madarak filogenetikai fája Passeriformes nélkül, genomikai szintű elemzés alapján, rendekig egyszerűsítve, földtörténeti időskálával (Stiller *et al.* 2014 után, egyszerűsítve)



86. ábra. A madarak filogenetikai fája: Passeriformes, genomikai szintű elemzés alapján, földtörténeti időskálával (Stiller *et al.* 2014 után, egyszerűsítve)

detű lehet a verébalakúak (Passeriformes) legkorábban különvált, reliktum jellegű filogenetikai ága, az új-zélandi álcúsúszkák (Acanthisittidae) családja, amely a többi Passeriformes testvércsoportja. A továbbiak radiációja két nagy filogenetikai ágra oszlik (Oliveros *et al.* 2019, 86. ábra), a királygébicsformákra (Tyranni) és az énekesekre (Passeri). Az előbbieket közül az Eurylaimidae család délkelet-ázsiai, a másik két, fajgazdagabb infraordo (fazekasmadarak – Furnariida, királygébics – Tyrannida) főként neotrópikusak. A Passeri ágazat néhány szűk elterjedésű ausztráliai család (Menuridae, Ptilonorhynchidae) mellett két nagy filogenetikai ágra tagolódik. Mindkét fajgazdag infraordo, a Corvida és Passerida is ausztráliai eredetű. Nagyobb mértékű szétterjedésük azt követően mehetett végbe, miután a Wallace egy fiatalabb harmadidőszaki hegységképződés (Pápua orogenezis) révén kiemelkedett, és létrejött az összeköttetés Délkelet-Ázsia felé (Moyle *et al.* 2016). Míg a Corvida filogenetikai ág csoportjainak fajgazdagsági góca ez a térség, különösen Új-Guinea maradt (pl. Paradisaeidae), addig a Passerida ág korai radiációjának színterévé a **Sino-Himalájai** térség vált (lásd: a **Timaliidae**, **Leiotrichidae**, **Zosteropidae**, **Paradoxornithidae**, **Sylviidae** családok monofiletikus csoportját, Cai *et al.* 2019). Ennek a fő differenciálódási központnak a jelentősége mutatkozik meg több további család sokféleségében (Muscicapidae, Prunellidae, Fringillidae, Passeridae; Price 2010; 87. ábra). További jelentős diverzifikáció ment végbe a dél- és az észak-amerikai térség benépesedése során, részben Afrika felől (pl. Turdidae), illetve a Bering-szoroson át (Paridae, Fringillidae, Emberizidae stb.).



87. ábra. A *Phylloscopus* és *Seicercus* monofiletikus csoportjának (Muscicapidae) faj-sokfélesége Euráziában világosan mutatja a Sino-Himalájai központ jelentőségét, összeköttetésben a dél-szibériai hegyvidékek tajga-övezetével (Price 2010)

Synapsida – Egy-halántéklakúak

A Synapsida a gerincesek törzsén belül a **Sauropsida** filogenetikai ág testvércsoportja. Névadó jellege abban áll, hogy a koponyán egyetlen halántéklak van, amely az *os postorbitale* és az *os squamosum* csatlakozása alatt helyezkedik el, ennek a helyzete és mérete azonban változó. Első képviselőik a felső-Karbonból (Pennsylvanian) származnak (325–315 millió évesek), ismert nemzetségek pl. a *Dimetrodon*, *Lystrosaurus* vagy a *Cynognathus*.

A fosszilis **Therapsida** csoportnál az ősi hüllő- és a modern emlősjellegek együttesen vannak jelen. Fogazatuk differenciálódott, azonban az alsó állkapcsukban még benne van a Meckel-porc és kettős állkapocs-ízesülésük van (*dentale-squamosum* és *articulare-quadratum*). Általában jellemző, hogy fejlődéstörténetük során az emlős-tulajdonságok egyre nagyobb arányban jelentek meg, de a ma élő emlősöktől megkülönbözteti őket, hogy az összes apomorf bélyeg egyszerre sohasem volt jellemző. Kladsztikus elemzés szerint közülük a **Cynodontia**, illetve ezen belül a felső-Triászban (~200 millió év) élt **Morganucodontidae** tekinthető az emlősök filogenetikai testvércsoportjának.

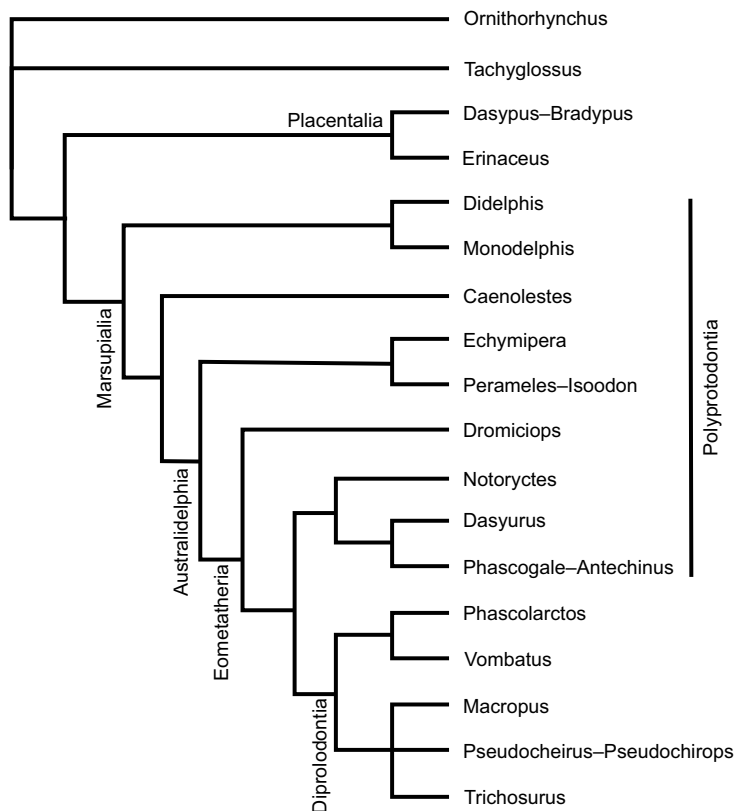
Az **emlősök** – **Mammalia** első biztos fossziliái mintegy 190 millió évesek. Azok a jellegek, amelyek már a legősibb alakokat is elkülönítik a többi Therapsida-tól, az alsó állkapoccsal, annak az ízesülésével és – ezzel szoros összefüggésben a belső füllel, illetve a hallócsontocskákkal kapcsolatosak. Az állkapcsot egyetlen pár csont, a mandibularia alkotja, ez a squamosummal együtt hozza létre az állkapcsi ízületet. Ezzel együtt a középfül egyetlen hallócsontocskája (*columella*) a kengyellé (*stapes*) alakul, és további két csontocskával (*malleus* és *incus*) egészül ki. Ezen belül a Mezozoikumban még több filogenetikai ágra tagolt, tojásokkal szaporodó **Prototheria** csoportot jelenleg már csak a kloakások (*Monotremata*) két maradványjellegű csoportja (*Platypodidae*, *Tachyglossidae*) képviseli. A másik fő ágat, az eleve szülő emlősöket – **Theria** két nagy filogenetikai ág, **Metatheria** (erszényesek) és **Eutheria** (méhlepényesek) képviseli, ezek filogenetikai testvércsoportok.

Az erszényeseken (**Metatheria**) belül a pleziomorf fogazatú *Ameridelphia* (*Didelphis* + *Monodelphis* és *Caenolestes*) parafiletikus, mivel utóbbi a monofiletikus *Australidelphia* testvércsoportja. Utóbbiakon belül a *Perameles*-rokonság és a *Dromiciops* bazális helyzetű, utóbbi közeli rokona a *Notoryctes* és a *Dasyuromorpha*. Leginkább leszármaztatott csoportok a „kevésfogú” (*Diprotodontia*) koala-vombát rokonság, illetve a kenguruk (88. ábra).

A méhlepényes emlősök (**Eutheria**) nagy radiációja a földtörténeti Új-idő (Kainozoikum) egyik legjelentősebb eseménysorozata. A fosszilis leletek egyértelműen mutatják, hogy jöllehet a bazális elválások még a Jurában végbementek, a **Placentalia** radiáció csak a Paleocénben indult el. A csoport elsődleges szétválása a kontinensek alapvető tagolódását tükrözi: a déli eredetű **Atlantogenata**, vs. északi, laurázsiai **Boreoeutheria** (89. ábra). Az előbbin belül két filogenetikai ág különül el, egyrészt az **Afrotheria**, ezen belül a kis termetűnek és csekély fajgazdagságúnak megmaradt tanrekek, aranyvakondok és elefántcickányok vonala, velük szemben pedig a nagyobb földimalacok, szirtiborzok és szirének, vagy akár a gigantikus méretű elefántok. A másik fő ágat a jelenleg szinte kizárólag Dél-Amerikára korlátozott elterjedésű **Xenarthra**-k képezik, páncélosakra és „szőrösökre” (lajhások) tagolódva.

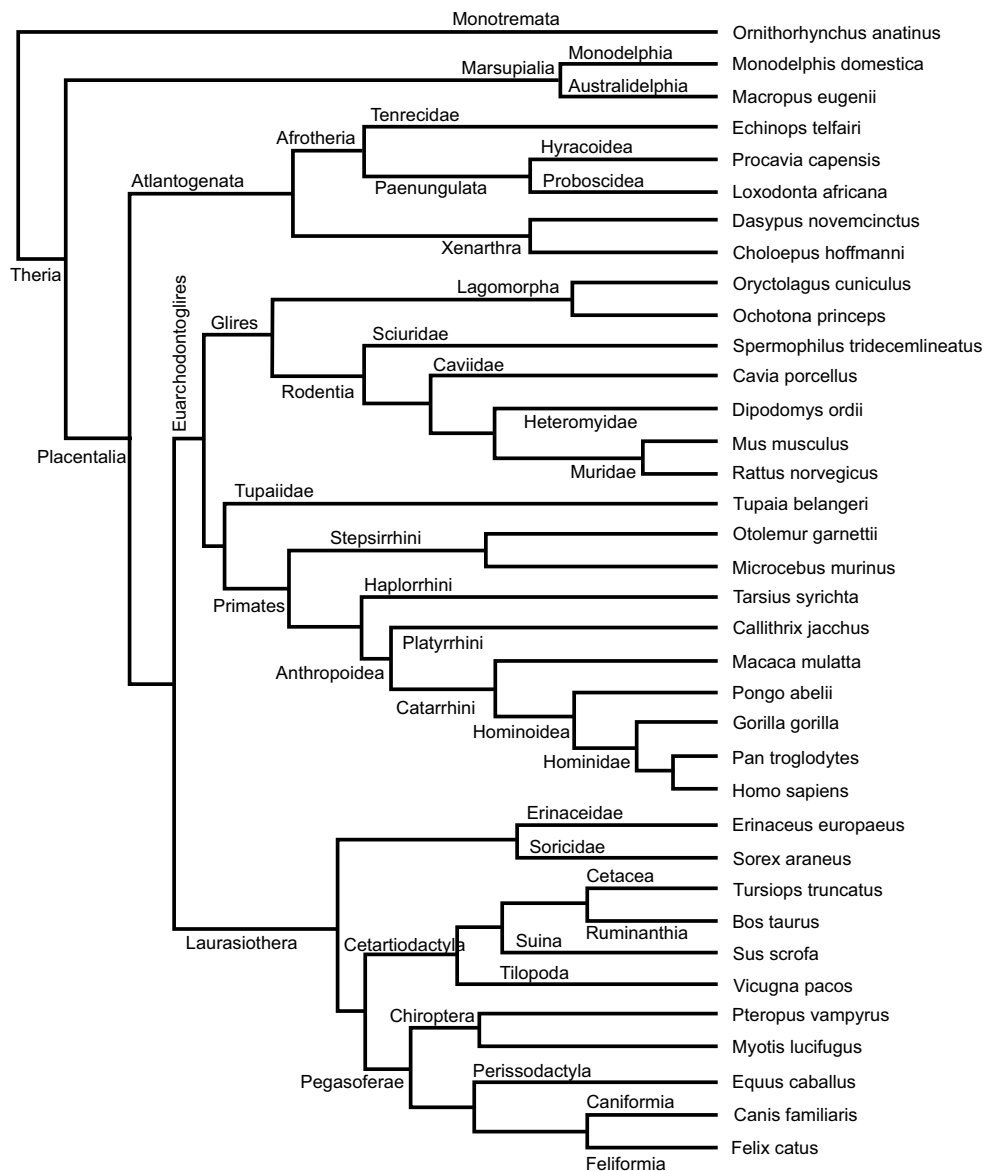
Sokféleségük a Neotropisban jött létre, azonban az amerikai kontinensek összeköttetésének létrejötte után, a fiatal harmad- és negyedidőszakban a legtöbb csoportjuk kihalt, így pl. a nyílt térségeken élő nagy termetű lajhárok. Ebben a folyamatban döntőnek bizonyult az észak-amerikai kontinens felől érkező, részben eurázsiai eredetű csoportok tömeges kompetíciós fölénye (lásd: *Nearctic-Neotropic interchange*).

A laurázsiai csoportokon belül korán szétvált a pleziomorf végtagváz- és fogazati jelegeket megőrző **Euarchodontoglires** főág és a sok autapomorf specializációt mutató **Laurasiothera**. A **Primates** az előbbi filogenetikai irány egyik korán elkülönült ága, sok pleziomorf jelleggel. Ezekben a folyamatokban döntő szerepe volt a harmadidőszaki éghajlati változásoknak. Az erdős vegetáció térhódításával járó Eocén klímaoptimum szinte az összes nagy filogenetikai ágon jelentős méretnövekedéssel járt. Az Oligocén klímalehűlés erősen megszelektálta az Eocénben virágzó csoportokat, így pl. a páratlanujjú patások radiációjának legtöbb csoportja a korai Tercier üvegházhatású, erdős időszakának a végére kipusztult. Azok a csoportok voltak képesek túlélni a változásokat, amelyek alkalmazkodhattak a nyílt füves vagy füves-fás mozaikos térségek táplálékforrásaihoz. Ez eredményezte azt, hogy a páratlanujjú patásoknál jelentősebb faj-sokféleség csak a lovaknál (*Equus* nemzet-



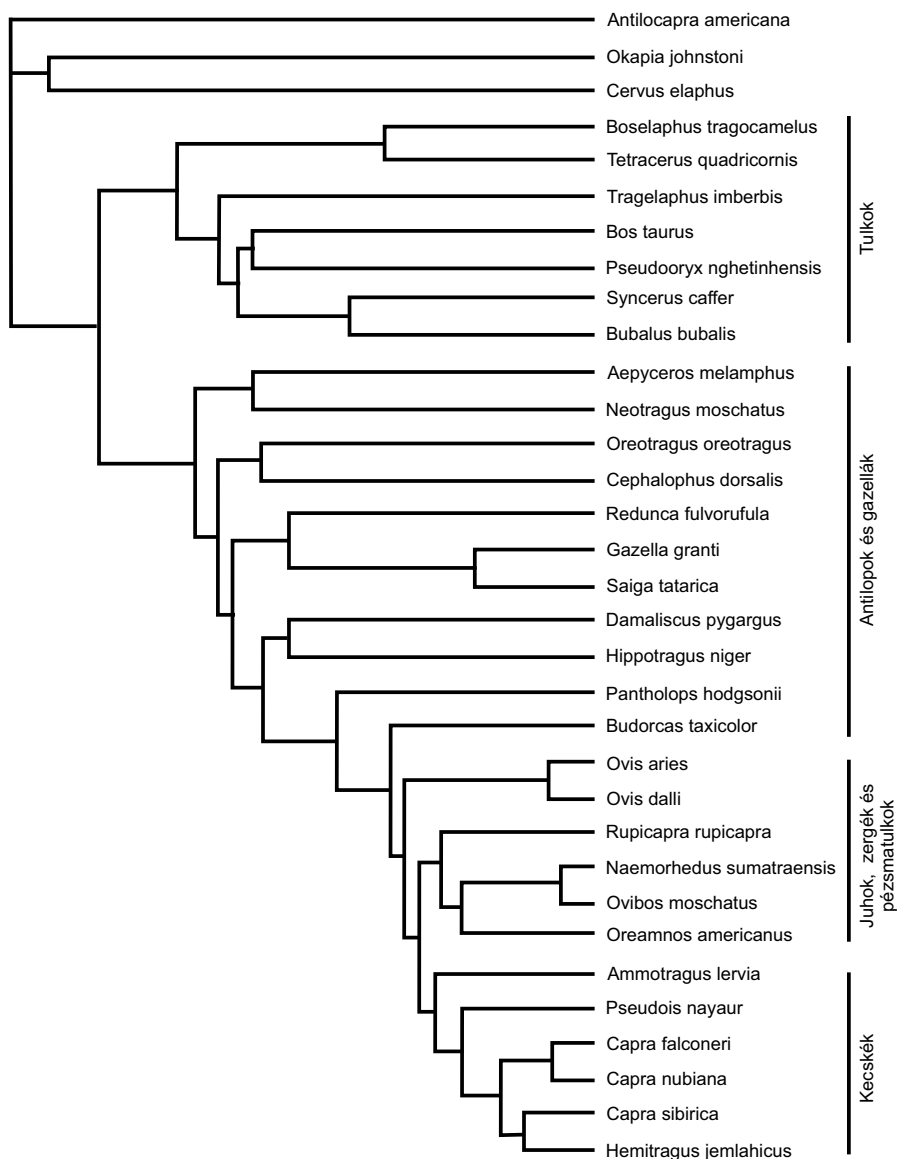
88. ábra Az erszényesek (Marsupialia) filogenetikai tagolódása. Látható, hogy a korábbi „sokfogú erszényesek” (Polyprotodontia) a fogazat szünpleziomorfiján alapul, így parafiletikus, az ebbe beágyazott Diprotodontia viszont monofiletikus

ség) jöhetett létre, a láb és a fogazat adaptív változásai révén, a lombevő helyett a fűevő-legelő életmódra áttéréssel. Míg az Eocén-beli erdőlakó ötűjű ősllovak kisebb méretűek voltak, és lágy szöveti szerkezetű növényeket, pl. lombleveleket fogyasztottak, addig az Észak-Amerikában kialakult hároműjű *Hipparion*-ok már nyíltabb, szavannaszerű élőhelyek lakói voltak, és a felső-Miocéntől átmenetileg szárazzá váló Beringián át népesítették be Euráziát, eljutva – többek között – a Kárpát-medencébe is (*Hipparion* barlang Csákvár közelében).



89. ábra. Az emlősök főbb csoportjainak filogenetikai kapcsolatai (Dos Reis *et al.* 2012 után, egyszerűsítve)

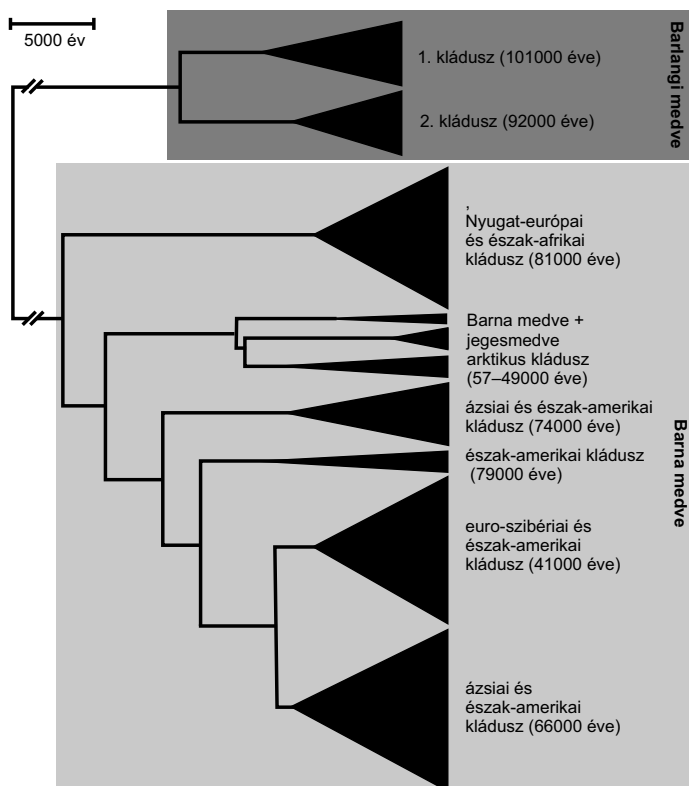
A párosujjú patásoknál a jelentős mértékű korai Tercier kipusztulás után elkülönültek a mai fő filogenetikai irányok. A Giraffidae két faja merőben ellentétes specializációkat mutat az esőerdőlakó, illetve a szavannák fáit-cserjéit legelő életmód következtében. Az utóbbi évek molekuláris filogenetikai vizsgálatainak egyik érdekes eredménye volt, hogy a korábban egy, variabilis fajnak tekintett zsiráf valójában négy „rejtett” faj komplexé, amely természetvédelmi szempontból is négy önálló, veszélyeztetettség szempontjából is eltérő egység. A tevéfélék fejlődéstörténete sajátos módon világít rá a preadaptáció lehetőségeire azzal, hogy megmutatja, mi-



90. ábra. A párosujjú patások filogenetikai tagolódása (Matthee *et al.* 2001 után, egyszerűsítve)

lyen terjedési potenciálja lehet egy alapvetően hideg-száraz hegyvidéki klímához alkalmazkodott állatcsoportnak a zonális sivatagok övében Euráziában. Egészen sajátos, molekuláris eszközökkel igazolt filogenetikai ág a vízilóféléké és a ceteké. Míg az amfibikus életmódjukat megőrző vízilovak egyetlen fajpárra tagolódtak, az édesvízi-mocsári, majd óceáni élettérbe átjutó cetek az új életközeg többértű táplálékforrásához alkalmazkodva az emlősök egyik diverz csoportjává váltak. A szárazföldi csoportok közül az egyik legjelentősebbé a tulkok (Bovidae) sokfélesége vált (90. ábra). A nagyobb testtömegű tulkok filogenetikai testvércsoportja a rendkívül diverz, a kecskéket-juhokat, gazellákat-antilopokat egyaránt magába foglaló iker-ágazat. A táplálék kettős feltárása lehetővé tette a megfelelő szintű táplálkozást hideg-száraz körülmények között is, ezt mutatják a magashegységi (juhok, kecskék, gypjas jak) és sarkvidéki (pézsmatulok) viszonyokhoz történt alkalmazkodások.

A ragadozók nagy filogenetikai tagolódásában elsődlegesen elkülönül a macskaforma és kutyaforma főágazat, számos morfológiai konvergenciával. Anélkül, hogy ennek részleteit tárgyalnánk, a továbbiakban egy olyan modellcsoporttal foglalkozunk, ahol a fosszilis anyag vizsgálata és a molekuláris filogenetikai elemzések együttesen tették lehetővé a fajképződés folyamatainak feltárását. Ez a természetvédelmi okokból is jelentős csoport a medvéké, ezen belül is a barnamedve – jegesmedve filogenetikai ágé. A barnamedve (*Ursus arctos*) mintegy egymillió éve alakult



91. ábra. A barna medve (*Ursus arctos*) filogenetikai tagolódása és kronológiája (Korsten *et al.* 2009 után, egyszerűsítve)

ki, és legalább két nagy, földrajzilag és genetikailag elkülönült állományra tagolódik (Korsten *et al.* 2009, 91. ábra). A dél-európai hegyvidéki barnamedvék az Ibériai-, az Appenini- és a Balkán-félszigeten terjedtek el, illetve egy kis maradvány-populációjuk Norvégia hegyvidékein is előfordul, sőt korábban megvoltak a Brit-szigeteken és Észak-Afrikában is. Jóval nagyobb az „északi barnamedvék” áréája, ezek az Alpok és a Kárpátok térségétől Skandinávián és Szibérián át Kamcsatkáig terjedtek el (Davison *et al.* 2011), illetve az utolsó eljegesedések idején, az óceáni regresszió miatt száraz Bering-szoroson át két hullámban elérték Észak-Amerikát is. A fosszilis csontokból kivont DNS alapján kitűnt, hogy az utolsó glaciális enyhébb időszakában mindkét filogenetikai ág megvolt Közép-Európa területén is. Az északi filogenetikai csoportnak a legrégebben, a középső-Pleisztocénben elkülönült ága az Alaszka környéki szigeteken alakult ki, és a mitokondriális genom elemzésén alapján ebből a populációból mtDNS introgresszió ment végbe a jegesmedvébe (*Ursus maritimus*). A nukleáris gének alapján viszont a jegesmedve önálló, a barna medvétől a korai Pleisztocénben elkülönült filogenetikai ág, több eljegesedési ciklus során alkalmazkodott a sarkvidéki viszonyokhoz (Hailer *et al.* 2012). A barna medve és a jegesmedve között ezek szerint ún. mito-nukleáris diszkordancia áll fenn.

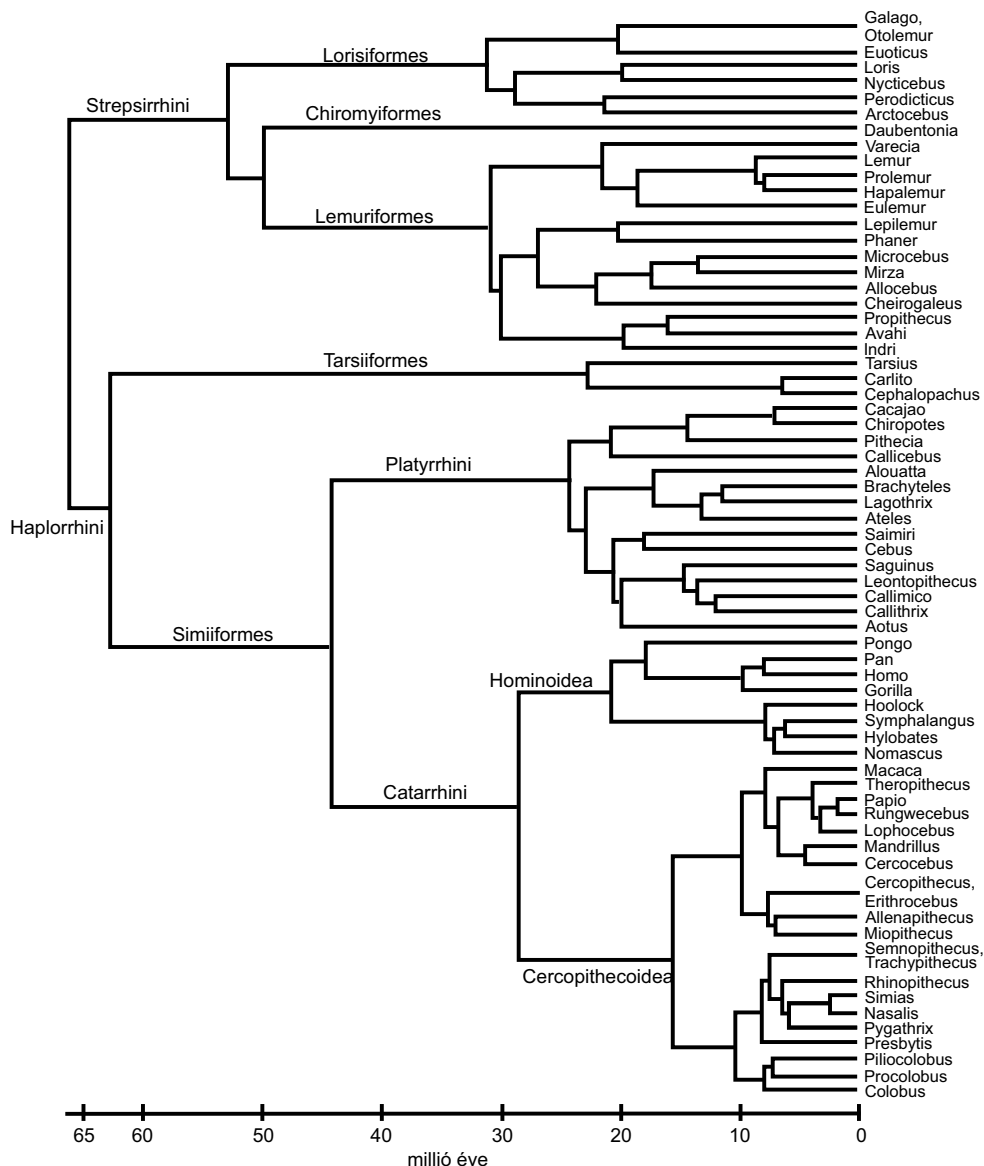
Primates – Főemlősök (hominizáció)

Filogenetikai szempontból az emlősök sokféleségének különösen fontos iránya a főemlősöké (Primates). A molekuláris filogenetikai eredmények azt igazolják, hogy legközelebbi rokonaik a délkelet-ázsiai, erdőlakó mókuscickányok (Scandentia, Tupaiidae) és a bőrszárnyúak (Dermoptera, repülőmaki-félék). A főemlősök ősei tőlük a Kréta időszak végén, mintegy 85 millió évvel ezelőtt válhattak szét. Fosszilis bizonyítékaink viszont csak a Paleocénből és a korai Eocénből vannak, 65–55 millió évvel ezelőtti időkből. Az a tény, hogy a legkorábbi főemlősökre vonatkozó leletek egyrészt Észak-Amerikából és Európából (*Plesiadapis*, 58–55 millió év), másrészt Kínából (*Archicebus*, 56–55 M év) kerültek elő, azt bizonyítja, hogy a legősibb főemlősök a korai Harmadidőszakban már jelentős sokféleséggel és nagy területen lehettek jelen. Az *Archicebus achilles* koponyamaradványainak vizsgálata pedig azt mutatja, hogy ez a rokonsági kör (Archicebidae) lehetett a főemlősök két fő filogenetikai ágának (Haplorrhini vs. Strepsirrhini) közös őse, amely külsőleg leginkább koboldmakifélékhez lehetett hasonló, ám jóval kisebb szemürege inkább a nappali életmódjára vall.

Az Archicebidae-k korai evolúciója legvalószínűbb módon Délkelet-Ázsiában zajlott. Ezt a feltételezést erősíti meg az is, hogy a molekuláris vizsgálatok alapján legközelebbi rokon recens orrtükrör-nélküli (Haplorrhini) főemlősök, a koboldmakifélék (Tarsiiformes) szintén délkelet-ázsiai elterjedésűek, a legősibb orrtükrörök (Strepsirrhini, Lorisinae) pedig Délkelet-Ázsia felől népesíthették be Madagaszkárt, mintegy 75–80 millió éve, valószínűleg növényekkel együtt átsodródva. Ez a feltételezés azon alapul, hogy a madagaszkári lemurok elkülönülésének legvalószínűbb kora mintegy 75 millió év, viszont Madagaszkár jóval korábban különvált, Afrikától mintegy 160 millió éve, az indiai szubkontinenstől pedig legalább 90 millió éve. A főemlősök legkorábbi jelentős szétterjedési hullámai a Paleocén–Eocén klímaoptimum idején mehettek végbe, viszont az Oligocén-végi lehűlés során az összes laurázsiai Plesiapidiformes kihalt, és a további főbb radiációk Madagaszkáron (Strepsirrhini: Lorisiformes) és Afrikában mentek végbe. A Haplorrhini másik,

egyben sokkal fajgazdagabb fő ágának, a Simiiformes-nek (valódi majmok) az ősei szintén Ázsiában alakulhattak ki, mintegy 50–45 millió éve. Ehhez időben nagyon közeli (45–40 millió év) lehet a két filogenetikai főág, a keskenyorrú vs. szélesorrú majmok (Platyrrhini–Catarrhini) szétválása is. Mivel ekkor az Atlanti-óceán déli medencéje még viszonylag keskeny lehetett, így a Platyrrhini-ősök is valószínűleg növényekkel együtt sodródhattak át Dél-Amerikába Afrika felől.

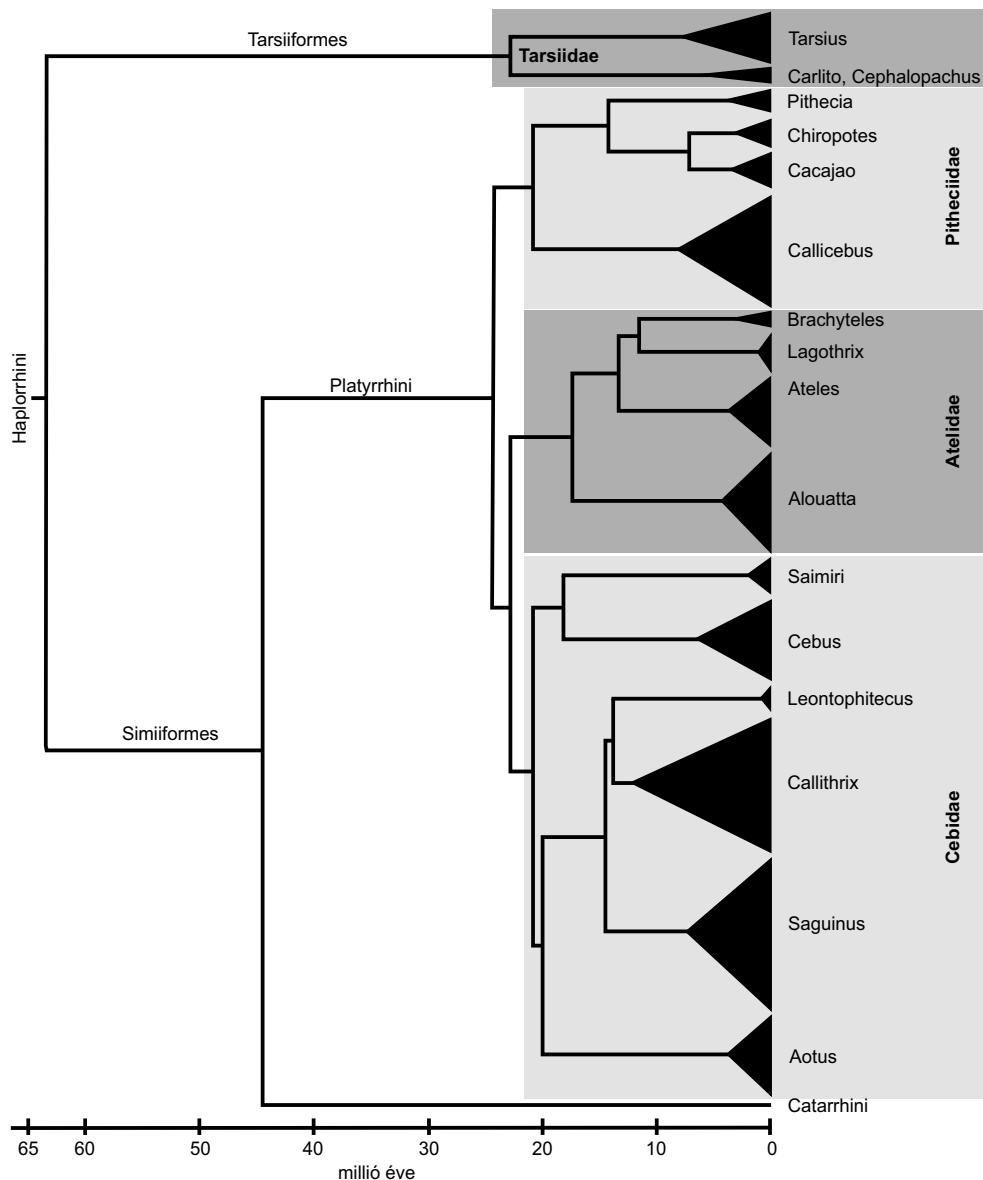
Az Oligocénben bekövetkezett lehűlési hullám után, a Miocénben kezdődő további klíma-lehűlés, ezzel együtt a nyílt biótok térhódítása a főemlősöknél is jelentős vál-



92. ábra. A főemlősök filogenetikai szétválásainak földtörténeti kronológiája (Springer *et al.* 2012 után, egyszerűsítve)

tozásokat okozott. Nagyjából hasonló időszakban (35–25 millió évek között) zajlott le Madagaszkáron a Lemuriformes, Dél-Amerikában a Platyrrhini, és Délkelet-Ázsiában valamint Afrikában a Catarrhini filogenetikai ágak további tagolódása (92. ábra).

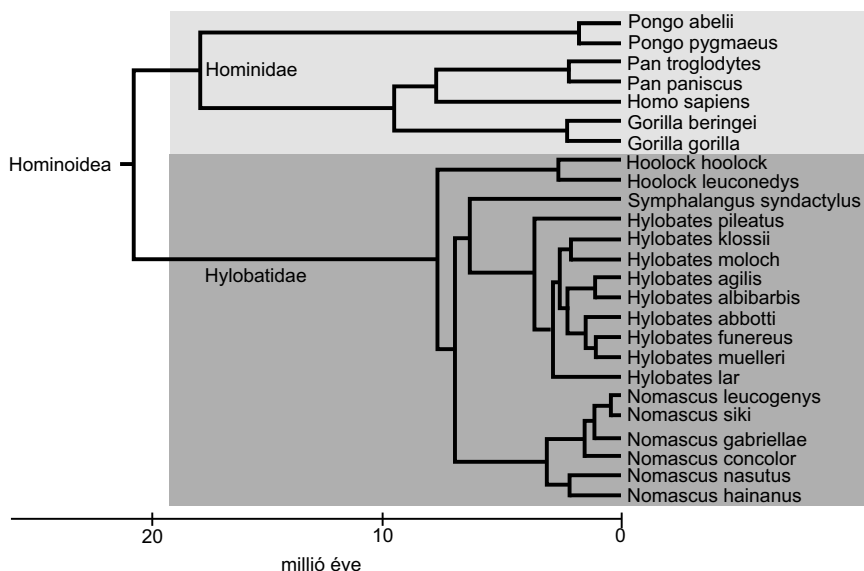
A Platyrrhini-n belül specialista esőerdő-lakó csoport a sátnajmóké (Pitheciidae), amely a sokkal változatosabb két további családnak (pókajomfélék: Ateleidae, csuklyásmajomfélék: Cebidae) a filogenetikai testvércsoportja (93. ábra). Az előbbi családon belül elkülönülnek a nagyobb testű bögőmajmok (Alouattinae)



93. ábra. A szélesorrú majmok (Platyrrhini) filogenetikai tagolódása (Springer *et al.* 2012 után, egyszerűsítve)

és a karcsú, különösen mozgékony pókmajmok (Atelinae), míg a Cebidae család bazális elágazású csoportja az esőerdei specialista éjímajmoké (Aotinae), további alcsoportjai a főként gyümölcs-, rovar- és tojásfogyasztó törpe karmosmajmoké (Callitrichinae), illetőleg ennek ikerkláduzszaként a kistestű mókusmajmoké (Saimiirinae) és a nagyobb méretű csuklyásmajmoké (Cebinae).

A Catarrhini filogenetikai ág az Oligocénben, mintegy 30 millió évvel ezelőtt tagolódott szét, a fosszilis leletek tanúsága szerint még Délkelet-Ázsiában a Cercopithecoidea vs. Hominoidea családcsoporthoz. Mindkettőn belül egy-egy nagy radiáció még ebben az elsődleges élettérben ment végbe, így a Colobinae alcsaládon belül jelentős a langurok és hulmánok sokfélesége, a hominid ágon pedig a gibbonoké. Utóbbiak kariotípusaik alapján négy nemzetségre tagolódnak (94. ábra), ezeken belül az egyes fajok gyakran igen hasonlóak (18 faj!), leginkább genetikai markerekkel és fajspecifikus „énekük” alapján különíthetők el. Így nem meglepő, hogy még az utóbbi években is írtak le szűk elterjedésű, esetenként erősen veszélyeztetett fajokat (pl. *Nomascus hainani*: Hainan szigete; *N. gabriellae*: Laosz, Kambodzsa, Vietnam). A cercóffélék filogenetikai ága a Miocénben Ázsia felől érte el Afrikát, és mindkét nagy tribusza, a cercófoké és a páviánoké is, itt érte el a legnagyobb sokféleségét. A Hominoidea ág másik fő csoportja, a Hominidae szintén Ázsia felől jutott el Afrikába és Európába, ahol a fosszilis leletanyag tanúsága szerint (10–8 millió éve) a *Dryopithecus* nemzetség fajai nagy elterjedésűvé váltak (lásd: Rudabánya). A szűkebb értelemben hominid csoport *Pongo* ága (orángután, három recens faj) leszármazott elterjedéssel megmaradt Délkelet-Ázsiában, a másik viszont Afrikában vált szét a gorilla és a csimpánz filogenetikai vonalára, beleértve a „harmadik csimpánzt”, a legszűkebb értelemben vett hominin vonalat is. Ennek az utóbbi elágazásnak a sokfélesége (legkorábbi hominin alakok + *Australopithecus* + *Homo*) Kelet- és Dél-Afrikában teljesedett ki, ahol a Pliocén folyamán nagy kiterjedésű nyílt térségek jöttek létre, amelyek a bipedális mozgású, az elülső végtagjukat szabadon használó alakok

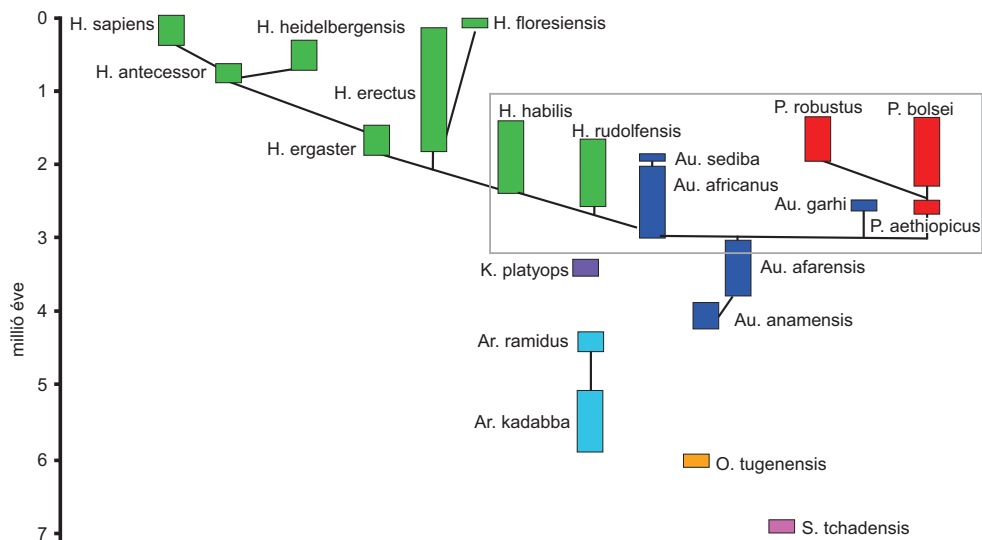


94. ábra. Az emberszabásúak (Hominoidea) recens fajainak filogenetikai áttekintése (Springer et al. 2012 után, egyszerűsítve)

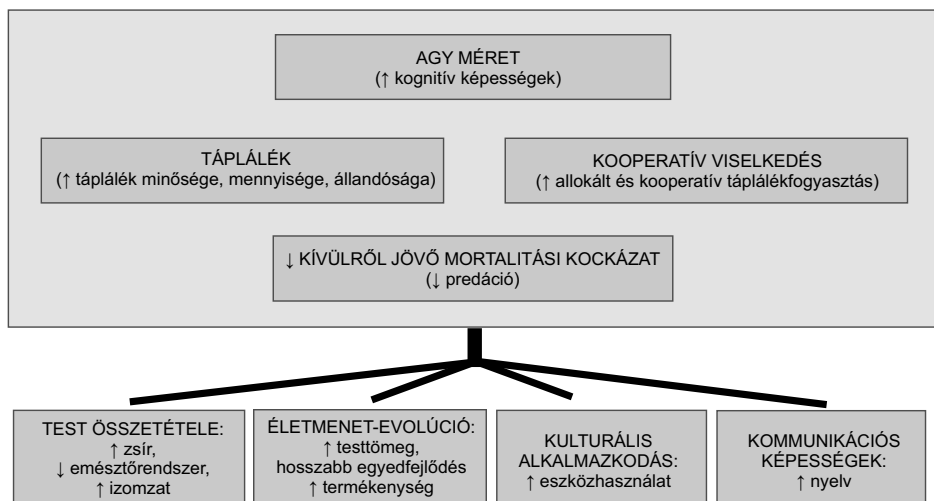
számára komoly túlélési előnyt biztosítottak. Így vált lehetségessé, hogy a kelet-afrikai szavanna-biom területén akár négy hominid alak is együtt létezhesen, a fogazati jellegei alapján nyilvánvaló táplálékforrás-felosztással (95. ábra).

A hominid ág specializációi a Miocén végén alakultak ki, a domináns hímű „gorilla-típusú” családstruktúra helyett a *multimale-multifemale* (bonobó-szerű) rendszer fejlődött tovább. A hominid ág ezáltal is általánosabb alkalmazkodóképességgé vált, mint az erdőlakó specializált gorilla- és csimpánz-ág (Meindl *et al.* 2017). A hosszabb ivadék gondozási idő és az ezt követő lassabb ivarérettség is egyre inkább a K-stratégista jelleget erősítette, ezáltal a populációk demográfiailag stabilabbá válhattak. A Miocén vége után a két fő ág széles körben terjeszkedett: a már négy éves koruk körül ivaréretté váló, inkább R-stratégistának mondható makákóké, és a sokkal inkább K-stratégista hominid ág, ezen belül az *Australopithecus*-ok. A felgyenesedett testtartás a láb és a medence átalakulásával és táplálékváltással járt, és ez a nemek funkcionális különbségeit is erősíthette. Mivel a hústáplálék beszerzése a hímivarú egyedek feladata lehetett, a hominid életmódváltás következményévé vált az is, hogy a nőivarú egyedek kevésbé eshettek áldozatul a predációnak.

A hominidák bipedális jellegükkel, a caninusok redukciójával és eltérő szociális struktúrájukkal elkülönültek a gorilla- és csimpánz-szerű vonalaktól. Utóbbiak erdőrefugiumokba szorultak, míg a bipedális alakok a nyílt tájakon erős demográfiai terjeszkedésnek indultak („weed species.”, Meindl *et al.* 2017). Ennek a folyamatnak a korai időszakából a fosszilis leletanyag eléggé hiányos és sokszor vitatott értelmezésű. Nagyon valószínű, hogy a mai Száhel-övezettől Dél-Afrikáig terjedő térségben, beleértve az Etiópiai-fennsíkot is, megközelítőleg ugyanabban az átmeneti klímájú, szárazabbá-hidegebbé váló időszakban több *Australopithecus* faj élhetett együtt (*Australopithecus africanus*: ~2,8–2,3 millió év, *A. aethiopicus*: ~2,7–2,3 millió év, *A. garhi*: ~2,5 millió év; 95. ábra). Ezeknél idősebb lehet a 2015-ben leírt



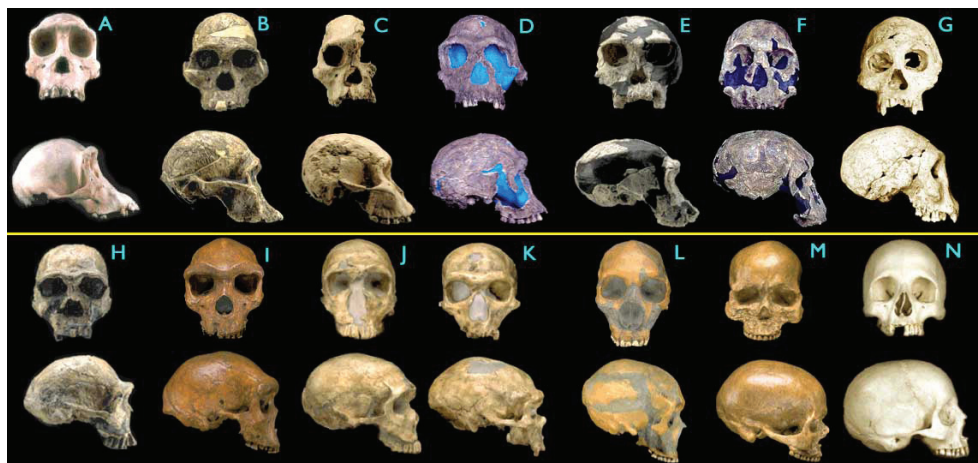
95. ábra. A hominid filogenetikai ágon belül Kelet-Afrikában több faj is egyidejűleg létezett. Színek jelentése: zöld = vegyes táplálkozású, illetve húsevő *Homo* s.l.; kék = növényevő *Australopithecus*; piros = növényevő *Paranthropus*; türkiz kék = *Ardipithecus* (növényevő); lilás kék = *Kenyanthropus* (növényevő). Hiányos leletek, valószínűleg növényevők: okker = *Orrorin*; lila = *Sahelanthropus*



96. ábra. A kooperáció és a kognitív képességek erősödésének modellje (Antón & Snodgrass 2012 után)

Ledi-Geraru-i (Etiópia) lelet, amely mintegy 2,8–2,75 millió éves korú, és együttesen mutatja az *Australopithecus*- és a *Homo*-szerű jellegeket, azt valószínűsítve, hogy az „emberi” filogenetikai vonal már ekkor különvált az *Australopithecus*ok ágaitól (lásd alább, *Homo habilis* és társai, 96. ábra).

Feltételezések szerint a *Homo*-ősök elkülönülésében és későbbi szétterjedésében a szociális monogámia és a csökkent női halandóság mellett az egész évi folyamatos termékenyülési lehetőség játszott döntő szerepet. A szociális monogámia elterjedése a kooperációs lehetőségek bővülésével járt. A főemlősök körében egyedülállóan tar-



97. ábra. A = csimpánz (*Pan troglodytes*); B-C = *Australopithecus* 2,5 M év; D-E = *Homo habilis* 1,9–1,8 M év; F = *Homo rudolfensis* 1,8 M év; G = *Homo erectus* (Dmanisi) 1,7 M év; H = *Homo ergaster* (korai erectus) 1,7 M év; I = *Homo heidelbergensis* (rhodesiai) 300e év; J-K = *Homo neanderthalensis* (korai) 70–60e év; L = *H. neanderthalensis* (Moustérien) 45e év; M = *Homo sapiens* (Cromagnon) 30e év; N = *Homo sapiens* (modern) (Theobald 2012)

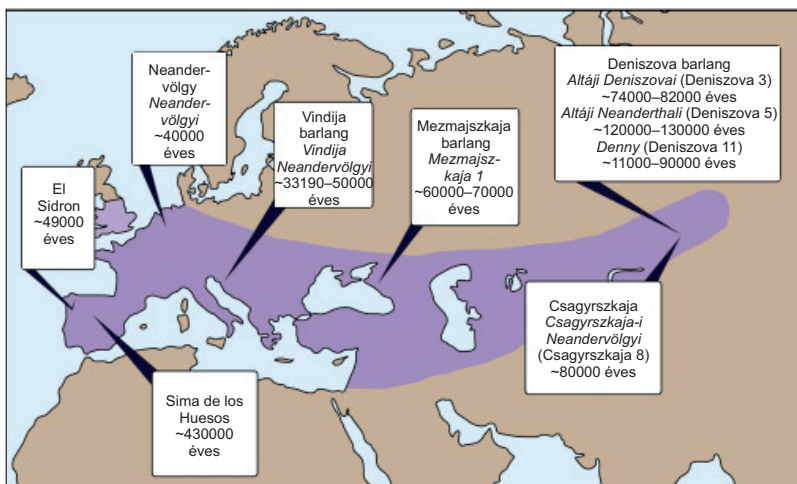
tós monogámián alapuló szociális struktúra és az eszközkészítés együttesen okozhatta a hominid ág sajátos önállóságát és tartós szaporodási előnyét, szemben más emberszabásúakkal. Az utódok gondozásában is megnyilvánuló erősödő kooperáció (*cooperative breeding*, főleg az anya testvérei révén), biztosíthatta az energiaigényes nagyobb agy kialakulásának költségeit, és ennek az előnyei a hosszabb ivadék-gondozási és laktációs időszakban, és a korai mortalitás csökkenésében is megjelenhettek (Kramer & Ellison 2010), ahogy az alábbi modell mutatja (96. ábra).

Ez a folyamat a *Homo erectus* kialakulása során erősödött fel, és biztosíthatta azt, hogy a *H. erectus* a szaporodási többletével, több szétterjedési hullámban egyre nagyobb területeket foglalhatott el (Antón & Snodgrass 2012). Ez a táplálékspektrum bővülésével, a nagyobb napi energiafelhasználás lehetőségével, növekvő szomatikus variabilitással járt, és így a populáció által elfoglalható niche-tér megnövekedését is okozta, és képessé tette a népséget a terjedésre.

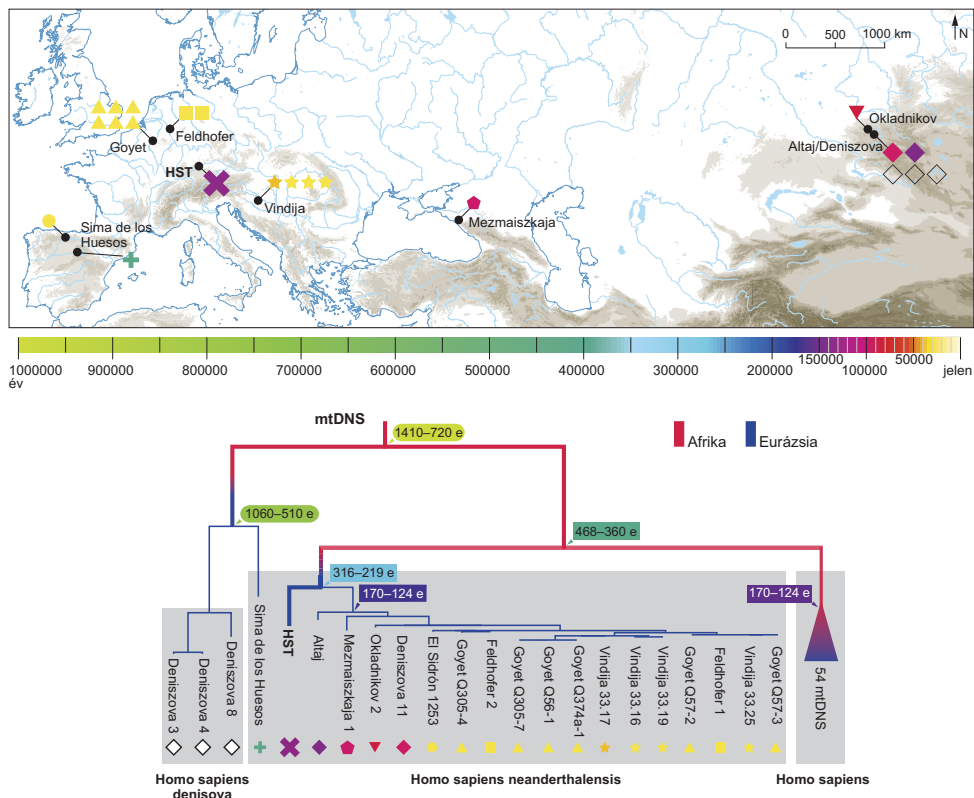
A legkorábbi (~2 millió év), már *Homo*-ként azonosított kihalt faj a 2015-ben leírt *Homo naledi*. Az első leleteket 2013-ban találták Dél-Afrikában, a Rising Star barlangrendszerben. A nehezen megközelíthető hely és a viszonylag nagy számú maradvány rituális temetkezésre utalhat. Bár újabban is több bizonytalanság merült fel néhány *Australopithecus* és afrikai korai *Homo* lelet (Nariokotome-i csontváz, Gona-i, etiópiai leletek) kapcsán, abban egyetértés van, hogy a legkorábbi emberősök, akiket előembernek, *Homo erectus*-nak tekinthetünk, egyrészt a *Homo habilis* néven ismert 1,9 millió évre datált KNM ER 1470 sz. lelet, másrészt a ~1,6 millió évvel ezelőtti KNM WT 15000 sz. „turkanai fiú”, mintegy 8–10 éves fiatal egyed maradványa (97. ábra). A legkorábbi (~1,6 millió év) nem-afrikai *Homo erectus* a sajátosan kis agykapacitású Dmanis-i előember, a Kaukázusból, Georgiából. Ennél fiatalabbak a régebben ismert ázsiai (Jáva: ~1,5–0,6 millió év, Peking: ~750 000 év), illetve a robusztusabb csontozatra utaló afrikai (*H. rhodesiensis*) és európai leletek (pl. Atapuerca, Heidelberg, Vértesszőlős).

A nevezéktanilag vitatott *H. rhodesiensis* (? syn.: *H. heidelbergensis*) lehetett az Eurázsiaiában az utolsó jégkorszak idején nagy elterjedésű, robusztus alkatú és nagy agykapacitású (~1450 mm³) *Homo neanderthalensis* (pontosabban: *H. sapiens neanderthalensis*) őse. Hozzá hasonló, de genetikailag némileg eltérő kortársa a Dél-Szibériában (Altaj hg., 2008) feltárt, majd később Tibetben és Laoszban is megtalált deniszovai ember (*H. sapiens denisova*), amelynek genetikai nyomai (4–6%-ban) megtalálhatók a Fülöp-szigeteki, melanéziai, új-guineai és ausztráliai (aborigin) *H. sapiens*-népségekből. A *H. sapiens* (AMH – anatomically modern human) ezektől a népségektől függetlenül, Afrikában alakult ki és több hullámban terjedt szét a levantei térségen keresztül (98–99. ábra).

A genetikai vizsgálatok szerint a *H. sapiens neanderthalensis* a több, mintegy 600 000 évvel ezelőtti afrikai eredetű ősi *Homo* alakokból vált ki, ám ez a speciációs folyamat a fossziliák 400–260 000 évek közötti hézagossága miatt kevésbé ismert. Az viszont bizonyos, hogy a neanderthali (NT) és a modern emberi („anatómiailag modern humán” AMH) filogenetikai ágak jóval korábban elváltak egymástól, mint ahogyan a mai emberi formák kialakultak. A humán-specifikus gén-szubstitúciókról a legtöbb információ a mintegy hat millió éve elkülönült humán-csimpánz genom összehasonlításából nyerhető. A csimpánzzal szembeni genetikai eltérések egy része kizárólag a modern humán filogenetikai vonalban alakult ki és itt fixálódott. A neanderthali genom sikeres szekvenálása révén nyert adatkészlet az



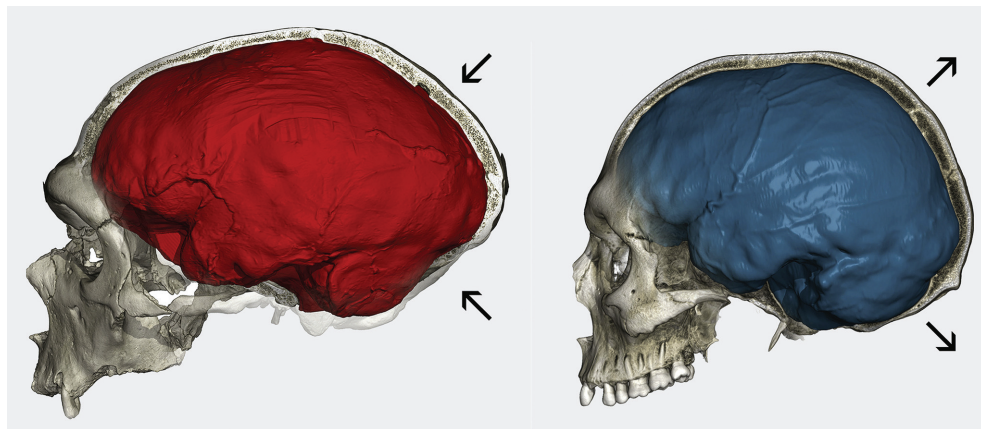
98. ábra. A *Homo sapiens neanderthalensis* elterjedésének vázlata Euráziában, megjelölve a fontosabb leleteket (Reilly *et al.* 2022)



99. ábra. Fontosabb neanderthali és deniszovai telepek Euráziában, színekkel kiemelve a szekvenált genomú leleteket (Posth *et al.* 2017). A nóduszoknál a színes háttérű számok az elágazások becsült korait jelölik ezer években. HST: a genetikailag legeltérőbb neanderthali genom (korai, > 100000 év, nagy variabilitás!). A további neanderthaliak közül az Altáj, Okladnikov és Deniszova szibériaiak, a továbbiak európaiak

összehasonlításokat (amh-cs, amh-nt, nT-cs) mindhárom különböző kombinációban lehetővé teszi. A neanderthali genomban főként rövidebb szakaszú inszerciók-deleciók fedezhetők fel. Bár kevés egyedből van genetikai adat, valószínűsíthető, hogy a neanderthali populáció a bőr- és hajszínbén (melanocortin 1 receptor gén: MC1R) polimorf volt. Egyes, a *H. sapiens*-nél fixálódott humán szubsztitúciókról feltételezhető, hogy ezek még a neandervölgyi-sapiens vonalak szétválása előtt jöttek létre. Így lehetséges, hogy ezek a genetikai lokuszok a neandervölgyieknél még polimorfak voltak. A FOXP2 génben két, mintegy 200 000 évvel ezelőtti olyan AMH specifikus aminosav szubsztitúció van, amelyeket a pozitív szelekció jeleként lehet értelmezni. Ez a gén lényeges lehetett a humán beszédképesség kialakulása szempontjából és a fejlett kommunikációs képességet is bizonyítja.

A neandervölgyi ember az anatómiailag modern embertől (AMH) testalkatában és számos fiziológiai jellegében, anyagcseréjében, energiaháztartásában és bizonyára pszichikumában is jelentősen eltért. Agykoponyája nagyobb és occipitális irányban kiterjedtebb, arckoponyája erősebben prognath, homlokeresze és nazális régiója sokkal markánsabb (100. ábra), és egész csontozata sokkal robusztusabb, vastkosabb volt. Izomtömege, állati fehérje-igénye és ezzel együtt a napi energiafelhasználása is jelentősen magasabb, egyúttal egész testalkata a hosszú távú futásra-ugrásra feltételezhetően kevésbé alkalmas lehetett. További eltérések következnek abból, hogy a nagyobb izomtömeg miatt a neanderthali ember energiaigénye adott klimatikus viszonyok között 100–350 kcal-lal nagyobb lehetett, mint az anatómiailag modern emberé. A leletek alapján a neandervölgyi utódok eleinte gyorsabban nőhettek, így a gyermekkori energiaigényük is nagyobb volt. Emellett később érték el a megfelelő fejlettséget, vagyis a szülőktől függésük is hosszabb ideig tartott. Bár a neandervölgyi izomzata elvileg nagyobb hőszabályozást tett lehetővé, ezt csökkentette, hogy még nem rendelkezett a „modern” ember fejlettebb bőrkikészítő-varró eszközkészletével, amellyel későbbi „versenytársa” a hőszabályozást és -szigetelést másképp, rugalmasabban oldhatta meg, ami aztán a „modern” embernek szaporodási előnyt is biztosíthatott. Mindennek a Würm eljegesedés klimatikus mélypontján demográfiai következményei is lehettek, ami kihatott a hasonló forráson élő populációk versengésének kimenetelére. A leletek szerint a neandervölgyiek lokális, kis egyed-



100. ábra. A neandervölgyi és az anatómiailag modern ember agykoponyájának és agylenyomatának összehasonlítása (Reilly *et al.* 2022)

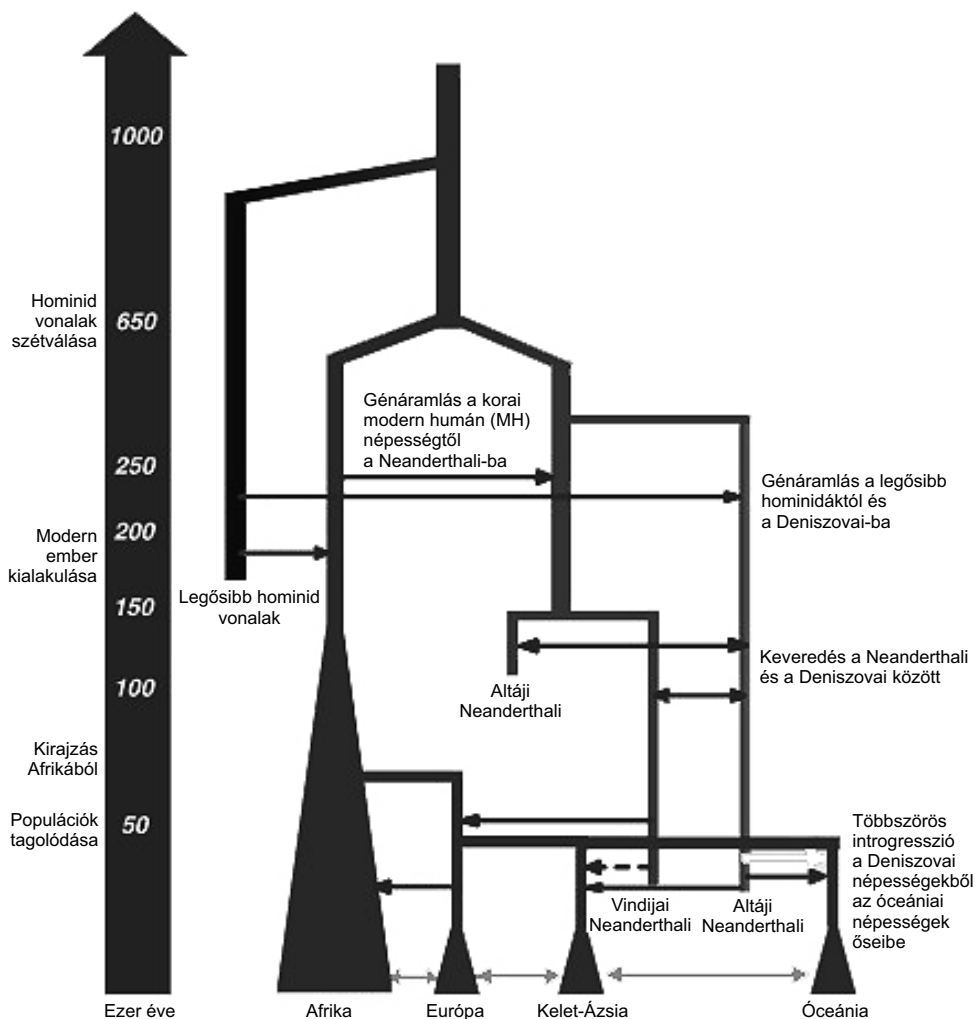
számú közösségekben éltek, ezzel együtt vadászterületük is erősen korlátozott volt (Gaudzinski-Windheuser *et al.* 2018). Közösségeik „metapopulációi” képesek voltak túlélni bizonyos környezeti változásokat, így több glaciális hullámot is átvészelve juthattak el Ázsiában az Altajig (Skov *et al.* 2022).

A 400 000 év előtti európai leletanyag még nem mutatja a neanderthaliakra jellemző jellegeket, így a hatékonyabb vadászatot lehetővé tevő Mousterian-időszaki Levallois kő-technológia sem jelenhetett meg korábban, mint 300e éve. A neanderthaliak már nem lehettek dögevők (mint egyes feltételezések szerint a *H. habilis*), hanem sikeres, egyes területeken meghatározott, kis számú préda-állatfajra specializálódott vadászok (síkon a ló, a sztyeppei bölény és a mamut, hegyekben az kőszáli kecske, erdős területeken a szarvas; utóbbi pl. az Ibériai félszigeten más erdőlakó fajokkal együtt). Sok lelőhelyről vannak halak és más vízi állatok (főleg kagylók) fogyasztására utaló leletek. A vadászat módja a csontvázakon talált sérülések tanúsága szerint főként a közelharc lehetett, amelyben a leletek tanúsága szerint a nők és a fiatal egyedek is részt vehettek, ami növelte a korai mortalitást. Hajítódárda és íj-nyíl használata nem ismert, ez csak a korai *H. sapiens* által készített barlangi és sziklarajzokon jelenik meg, jóllehet a neandervölgyi ember már értett ahhoz, hogyan lehet a csontokból enyvet kinyerni. A neanderthaliak „étlapja” a leletek alapján szűkebb választékú volt, így a táplálékláncban inkább „csúcsragadozó” szerepet töltöttek be, mint a később megjelenő-szétterjedő modern ember. Ezáltal erősebben függtek a táplálékmenyiség ingadozásaitól is, mivel a hidegsztyeppei és a mérsékeltövi erdős szakaszok váltakozása során a táplálékkínálat is jelentősen módosult. Elterjedésük is ettől függően változhatott, így a leletek szerint a melegebb éghajlatú utolsó interglaciálisban Közép-Ázsiában (Üzbekisztán: Tesik-Tas) és Dél-Szibériában messze eljutottak. Az Altaj-hegység hegylábi területein együtt élhettek és keveredhettek is a deniszovai emberrel (99. és 101. ábra).

Az anatómiailag modern ember ősei modell-vizsgálatok alapján ~350–260 000 évvel ezelőtt alakulhattak ki, dél- és kelet-afrikai népeiségekből. Korábban az etiópiai Omo Nemzeti Park területén talált mintegy 200 000 éves leleteket tartották a legősibb *H. sapiens*-nek, ezeknél azonban idősebbek a Dél-Afrikában, Florisbad-nál feltárt, 259 000 évesre becsült maradványok, de a 2019-ben a görögországi Apidima barlangból leírt 210 000 éves korú leletek is, amelyek mintegy 150 000 évvel idősebbek, mint a korábban legrégebbinek vélt európai „modern” emberek. Ezek a legősibb európai sapiensek azonban nem ősei egyetlen jelenlegi európai népességnek sem, mert ez a legkorábbi kolonizáció a későbbiek folyamán nem bizonyult sikeresnek. Afrikában viszont fellelhetők a genetikai markerei (L0 és L1–6 mt-DNS haplocsoportok) az olyan ősiabb jellegeket hordozó afrikai népeiségekben, mint a dél-afrikai khoi-szanok (busmanok) és a közép-afrikai pigmeusok. A „modern” európai humán népesség elődei 65–47 000 évek között jelenhettek meg Európában Nyugat-Ázsia irányából (Irán: Zagrosz hg., Izrael: Karmel-hegyek) és kerülhettek kapcsolatba a neandervölgyi jellegű népeiségekkel, majd keleti irányba terjeszkedve, 54–45 000 évek között a deniszovaiakkal is (101. ábra). Ennek következtében minden szub-szaharaitól északabbra élő jelenlegi AMH népesség genomjának 1–4%-a neanderthali eredetű. Ez a hibridizáció Afrikán kívül, ám szinte biztosan még az AMH jelentősebb európai szétterjedése előtt történhetett, és a mt-DNS tanúsága szerint egyirányú volt. Arányának alakulását a különböző népeiségekben ható szelekciós tényezők jelentősen befolyásolhatták, mivel egyes tényezők befolyásolták a bőr és a szőrzet pigmentá-

cióját, a hőháztartást, illetve az egyének napszakos aktivitásának ritmusát. Feltételezések szerint az is csökkenthette és látszólag egyirányúvá tehetette a génáramlást, hogy a női kismedence alkatának eltérései csökkenthették a hibrid utódok sikeres megszületésének esélyeit. Más arányok mutatkoznak a denisovai eredetű gének jelenlétében. Ezek az európai és nyugat-ázsiai népekből hiányzanak, viszont 4–6%-ot érnek el egyes délkelet-ázsiai, Fülöp-szigeteki és melanéziai népegekben.

A génáramlási folyamatokkal a modern humán népegekbe került neandervölgyi géneknek jelenleg is mérhető hatásai vannak azáltal, hogy befolyásolják különböző fenotípusos jellegeink (testmagasság, pigmentáció, UV-érzékenység) és egyes betegségekre (cysticus fibrosis, lupus erythomatosus, serum creotonin szint, skizofrénia) való hajlamaink manifesztálódását (Wei *et al.* 2023). Ezek a rendellenességek a kis létszámú neandervölgyi népegekben a beltenyésztés miatt magas

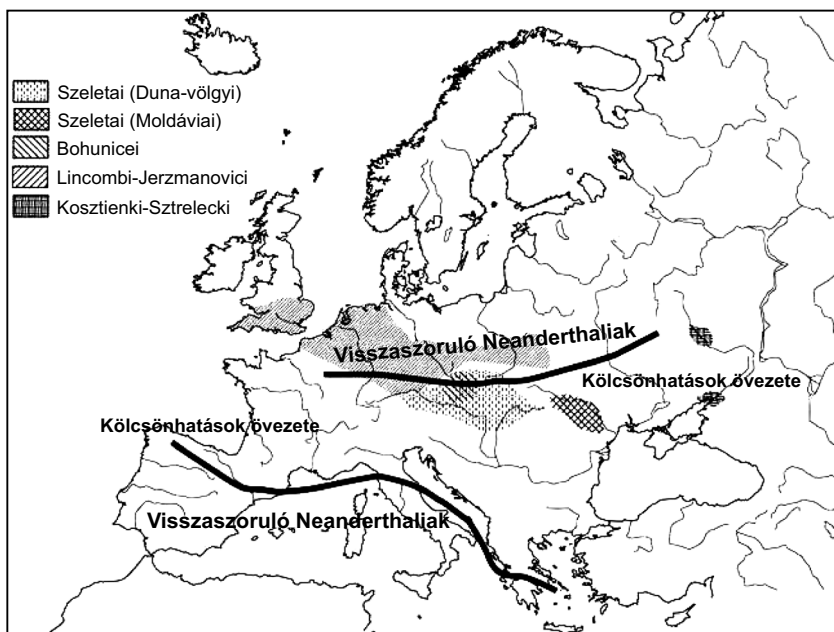


101. ábra. Filogenetikai elágazások és génáramlások a *Homo* nemzetség egymillió éves története folyamán (Reilly *et al.* 2022 után, egyszerűsítve)

arányokat érhettek el, a jelenlegi népségekből azonban szelekció hatása alatt állnak, illetve génszabályozó hatások miatt expressziójuk csökken (McCoy *et al.* 2017).

Mivel a Szaharán-túli afrikai népségekből nincs neandervölgyi genetikai hatás, és az extra-afrikai népségek genomjában is nagyjából hasonlóan csekély mértékű, ezért a neandervölgyi génáramlás Afrikán kívül és a *H. sapiens* mai nagy-rasszainak szétválása előtt kellett, hogy történjék (101. ábra). Ezért az a régi modell tehát korrigálandó, hogy az afrikai eredetű AMH-populáció keveredés nélkül váltotta volna fel a korábbi európai népséget. Ezek szerint a neanderthaliak közel ugyanannyira rokonok az európaiakkal, mint a kínaiakkal vagy a pápuákkal. Ez csak azért meglepő, mivel a neanderthali-AMH együttélés kizárólag Európában volt. A kiegyenlítő-dést a pre-agrikulturális időszak előtti népvándorlások során végbement génáramlás magyarázhatja. A *sapiens* népség térhódítása kulturális cserét is hozott (lásd: Szeletai kultúra, alapvetően neanderthali, de *sapiens* hatással), ám ezzel együtt a neanderthaliak a hidegebbé váló klímában délebbi európai refugiumokba szorultak, és az északabbi népségeik megszűntek (102. ábra).

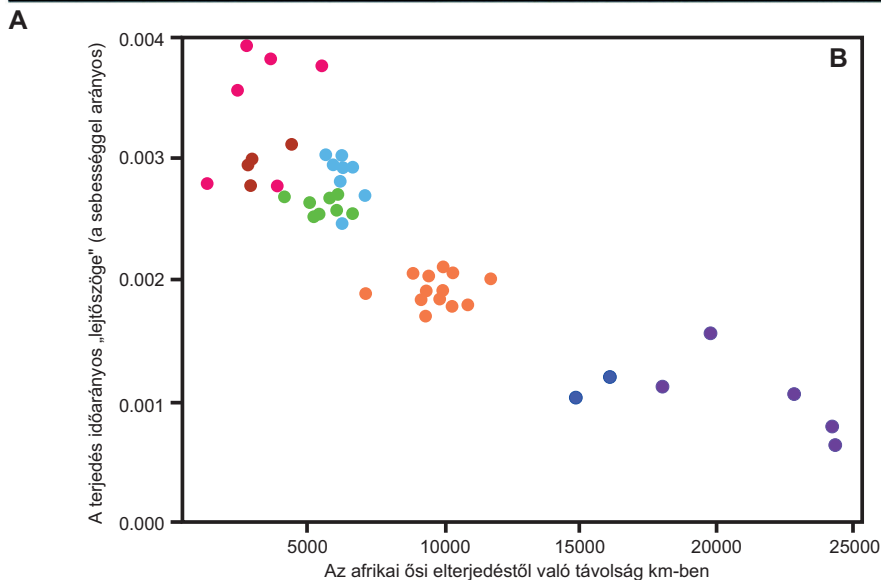
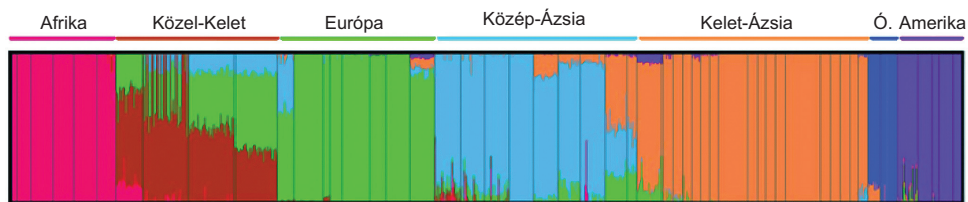
A különböző népségek együttélésének egyik központi kérdése a neanderthaliak kognitív képességének a megértése. A kezdeti együttlét idején a népségek életmódban (vadászó-gyűjtögető) és az eszközhasználatban is hasonlóak voltak. A kognitív képességben viszont a lényegi különbségek lehettek, ahogyan erre a fejlett vizuális memórián és képzelőerőn alapuló, egyértelműen a *H. sapiens*-nek tulajdonítható barlangi alkotások (Dél-Franciaországban: Lascaux, Chavet, Niaux stb., 103. ábra) és szimbolikus értelmű szobrocskák tanúskodnak. Ezekben a képességekben, és feltehetően a hosszú távú memória-kapacitásban is olyan különbségek voltak, amelyek bár önmagukban nem nagyok, de a megtervezett cselekvésekben, így a



102. ábra. A neandervölgyi-AMH kapcsolatok és kölcsönhatások színtere és a neandervölgyiek elterjedésének beszűkülése (Bar-Yosef 2013 után, módosítva)



103. ábra. A Lascaux-i barlang bejárása 1940-ben. Balról a negyedik a feltárást irányító Henry Breuil



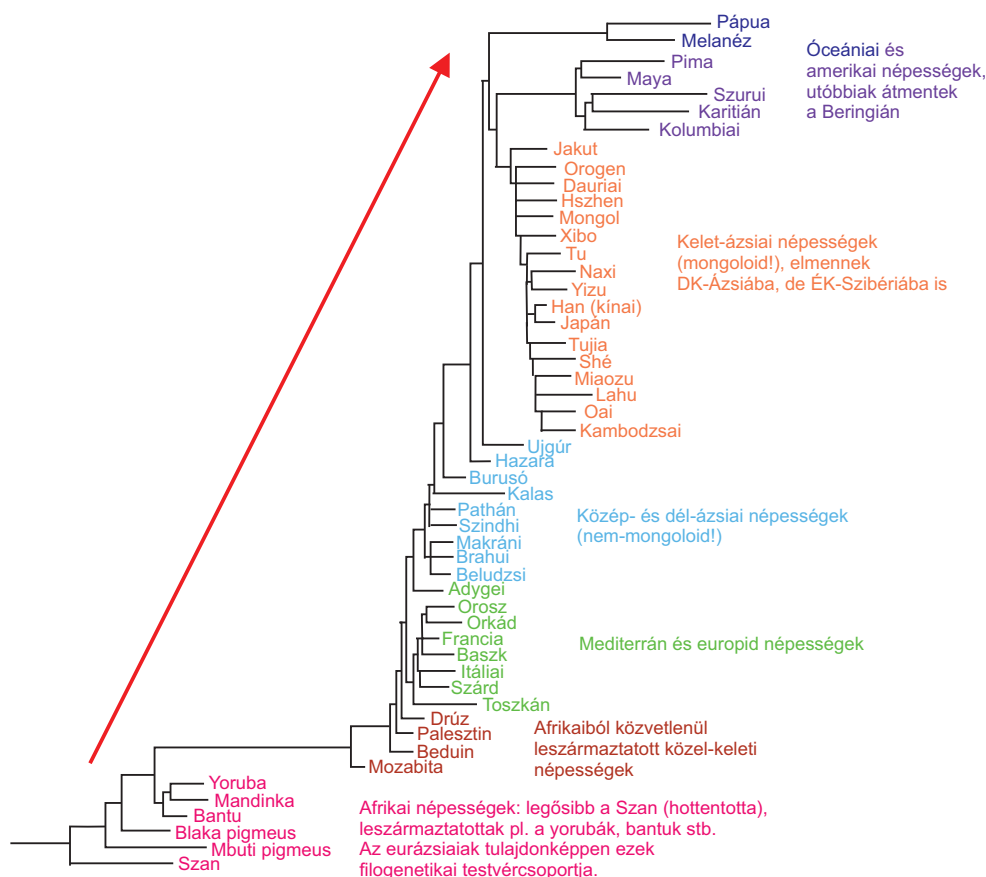
104. ábra. A humán genom rasszokra tagolódása a migráció és génáramlás során valósult meg. A = A génáramlás + szelekció (adaptáció) eredménye a genetikai távolság növekedése (A). B = Népességek genetikai távolságai (Rosenberg *et al.* 2002), amely egyúttal leszármazási és szétterjedési folyamatként is értelmezhető. Ó. = Óceánia. Színkódolás az „A” ábrarészen található

vadászat hatékonyságában jelentősek lehetnek a következményeik. A szimbolikus gondolkodás és az ezt kifejező nyelv együtt fejlődhetett ki a művészi alkotások létrehozásának képességével (Miyagawa *et al.* 2018).

A modern *Homo sapiens* szétterjedésének, az ősi alakokkal való hibridizáció mellett a másik elkerülhetetlen következménye a különböző földrajzi térségekben végbement jelentős genetikai differenciálódás volt, amit gyakran a rasszokra tagolódással azonosítanak (104–105. ábra).

Az elkülönülésekben és a különböző irányokban való továbbfejlődésben azonban a genetikai különbségek mellett egyre jelentősebb szerepet játszottak a kulturális és egyéb civilizációs különbségek, illetve az elkülönülést erősítő tudati tényezők (hiedelmek, rítusok). Így a változások az idő elteltével folyamatosan egyre erősödő tendenciát mutatnak (104–105. ábra).

A *Homo sapiens* sokféleségének újabb változásaiban, Darwin: *Descent of man and selection in relation to sex* (1871) munkáját követve, két fő szempont emelhető ki. Az egyik a vizualitás jelentősége – a főemlősök ivari dimorfizmusa egyúttal a szociális struktúrát is jelzi. Ahol domináns hím van, „háremmel”, ott igen erős a dimorfiz-



105. ábra. A mai humán népek genetikai távolságok alapján szerkesztett dendrogramja (Rosenberg *et al.* 2002, módosítva; a színek jelentése a 104. ábráéval egyező)

mus, a hímnél markáns vizuális jelekkel (csupasz bőrfelületek, mint szexuális szignálok, lásd: páviánok). Ahol pár- vagy tágabb értelemben vett családkapcsolat van (*Homo*, illetve legközelebbi emberszabású rokonai), ott a kétalakúság mérsékeltebb, bár az embernél a hím és női jelleget a „kiterjesztett fenotípus” (*extended phenotype*, Dawkins 1982) vizuálisan hangsúlyosabbá teheti. Emellett az embernél is megvannak a *kémiai* szignálok, bár eredetileg mérsékeltebben, mint azoknál az emlősöknél, ahol kiemelkedő jelentőségűek, pl. a territórium megjelölésére (ragadozók), az ivarzás jelzésére (fartáj környéki mirigyek, pl. „mosusz”-mirigyek), időnként színjelzésekkel kombináltan (főemlősök). Az emberi evolúció során – az erősödő „én-tudattal” együtt – korán megjelenik a testfestés (valószínűleg már a neandervölgyiekénél is), egyrészt a „törzsi” hovatartozás jeleként, másrészt esztétikai célzattal. Korán megjelennek a „szépségideálok”, a termékenységre, illetve annak kultuszára történő utalással, és ide csatlakozik a kozmetikumok használata, mint az emberi szexuális szelekció továbbra is lényeges tényezője, közvetlen vagy közvetett erotikus tartalommal. Az ember esetében, az egyik oldalon, a hosszú ivadékgondozási idő és a testtömeg mérsékelt ivari dimorfizmusa a tartós párkapcsolatot erősíti. A vizuális megjelenés erős eltérése viszont a polygynia esélyét növeli, ez utóbbi az embernél fokozható és csökkenthető is, „művi szignálokkal”. Ebben is félreismerhetetlen az ember eszközeivel létrehozott „*extended phenotype*”, amely *társadalmi viszonyoktól függően gyorsan változik* a történelem folyamán! A vízualitás és az absztrakció, a dolgok tér-időben látása és tér-időbe rendezése együtt jelenik meg az ember legkorábbi művészeti alkotásaiban. Az erre utaló legkorábbi jelek Dél-Afrikából vannak (Blombos cave, ~73 000 éves okker-festékekkel készült rajzok), míg a legkorábbi európai barlangi festmények ~30 000 évesek (Chauvet barlang, Dél-Franciaország), ennél fiatalabbak az Altamiránál a Kantábriai-hegységben (CroMagnoni időszak, 28–25 000 év) feltárt festmények. Mindez indíttatásában „alkalmazott” művészet, amennyiben a vadak mellett a vadászatot is ábrázolja (a vadász halálával együtt). Ám az ábrázolásokban egyúttal a körülvevő világgal való újszerű viszony is megfogalmazódik, az állat mint tisztelet tárgya (totemállat) jelenik meg, együtt a szellemek kultuszával a természeti jelenségekben és az állatvilágban („lelkes állatok”).

Filogenetika – fogalmak és értelmezések

Állatok, állatvilág (*regnum animale*): az állatok alapvető jellege, hogy életciklusukban *nincs önálló haploid életszakasz*, a haploidia csupán az ivarsejtek érési, redukciós osztódásai során következik be (ezt nevezzük *gametikus meiózis*nak), és az ivarsejtek haploid életszakasza csupán a zigóta létrejöttéig (vagy elpusztulásáig) tart. Jellemző az állatvilágra a *heterotrófia*, az egyedfejlődés stádiumai: a *blasztula*, majd *gasztrula* stádium, a sejtek *differenciálódása* és kémiai mediátorok által összehangolt működése, a *humorális és idegi szabályozás*, a genetikai alapon meghatározott *orális-aborális polaritás* és az egyed integritását védő *immunrendszer*. Ezek a jelek hosszú evolúciós folyamat eredményei. Így például a Placozoa és Porifera törzsekben nincs gasztruláció, nincsenek szövetértékű, szervképző csíralemezek, egyediségük (individualitás) tökéletlen; a csalánozóknál nincs immunrendszer; stb. **Az állatvilág evolúciója tehát egyúttal a szöveti-szervi differenciálódás és az egyediség (individualitás) evolúciója is.**

Apomorf jelleg (röviden: **apomorfia**, szó szerint *elkülönült forma*, görög): levezetett, *leszármaztatott* jellegállapot, amely a korábbi (lásd: **pleziomorf**) jellegállapot megváltozásával jött létre az illető csoport evolúciója során. A *négy lábúság* pl. leszármaztatott, **apomorf** jellegállapot a gerinceseknél, mert a gerincesek evolúciója során jött létre, de pleziomorf jelleg a négy lábú **Tetrapodákra** nézve, ellentétben a „négy lábú” ősből leszármaztatott csoportok lábatlanságával, vagy pl. a madarak szárnyával stb., amely a négy lábúság megváltozásával jött létre. Ilyen leszármaztatott jellegállapot pl. a pikkelyhez képest a toll, a rovarok rágó szájszerveihez képest a szűrő-szívó szájszervek stb.

Autapomorf jelleg, autapomorfia: adott taxon (faj, illetve bármilyen rangú faj feletti egység) által kizárólagosan hordozott leszármaztatott jelleg. Legtöbbször *specializációs* jellegű változás eredménye (pl. az *Equus* genusz tagjainak a középső ujjon kialakult patája, a Lepidoptera rend tagjainak pödörnyelve stb.).

Apomorfialapú kládusz (filogenetikai ágazat): olyan filogenetikai ágazat, amely azt mutatja, hogy melyik taxonban és mikor jött létre **autapomorf** jellegként az a jelleg, amely ma az **A** és **B** testvértaxonok (fajok és/vagy faj feletti egységek) **szünapomorfia**ja.

Faj; a faji rangú taxon: a fajfogalom kettős értelemben használatos (l. alább): mint *biológiai fajfogalom* (BSC), illetőleg *filogenetikus fajfogalom* (PHSC).

A faj a **biológiai fajfogalom** szerint (i) *reproduktív izoláció révén elkülönült*, (ii) *fajspecifikus jelzőrendszerekkel működő* és (iii) legalább a *potenciális génáramlás kohéziójával összetartott* populációs rendszer; ezáltal meghatározott *evolúciós élettartamú* entitás, amely *speciációval jön létre*, további speciációs folyamatok révén vagy *utódfajokra bomlik*, vagy kihal.

A faj a **filogenetikai fajfogalom** szerint olyan, közös ősből leszármaztatott egység, amely meghatározott **apomorf jellegekkel**, illetve azok **kombinációjával** jellemezhető. Míg a biológiai fajfogalom a csekély mértékben eltérő, földrajzilag izolált populációcsoportokat általában egyetlen, ún. politipikus faj földrajzilag izolált **alfajainak** (*subspecies*) tekinti, addig a filogenetikai fajfogalom ezeket önálló fajokként kezel(het)i, ezáltal szétagoltabb taxonómiai felosztást eredményezhet.

Fajok törzsfája: olyan dendrogram, amelyben az egyes filogenetikai ágazatok (*kládusok*) elágazásait a *speciációs események*, a *reproduktív izolációk* kialakulásának tér-idő mintázatai definiálják. *Nem azonos a gének törzsfájával (l. ott).*

Filogenezis (törzsfajlódás): valamely élőlénycsoport, illetve általánosságban az élővilág fejlődéstörténete; szigorúbb értelmezésben: valamely adott *monofiletikus taxon genealogikus kapcsolatainak rendszere*, földtörténeti időtávlatban.

Filogenetika: a filogenezist kutató tudomány; alapvető alkalmazási területe a *filogenetikus rendszerezés*: az élővilág *monofiletikus egységekre tagolódásának* feltárása és leírása, és ezek *genealogikus kapcsolataik szerinti csoportosítása*. Mivel fogalomrendszere és módszertana pontosan definiált, a filogenetika és filogenetikus rendszerezés szigorúbban értelmezett fogalom, mint a magyar szaknyelvben gyakran használt „fejlődéstörténeti rendszerezés, illetve rendszertan”.

Filogenetika alapfogalmai:

Taxon – az élő szervezetek bármilyen rangú, taxonómiai eljárással elkülönített és jellemzett (diagnosztizált) csoportja.

Természetes taxon – olyan diagnosztizált faj vagy monofiletikus faj feletti egység, amely a természetben sajátos, önálló történetiségű evolúciós entitásként létezik.

Monofiletikus csoport – a faj *definíció szerint* monofiletikus! A monofiletikus csoport tágabb értelemben: *több fajból álló természetes taxon*.

Parafiletikus csoport: *szünpleziomorf* jelleg(ek)re alapozott taxon, amely azonban holofiletikussá kiegészíthető.

Polifiletikus csoport: mesterségesen létrehozott, konvergens vagy paralel fejlődéssel létrejött csoportokból álló csoport, amely holofiletikussá nem egészíthető ki.

A filogenetikus elemzés során *kladogramok* készülnek, amelyek a fajok közötti leszármazási (*genealogikus*) viszonyokat mutatják meg.

Filogenetikus törzsfá: az egymást követő speciációs eseményeket ábrázolja. Azon alapul, hogy *minden monofiletikus taxon egyetlen ősfajra vezethető vissza*. Ezért a monofiletikus taxonok objektív evolúciós realitások. Mivel a filogenetikus törzsfá szerkesztése egyértelműen meghatározott *fogalmakon és algoritmusokon* alapszik, ezért a filogenetikus törzsfá az adott adatmátrixból bármikor újra meg szerkeszthető, *tesztelhető és falszifikálható*.

A törzsfá felállítása a filogenezis egyfajta leképezése, bizonyos egyszerűsítésekkel. *A fajok alapján felállított törzsfá nem azonos a gének alapján megszerkeszthető fákkal*. Bizonyos gének „sorsa” megegyezik a fajok törzsfájával, máskor ettől eltérő (vö. „koaleszcencia”-elmélet, pl. mtDNA „Éva”).

Filogenetikus jellegelemzés: az ennek alapján felállított törzsfaja valójában egy tesztelhető hipotézis. Ennek menete (elemi szinten) a következő: adva van 3 faj: XA, XB, XC; ha azt feltételezzük, hogy XA közelebbi rokona XB-nek, akkor XA-nak és XB-nek kellett, hogy legyen olyan közös őse (XO), amely nem őse XC-nek. A jellegelemzése azon alapul, hogy XA-nak és XB-nek van-e olyan közös leszármaztatott jellege, amelyet ezek csak az XO-tól örökölhettek.

Filogenetikus evolúció: egy törzsfajlódási ág időbeli, elágazások (reproduktív izolációk) nélküli változássorozata. Mivel *speciáció* nem következik be, az időben egymást követő generációk egyetlen biológiai fajhoz tartoznak. Ez az egyik oka annak, hogy az őslénytanban a *morfológiai alapú* fajfogalom (*morphospecies*) gyakran ütközik a *biológiai fajfogalommal*.

Gének törzsfája (l. még: *koaleszcencia*): azon alapszik, hogy az egyes gének pontmutációs megváltozásai nagymértékben függetlenek a reproduktív izoláció bekövetkeztétől vagy annak elmaradásától. Ezért a gének törzsfája nem szükségképpen egyezik a fajok törzsfájával.

Homológia, homológ jelleg(ek): közös filogenetikai eredetre visszavezethető jelleg(ek). A filogenetikai dendrogramok szerkesztésének első lépése a *homológiák elemzése*. A homológ jellegek nagy száma azonban még nem bizonyítja a közeli rokonságot. Ennek oka: a homológia lehet (i) egy fennmaradt *viszonylag ősi* jelleg, de (ii) lehet egy viszonylag új „*szerzemény*” is. Az ötujjú, *pentadaktilus* végtag-alapfelépítés pl. nemcsak az emlősöknél van meg, hanem a kétélűeknél és az ún. hüllőknél is, és ez a jelleg korábbi közös ősiüknél is megvolt. Vannak azonban olyan emlősök is, amelyeknél az ötujjú jelleg megváltozik, és csak az *anatómiai–paleontológiai elemzés* mutatja meg az eredetet (*Equidae*, lófélék: szamarak, zebrák, lovak). Tehát ezekben az esetekben kétféle homológiával találkozunk: közös ősi (*pleziomorf*), illetve közös leszármaztatott (*szünapomorf*) homológiákat láthatunk. Ezek bizonyító ereje eltérő.

Homológia és hasonlóság: megvizsgálandó, hogy fajok adott csoportjának melyik más csoport a legközelebbi rokona? **A leginkább hasonló?** Ez a válasz *téves*, mert az általános hasonlóság félrevezető lehet! Két alapvető lehetőség:

Két csoport azért hasonló, mert közös ősei voltak, és a közös jellegeket ezekről örökölték. Ezek ún. *homológ* jellegek (*homológiák*), ilyen például az emlősök ötujjú (*pentadaktilus*) végtagja, amely a közös ősi végtagfelépítésével egyező.

Két csoport azonban akkor is hasonló lehet, ha ennek alapja a hasonló életmód. Ebben az esetben különböző eredetű szervek a hasonló funkció következtében, ún. *konvergens* (vagy *paralel*) evolúció révén válnak egymáshoz hasonlóvá (pl. vízi gerincesek „uszonyai”). Ezek nem homológ, hanem *analóg* jellegek, létrejöttük ún. *homoplázia*.

Hogyan formalizálható a döntési folyamat, hogy (i) vagy (ii) lehetőség áll-e fenn? Megoldás: **kladogramok** megszerkesztése. Ennek első lépése a *homológiák elemzése*.

Kérdés: Ha két állatcsoport a legtöbb homológ jelleg(ek)et mutatja, akkor valóban ezek a legközelebbi rokonok? A válasz még mindig *nemleges*!

Ennek oka: a homológia lehet (i) egy fennmaradt *viszonylag ősi* jelleg, de (ii) lehet egy viszonylag új „*szerzemény*” is. A pentadaktilus végtag-alapfelépítés például nemcsak az emlősöknél van meg, hanem a kétéltűeknél és az ún. hüllőknél is, és ez a jelleg *korábbi közös ősi*knél is megvolt. **Vannak azonban olyan emlősök is, amelyeknél az ötujjú jelleg megváltozik, és csak anatómiai–paleontológiai elemzés** mutatja meg az eredetet (lófélék: szamarak, zebrák, lovak). Itt tehát azt látjuk, hogy bizonyos csoportoknak *távoli*, más csoportoknak közvetlen közeli közös ősei vannak. Tehát kétféle homológiát látunk: közös ősi (*pleziomorf*), illetve közös leszármaztatott (*szünapomorf*) homológiákat. A megszerkesztett dendrogramnak ezeket a viszonyokat kell tükröznie.

Homoplasia, homoplázia: azonos vagy annak tűnő jellegállapot különböző taxonokban, amely eltérő fejlődési ágakon jött létre, így **nem** a közös eredetre vezethető vissza. Ilyen jelleg létrejöhet *paralel* evolúcióval (hasonló ősi állapotból függetlenül kialakulva), *konvergens* evolúcióval (eltérő ősi állapotból függetlenül kialakulva) vagy jellegvesztéssel (az ősi állapotba történő másodlagos változással). Ekkor a leszármaztatott jelleg ún. **homoplázia**. A homoplázia sajátos esete a *konvergencia*, amikor adott környezeti kihívásokra több korrelatív jelleg hasonló irányban változik.

Kládusz (klád): magyar megfelelője: **filogenetikai ágazat**, monofiletikus eredetű, elkülönült fejlődési irány, amely a monofiletikus eredetet bizonyító (morfológiai, molekuláris stb.), általában (szün)apomorf jelleggel/jellegekkel jellemezhető. A filogenetikus rendszer ezeknek a kládusoknak taxonómiai rangot ad, lásd: **monofiletikus taxon**. A kládusok a filogenetikai dendrogramon elfoglalt helyzetük alapján többfélék:

A *nóduszalapú kládusz* a *legközelebbi közös ősfaj* alapján definiálható. Ez *hipotetikus* taxon, de a jelenleg élő A és B fajok közös levezetett (*szünapomorf*) jellegei alapján számos jellege rekonstruálható.

Az *elágazásalapú kládusz* a *legközelebbi rokon* más kládusztól való szétválás alapján definiálható. Az előbbinél mélyebb filogenetikai elválást jelez!

Az *apomorfiaalapú kládusz* azon alapul, hogy mikor jött létre *autapomorf* jellegként az a jelleg, amely ma az A és B fajok (taxonok) *szünapomorf*fiája.

Egy kládusz **bazális** (alapi) helyzetű, ha más kláduszt is tartalmaz, mint amelylyel összehasonlítjuk. Így pl. a *Vertebrata* kládusz bazális a *Tetrapoda* kláduszhoz képest, mert más al-kláduszt is tartalmaz. A (tág értelemben vett) páros végtagok homológiái alapján definiált *Sarcopterygii* kládusz **bazális** mind a *Tetrapoda*, mind pedig az előbbin belüli *Amniota* kládusztokkal szemben, stb. A „**bazális**” tehát az adott kládusznak a dendrogramon belüli helyzetét jelöli, így *nem szinonim* az „egyszerű”, „primitív” stb. fogalmakkal, és nincs köze ahhoz sem, hogy az adott kládusz fajgazdag-e vagy sem!

(Megjegyzés: az angol szakirodalomban használt „clade”-et magyarul gyakran **klád**-ként nevezik. Ez *ellentétes a magyar nyelv szellemével*, amely szerint a latin eredetű (szak)szavakat latinos, és nem csonkolt formában használjuk, pl. juvenilis, obskúrus, debilis, státusz, kurzus stb.)

Kladogenezis (cladogenesis): a filogenetikai szétválások és elkülönült evolúciós irányok létrejötte reproduktív izoláció és divergens továbbfejlődés révén. E folyamatok eredménye a közös ősből (*anceszor*) szétváló monofiletikus testvércsoportok („*sister group*”) létrejötte, amelyeket a közösen meglévő, a közös eredetet bizonyító levezetett (ún. szünapomorf) sajátosságok jellemeznek.

Kladisztika (cladistics): (görög: *κλάδος*, *kládosz*, „ág, elágazás”) a bioszisztematikának az az iránya, amely a fajokat hierarchikus elrendezésű *monofiletikus* csoportokba osztályozza.

Kladisztikus rendszerezés: a taxonok közös ősére visszavezetett, genealogikus testvércsoport-kapcsolatok elemzése, ezeknek dendrogramon (kladogram) ábrázolása és a genealogikus kapcsolatokra alapozott rendszerezés. Más taxonómiai rendszerektől, pl. a fenetikus rendszerezéstől abban különbözik, hogy a monofiletikus csoportok képzése a közös leszármaztatott jellegeik (*szünapomorfiák*) alapján történik.

A korábbi rendszerek általában az általános hasonlóságra alapozva csoportosították a fajokat genuszokba, családokba és további, magasabb kategóriákba. A kladisztikus rendszerezések, amelyeket **kladogram**nak nevezett fákön ábrázolunk, arra törekednek, hogy a mai rokon csoportoknak a közvetlen közös őset mutassák meg a közös, homológ **leszármaztatott** jellegek (*szünapomorfiák*) alapján. A kladogramok közül legvalószínűbb megoldásként mindig a *leggazdaságosabbat* (*parsimony*) fogadjuk el. A kladisztikus hipotézisek **falszifikálhatók**.

Koaleszcencia, koaleszcencia-elmélet: számítógépes szimulációs eljárás annak kiderítésére, hogy bizonyos genetikai lokuszok jelenlegi sokfélesége milyen, illetve mennyi idővel ezelőtti ősfómára vezethető vissza. Mivel a mtDNS génjei viszonylag rövidek és magas mutációs rátájúak, ezért a módszert leggyakrabban a mitokondriális haplotípusok eredetének meghatározására használják. A *koaleszcencia elmélet* alapján végzett statisztikai számításokkal a divergencia ideje (generációs szám!) mellett a populációk számos demográfiai paramétere is meghatározható, mindenekelőtt a populációk egyedszámának korábbi lecsökkenései, az ún. bottle-neckek, a populációnövekedés az utolsó glaciális maximum után, a populációk közti géncsere stb.

Konvergencia, konvergens evolúció: eltérő filogenetikai ágakhoz tartozó, korábban eltérő jellegű taxonok másodlagos morfológiai hasonlóságainak létrejötte, általában a hasonló életmód, a hasonló életközeg, a hasonló környezeti kihívások, az azonos környezeti források hasonló módon való használata stb. következtében (pl. halak – cetek, kengurupatkányok – ugróegerek stb.).

Koronacsoport (crown group): filogenetikai értelmezés szerint a koronacsoport(ok) olyan fajok monofiletikus csoportja, amely mind a közös ősfajt, mind pedig a belőle leszármaztatott valamennyi jelenleg élő fajt tartalmazza. Ezáltal a **koronacsoport** olyan **kládusz**, amely a legközelebbi közös ősfajt és valamennyi leszármazottját tartalmazza. Így pl. a **Neornithes** a madaraknak az a koronacsoportja, amely

a **neognath** koponyájú madarak legutóbbi közös őseit és valamennyi, mind kihalt, mind jelenleg élő leszármazottját tartalmazza.

Külcsoport (outgroup)-elemzés. Ha egy taxon nem tagja valamely csoportnak, például az emlősöknek, de van bizonyos közös jellegük, akkor az a jelleg viszonylag ősi, pleziomorf. Az ilyen taxon tekintendő külcsoportnak (outgroup), szemben a belcsoporttal (ingroup).

Ez a megoldás az alábbi logikai érveléssel támasztható alá. Az egyetlen lehetőség, hogy egy homológ jelleg közös legyen mind a kül-, mind a belcsoportban, az, hogy ez a jelleg már jelen volt egy olyan közös ősnél, amely korábbi, mint a belcsoport közös őse.

Molekuláris filogenetika: a gének és a genom változásain alapuló filogenetika, illetve filogenetikus rendszerezés. A fontosabb genomikus változástípusok az alábbiak:

- **Indel:** inszerciós vagy deléciós esemény (genetikai szakasz beiktatódása vagy kiesése);
- **LINEs** (hosszú beiktatott elemek): a retropozonok önálló transzpozícióra képes csoportja.

Ortológia: két homológ lokusz viszonya, ha fajképződési eseménnyel jöttek létre.

Paralógia: két homológ lokusz viszonya, ha duplikációs eseménnyel jöttek létre.

Protein domain: a fehérjemolekula jól definiált régiója. Struktúrája és/vagy funkciója révén különíthető el. Például a *homeodomain* egy 60 aminosavból álló szakasz, amelyet a homeobox gének kódolnak.

Rare genomic change (RGC, ritka genomikus változás): nagyobb léptékű mutációk változás egy meghatározott klád genomjában.

Retropozonok: a transzpozabilis elemek azon csoportja, amely a genomban RNS-intermedierek segítségével változtatja helyét, reverz transzkriptáz enzim felhasználásával.

Szignatúraszekvenciák: több csoportra közös konzervált inszerciók vagy deléciók fehérjékben vagy RNS-ben.

SINEs (short interspersed elements, rövid beiktatott elemek): a retropozonok azon csoportja, amelyek elvesztették az önálló transzpozíciós képességüket (ehhez más mobilis elemeket, LINE-ket használnak).

Monofiletikus taxon: minden monofiletikus taxon egyetlen ősfajra vezethető vissza. Ezért a monofiletikus taxonok, az ún. „kláduszok” (kládok) objektív evolúciós realitások.

A **monofiletikus csoportok (monofilumok)** csak olyan taxonokat tartalmaznak, amelyek *közös őstől származnak*, és tartalmazzák az adott őstaxon *valamennyi leszármazott taxonját*, vagyis *holofiletikusak*! A monofiletikus eredet bizonyítása *szűnapomorfiák* alapján történik.

A közvetlen közös ősből leszármaztatott taxonok ún. *filogenetikai testvércsoportok* (sister groups), *filogenetikailag egyenrangúak* (fajsámukra, „fejlettségükre” való tekintet nélkül!).

Numerikus taxonómia: a *fenetikus* jellegelemzésnek az a módja, hogy numerikus (mért vagy leszármaztatott, pl. osztályokba sorolt, illetve bináris) jellegek mátrixából meghatározott algoritmus szerint *hierarchikus elrendezésű csoportokat* képezünk. Az ilyen *fenetikus dendrogramok* általában csak a *hasonlóságokat* mutatják meg, ha a jellegek nincsenek filogenetikai szempontok szerint értékelve (plezio- vs. apomorfia, szünapomorfia vs. homoplázia).

Parafiletikus csoport: közös „ősi” (viszonylag elsődleges) jellegek alapján felállított taxon, amelynek vannak/lehetnek korábbi genealogikus kapcsolatai, de nem közvetlen közös ősrre vezethetők vissza. A **parafiletikus** csoportok is közös ősrre vezethetők vissza, azonban nem tartalmazzák a közös ős *valamennyi* leszármaztatott taxonját. Ilyenek pl. az elsődlegesen szárnyatlan rovarok, mivel a holofiletikus *Insecta* (= *Hexapoda*) csoportból hiányzik a *Lepismatida* filogenetikai testvércsoportja: *Pterygota* (szárnyas rovarok). A parafiletikus csoportok közös jellegei ún. *szünpleziomorfiák* (elsődleges szárnyatlanság). Szintén **parafiletikus** csoport a „*hüllők*”, mert hiányzik belőle az *Archosauria* fejlődési ág egyik alcsoportja: a *madarak*!

Paralelizmus, paralel evolúció: valamilyen szempontból hasonló, de nem közös ősi alakok leszármazottainak hasonló irányú fejlődése (pl. a gyepalkotó növényzet domináns egyszikű csoportjainak: a füveknek, sásoknak, szittyóknak az alaktani párhuzamosságai: xeromorf levélzet, kovásodott sejtfalak, leegyszerűsödött virágzat, szélmegporzás; „rágcsáló” fogazattípus kialakulása a valódi rágcsálóknál és a nyulaknál; stb.).

Pleziomorfia („közei forma”): az apomorfia ellentéte, adott összehasonlításban *elsődleges, ősi* jellegállapot, pl. a *Protura*, *Diplura*, *Collembola*, *Machilida* és *Lepismatida* Hexapoda rendek fajainak elsődleges szárnyatlansága.

Pleziomorf jelleg: viszonylag ősi, adott összehasonlításban elsődleges jelleg, pl. a rovarok szárnyatlansága, illetve rágó szájszervtípusa; szemben a hozzájuk képest megváltozott, levezetett (apomorf) jellegekkel. Mivel pleziomorf jelleg(ek) megőrződhet(nek) egymástól független fejlődési ágakon, ezért a közösen birtokolt pleziomorfia („szünpleziomorfia”) nem bizonyíthatja adott csoportok monofiletikus eredetét. Alaphipotézisünk itt – a fosszilis anyag bizonyító ereje folytán – az, hogy a legősibb rovarok szárnyatlanok voltak.

Polifiletikus csoport: mesterségesen létrehozott olyan taxon (szupraspecifikus kategória), amelynek tagjai bár hasonlóak, de nem vezethetők vissza közös ősrre, hanem más-más ősi alakokból konvergens vagy paralel fejlődés révén jöttek létre. Ilyen kategória pl. a régi madárrendszerezésben a „ragadozóké”, amelybe a vágómadarak (*Accipitriformes*) mellett beleértették a sólyomalakúakat (*Falconiformes*), sőt – mint „éjjeli ragadozókat” a baglyokat (*Strigiformes*) is. Mesterséges kategóriája a Pisces (halak) is, amely a porcoshalak (*Chondrichthyes*), a sugaras úszójú csontoshalak (*Actinopterygii*) és a szárazföldi gerincesek (Tetrapoda) testvércsoportját képező *Sarcopterygii* osztályokat foglalta egybe. A filogenetikus rendszerezés

ezeket a mesterséges kategóriákat elveti, és a monofiletikus taxonokra tagolás elvét érvényesíti.

A **polifiletikus** csoportok több különböző monofiletikus egységhez tartozó taxont tartalmaznak. Ilyen pl. a **madarak** és az **emlősök** egyesítése „*melegvérű gerincesek*” csoportba. Fejlett hősabályozásuk **leszármaztatott** jelleg, amely azonban eltérő fejlődési ágakon jött létre, ún. **homoplázia**. A homoplázia sajátos esete a **konvergencia**, amikor adott **környezeti kihívásokra több korrelatív jelleg változik hasonló irányba**.

Szünapomorfia („közös apomorfia”): két vagy több taxon közös leszármaztatott jellege, amely az adott taxonok monofiletikus eredetét bizonyítja. Alaphipotézisünk szerint ezeknek a csoportoknak kell, hogy legyen olyan közös ősök, amelynél már megvolt ez a jelleg, vagyis a jelleg **nem egymástól függetlenül** jött létre a különböző csoportokban. Kialakulásakor ez a **szünapomorf** jelleg csak **egyetlen taxonra** volt jellemző, vagyis ún. **autapomorf** jelleg volt. E bizonyítás alapvető része az adott jelleg **konvergens keletkezésének kizárása**, amely általában a szünapomorf jellegben kimutatható homológiai segítségével történik (pl. a bojtosúszójú halak (*Crossopterygii*) és a szárazföldi négy lábú (*Tetrapoda*) gerincesek páros végtagvázainak homológiai bizonyítják a fenti végtagok szünapomorf jellegét, ezáltal az említett csoportok filogenetikai testvércsoport viszonyát, monofiletikus eredetét).

Szünpzeiomorfia: több élőlénycsoportban közös viszonylagosan ősi jelleg, amely nem bizonyítja az adott csoportok közvetlen monofiletikus eredetét, legfeljebb távolabbi rokonságát, ilyen pl. a rovarok elsődleges szárnyatlansága. Mivel az elsődlegesen szárnyatlan rovarok (Apterygota) egyik rendje (Lepismatida) a szárnyas rovarok (Pterygota) testvércsoportja, ezért a fenti csoport taxonómiaiilag nem homogén (ún. *parafiletikus* csoport).

Szisztematika, szisztematika és taxonómia viszonya: A rendszerezés egységeivel, kategóriáival, a rendszerezés műveleteivel és szabályaival foglalkozó tudomány a **taxonómia**, amely alapvetően **összehasonlító és analitikus** szemléletű, leíró-rendszerező, ún. **idiografikus** tudomány. A rendszer (*systema*) magyarázatával, értelmezésével s a rendszerezés elméletével a **szisztematika** foglalkozik, amely hipotéziseket megfogalmazó és szabályokat felállító, **nomotetikus** tudomány, lásd: **filogenetikus szisztematika**!

Taxon: az élő szervezetek bármilyen rangú, taxonómiai eljárással elkülönített és jellemzett (diagnosztizált) csoportja. Természetes taxon – olyan diagnosztizált élőlénycsoport, amely faj vagy monofiletikus faj feletti egység, amely a természetben mint sajátos, önálló történetiségű evolúciós entitásként létezik. A **taxonok** azonosításával (identifikáció), leírásával (deszkripció), elkülönítésével (differenciáldiagnózis) és rendszerezésével (szisztematizáció) a **taxonómia** foglalkozik.

A taxonómia néhány alapfogalma:

A **faj**: kettős értelemben, mint **biológiai fajfogalom** (BSC), illetve **filogenetikus fajfogalom** (PHSC).

Monofiletikus csoport: a faj definíció szerint **monofiletikus!** Tágabb értelemben: több fajból álló természetes taxon (lásd előbb).

Parafiletikus csoport: szünpleziomorf jelleg(ek)re alapozott taxon, amely azonban holofiletikussá kiegészíthető.

Polifiletikus csoport: mesterségesen létrehozott, konvergens vagy parallel fejlődéssel létrejött csoportokból álló csoport, amely holofiletikussá nem egészíthető ki.

Testvércsoport(ok): közvetlen közös ősrre visszavezethető csoportok egymással ún. *testvércsoport* (*sister group*, *Schwestergruppe*) viszonyban vannak. A testvércsoportok megállapítása korábban főleg a homológ morfológiai-anatómiai jellegek alapján történt (lásd ötújú végtagok csonttani homológiái). Jelenleg a legfontosabb módszerek:

- sok morfológiai jelleg digitális adatbázisán történő *számítógépes dendrogram-szerkesztés*;
- szekvenált gének adatbázisán történő *számítógépes dendrogram-szerkesztés*.

Előbbinek a módszertana a *numerikus taxonómiának* is nevezett *fenetikus* jelleg-elemzés (lásd ott!) során alakult ki. Ennek lényege, hogy egy jellegmátrixból meghatározott algoritmus szerint *hierarchikus elrendezésű csoportokat* képezünk.

Törzscsoport (stem group): a törzscsoport a koronacsoporttal szemben az adott monofiletikus csoport korábbi elágazású élő és kihalt filogenetikai ágait is tartalmazza. Így a madarak törzscsoportja (*stem birds*) magába foglalja a **Crocodylomorpha** vs. **Avemetatarsalia** testvércsoportokat, illetve az utóbbin belül a **Pterosauria** vs. **Dinosauria** testvércsoportokat, az utóbbin belül az **Ornithischia** vs. **Saurischia** testvércsoportokat, illetve az utóbbin belül a **Sauropoda** vs. **Theropoda** testvércsoportokat. A madarak a **Theropoda** dinoszauruszok egyik filogenetikai ágát képezik, amely a **Palaeognathae** vs. **Neognathae** alkláduszokra tagolódik, utóbbi a madarak törzscsoportján (*stem birds*) belül a koronacsoport (*crown birds*).

Törzsfaj, törzsfák: a törzsfaj (**phylogram**, **filogram**) a filogenezis egyfajta leképezése, meghatározott szabályok (programok) alapján, bizonyos egyszerűsítésekkel. A **fajok** alapján felállított törzsfaj nem okvetlenül azonos a **gének** alapján megszerkeszthető fákkal (lásd: **Koaleszcencia**, **Molekuláris filogenetika**).

Irodalomjegyzék

- Aguinaldo, A. M. A., Turbeville, J. M., Linford, L. S., Rivera, M. C., Garey, J. R., Raff, R. A. & Lake, J. A. (1997): Evidence for a clade of nematodes, arthropods and other moulting animals. – *Nature* **387**: 489–493. <https://doi.org/10.1038/387489a0>
- Ahmed, M., Roberts, N. G., Adediran, F. S. & Ashleigh, B. (2022): Phylogenomic analysis of the phylum Nematoda: conflicts and congruences with morphology, 18S rRNA, and mitogenomes. – *Frontiers in Ecology and Evolution* **9**: 867–878. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.769565>
- Amaral, C., Pereira, F., Silva, D., Amorim, A. & de Carvalho, E. F. (2017): The mitogenomic phylogeny of the Elasmobranchii (Chondrichthyes). – *Mitochondrial DNA Part A* **29**(6): 1–12. <https://doi.org/10.1080/24701394.2017.1376052>
- Andrássy, I. (1976): *Evolution as a basis for the systematization of nematodes*. – Akadémiai Kiadó, Budapest, 288 pp.
- Antón, S. C. & Snodgrass, J. J. (2012): Origins and evolution of genus Homo – New perspectives. – *Current Anthropology* **53**(Suppl. 6): 479–496. <https://doi.org/10.1086/667692>
- Balavoine, G. & Adoutte, A. (2003): The segmented Urbilateria: A testable scenario. – *Integrative and Comparative Biology* **43**(1): 137–147. <https://doi.org/10.1093/icb/43.1.137>
- Baldauf, S. (2008): An overview of the phylogeny and diversity of eukaryotes. – *Journal of Systematics and Evolution* **46**: 263–273. <https://doi.org/10.3724/SP.J.1002.2008.08060>
- Ballesteros, J. A. & Sharma, P. P. (2019): A critical appraisal of the placement of Xiphosura (Chelicerata): with account of known sources of phylogenetic error. – *Systematic Biology* **68**(6): 896–917. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syz011>
- Bar-Yosef, O. (2013): Neanderthals and modern humans across Eurasia. In: Akazawa, T., Nishiaki, Y. & Aoki, K. (eds): *Dynamics of learning in Neanderthals and modern humans*. Vol. 1. *Cultural perspectives*, 7. Replacement of Neanderthals by modern humans series. Springer, Tokyo. pp. 7–20. https://doi.org/10.1007/978-4-431-54511-8_2
- Bekkouche, N., Kristensen, R. M., Hejnal, A., Sorensen M. V. & Worsae, K. (2014): Detailed reconstruction of the musculature in Limnognathia maerski (Micrognathozoa): and comparison with other Gnathifera. – *Frontiers in Zoology* **11**: 71. <https://doi.org/10.1186/s12983-014-0071-z>
- Bell, G. (1982): *The masterpiece of nature: The evolution and genetics of sexuality*. – University of California Press, Berkeley.
- Benito, J., Kuo, P. C., Widrig, K. E, Jagt, J. W. M. & Field, D. J. (2022): Cretaceous ornithurine supports a neognathous crown bird ancestor. – *Nature* **612**: 100–105. <https://doi.org/10.1038/s41586-022-05445-y>
- Berlese, A. (1913): Acari nuovi. manipoli VII–VIII. – *Redia* **9**: 77–111.
- Biju, S. D. & Bossuyt, F. (2003): New frog family from India reveals an ancient biogeographical link with the Seychelles. – *Nature* **425**: 711–714. <https://doi.org/10.1038/nature02019>
- Bleidorn, C. (2019): Recent progress in reconstructing lophotrochozoan (spiralian): phylogeny. – *Organisms Diversity & Evolution* **19**: 557–566. <https://doi.org/10.1007/s13127-019-00412-4>
- Braga, M. P., Janz, N., Nylin, S., Ronquist, F. & Landis, M. J. (2021): Phylogenetic reconstruction of ancestral ecological networks through time for pierid butterflies and their host plants. – *Ecology Letters* **24**: 2134–2145. <https://doi.org/10.1111/ele.13842>
- Brocks, J. J., Nettersheim, B. J., Adam, P., Schaeffer, Jarrett, A. J. M., Güneli, N., Liyanage, T., Maldegem, van L. M., Hallmann, C. & Hope, J. M. (2023): Lost world of complex life and the late rise of the eukaryotic crown. – *Nature* **618**: 767–773. <https://doi.org/10.1038/s41586-023-06170-w>
- Brusca, R. C., Moore, W. & Shuster, S. M. (2016): *Invertebrates*. 3rd ed. Sunderland, Massachusetts U.S.A., Sinauer Associates, Inc., Publishers.

- Budd, G. E. (2015): Early animal evolution and the origins of nervous systems. – *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **370**: 20150037. <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0037>
- Burbrink, F. T., Grazziotin, F. G., Pyron, R. A., Cundall, D., Donnellan, S., Irish, F., Keogh, J. S., Kraus, F., Murphy, R. W., Noonan, B., Raxworthy, C. J., Ruane, S., Lemmon, A. R., Lemmon, E. M. & Zaher, H. (2020): Interrogating genomic-scale data for Squamata (lizards, snakes, and amphisbaenians) shows no support for key traditional morphological relationships. – *Systematic Biology* **69**(3): 502–520. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syz062>
- Bürger, O. (1897–1907): Nemertini (Schnurwürmer). In: Bronn, H. G. (ed.): *Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs*. – Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig, 552 pp.
- Campbell, L. I., Rota-Stabelli, O., Edgecombe, G. D. & Pisani, D. (2011): MicroRNAs and phylogenomics resolve the relationships of Tardigrada and suggest that velvet worms are the sister group of Arthropoda. – *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **108**(38): 15920–15924. <https://doi.org/10.1073/pnas.1105499108>
- Cai, T., Cibois, A., Alström, P., Moyle, R. G., Kennedy, J. D., Shao, S., Zhang, R., Irestedt, M., Ericson, P. G. P., Gelang, M., Qu, Y., Lei, F. & Fjeldså, J. (2019): Near-complete phylogeny and taxonomic revision of the world's babblers (Aves: Passeriformes). – *Molecular Phylogenetics and Evolution* **130**: 346–356. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.10.010>
- Cannon, J. T., Vellutini, B. C., Smith, J., Ronquist, F., Jondelius, U. & Hejnol, A. (2016): Xenacoelomorpha is the sister group to Nephrozoa. – *Nature* **530**: 89–93. <https://doi.org/10.1038/nature16520>
- Cavalier-Smith, Th., Fiore-Donno, A. M., Chao, E., Kudryavtsev, A., Berney, C., Snell, E. A. & Lewis, R. (2015): Multigene phylogeny resolves deep branching of Amoebozoa. – *Molecular Phylogenetics and Evolution* **83**: 293–304. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2014.08.011>
- Chang, S. E., Neuhoof, M., Rubinstein, N. D., Diamant, A., Philippe, H., Huchon, D. & Cartwright, P. (2015): Genomic insights into the evolutionary origin of Myxozoa within Cnidaria. – *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **112**(48): 14912–14917. <https://doi.org/10.1073/pnas.1511468112>
- Chen, H., Parry, L., Vinther, J., Zhai, D., Hou, X. & Ma, X. (2020): A Cambrian crown annelid reconciles phylogenomics and the fossil record. – *Nature* **583**: 249–252. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-2384-8>
- Chitwood, B. G. (1958): The designation of official names for higher taxa of invertebrates (Commission Reference: Z.N.(S.)1242). – *Bulletin of Zoological Nomenclature* **15**: 860–895.
- Collins, A. G. (2002): Phylogeny of Medusozoa and the evolution of cnidarian life cycles. – *Journal of Evolutionary Biology* **15**(3): 418–432. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2002.00403.x>
- Colnaghi, M., Lane, N. & Pomiankowski, A. (2020): Genome expansion in early eukaryotes drove the transition from lateral gene transfer to meiotic sex. – *eLife* **9**: e58873. <https://doi.org/10.7554/eLife.58873>
- Condamine, F. L., Guinot, G., Benton, M. J. & Currie, P. J. (2021): Dinosaur biodiversity declined well before the asteroid impact, influenced by ecological and environmental pressures. – *Nature Communications* **12**: 3833. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-23754-0>
- Currat, M. & Excoffier, L. (2011): Strong reproductive isolation between humans and Neanderthals inferred from observed patterns of introgression. – *Proceedings of the National Academy of Science USA* **108**(37): 15129–15134. <https://doi.org/10.1073/pnas.1107450108>
- Daley, A. C., Antcliffe, J. B., Dragea, H. B. & Pates, S. (2018): Early fossil record of Euarthropoda and the Cambrian explosion. – *Proceedings of the National Academy of Sciences* **115**(21): 5323–5331. <https://doi.org/10.1073/pnas.1719962115>
- Darwin, Ch. (1871): *The descent of man, and selection in relation to sex*. Vol. 1. – John Murray, London, 424 pp.
- Davison, J., Ho, S. Y. W., Bray, S. C., Korsten, M., Tammeleht, E., Hindrikson, M., Østbye, K., Østbye, E., Lauritzen, S.-E., Austin, J., Cooper, A. & Saarma, U. (2011): Late-Quaternary biogeographic scenarios for the brown bear (*Ursus arctos*), a wild mammal model species. – *Quaternary Science Reviews* **30**: 418–430. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2010.11.023>

- Dawkins, R. (1989): *A hódító gén.* – Gondolat Könyvkiadó, Budapest, 424 pp. [*The extended phenotype.* – Oxford University Press, Oxford, 1982]
- De Rosa, R., Grenier, J., Andreeva, T., Cook, C. E., Adoutte, A., Akam, M., Carroll, S. B. & Balavoine, G. (1999): Hox genes in brachiopods and priapulids and protostome evolution. – *Nature* **399**: 772–776. <https://doi.org/10.1038/21631>
- Dos Reis, M., Inoue, J., Hasegawa, M., Asher, R. J., Donoghue, P. C. J. & Yang, Z. H. (2012): Phylogenomic datasets provide both precision and accuracy in estimating the timescale of placental mammal phylogeny. – *Proceedings of the Royal Society B* **279**: 3491–3500. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.0683>
- Dudich, E. & Loksá, I. (1978): *Állatrendszertan.* 4. kiadás. – Tankönyvkiadó, Budapest, 707 pp.
- Dunn, C. W., Giribet, G., Edgecombe, G. D. & Hejnol, A. (2014): Animal phylogeny and its evolutionary implications. – *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **45**: 371–395. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091627>
- Edgecombe, G. D. & Legg, D. A. (2013): The arthropod fossil record. In: Minelli, A. et al. (eds): *Arthropod biology and evolution.* – Springer-Verlag, Berlin. https://doi.org/10.1007/978-3-642-36160-9_15
- Embley, T. M. & Martin, W. (2006): Eukaryotic evolution, changes and challenges. – *Nature* **440**: 623–630. <https://doi.org/10.1038/nature04546>
- Erséus, Ch., Williams, B. W., Horn, K. M., Halanych, K. M., Santos, S. R., James, S. W., Châtelliers, M. C. des & Anderson, F. E. (2020): Phylogenomic analyses reveal a Palaeozoic radiation and support a freshwater origin for clitellate annelids. – *Zoologica Scripta* **49**(5): 614–640. <https://doi.org/10.1111/zsc.12426>
- Fanenbruck, M., Harzsch, S. & Wägele, J. W. (2004): The brain of the Remipedia (Crustacea) and an alternative hypothesis on their phylogenetic relationships. – *Proceedings of the National Academy of Sciences* **101**(11): 3868–3873. <https://doi.org/10.1073/pnas.0306212101>
- Feng, Y.-J., Blackburn, D. C., Liang, D. & Zhang, P. (2017): Phylogenomics reveals rapid, simultaneous diversification of three major clades of Gondwanan frogs at the Cretaceous–Paleogene boundary. – *Proceedings of the National Academy of Sciences* **114**(29): 5864–5870. <https://doi.org/10.1073/pnas.1704632114>
- Froehle, A. W. & Churchill, S. E. (2009): Energetic competition between neandertals and anatomically modern humans. – *PaleoAnthropology* **2009**: 96–116.
- Fukami-Kobayashi, K., Minezaki, Y., Tateno, Y. & Nishikawa, K. (2007): A Tree of Life based on protein domain organizations. – *Molecular Biology and Evolution* **24**(5): 1181–1189. <https://doi.org/10.1093/molbev/msm034>
- Gaudzinski-Windheuser, S., Noack, E. S., Pop, E., Herbst, C., Pflöging, J., Buchli, J., Jacob, A., Enzmann, F., Kindler, L., Iovita, R., Street, M. & Roebroeks, W. (2018): Evidence for close-range hunting by last interglacial Neanderthals. – *Nature Ecology & Evolution* **2**: 1087–1092. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0596-1>
- Gemmell, N. J., Rutherford, K., Prost, S., Tollis, M., Winter, D., Macey, J. R., Adelson, D. L., Suh, A., Bertozzi, T., Grau, J. H., Organ, C., Gardner, P. P., Muffato, M., Patricio, M., Billis, K., Martin, F. J., Flicek, P., Petersen, B., Kang, L., Michalak, P., Buckley, T. R., Wilson, M., Cheng, Y., Miller, H., Schott, R. K., Jordan, M. D., Newcomb, R. D., Arroyo, J. I., Valenzuela, N., Hore, T. A., Renart, J., Peona, V., Peart, C. R., Warmuth, V. M., Zeng, L., Kortschak, R. D., Raison, J. M., Zapata, V. V., Wu, Z., Santesmasses, D., Mariotti, M., Guigó, R., Rupp, S. M., Twort, V. G., Dussex, N., Taylor, H., Abe, H., Bond, D. M., Paterson, J. M., Mulcahy, D. G., Gonzalez, V. L., Barbieri, C. G., DeMeo, D. P., Pabinger, S., van Stijn, T., Clarke, S., Ryder, O., Edwards, S. V., Salzberg, S. L., Anderson, L., Nelson, N., Stone, C. & Ngatiwai Trust Board (2020): The tuatara genome reveals ancient features of amniote evolution. – *Nature* **584**: 403–409. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-2561-9>
- Giribet, G. (2016): Genomics and the animal tree of life: conflicts and future prospects. – *Zoologica Scripta* **45**: 14–21. <https://doi.org/10.1111/zsc.12215>

- Giribet, G. & Edgecombe, G. B. (2019): The phylogeny and evolutionary history of arthropods. – *Current Biology* **29**: 592–602. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.04.057>
- Grealy, A., Phillips, M., Miller, G., Gilbert, M. T. P., Rouillard, J.-M., Lambert, D., Bunce, M. & Haile, J. (2017): Eggshell palaeogenomics: Palaeognath evolutionary history revealed through ancient nuclear and mitochondrial DNA from Madagascan elephant bird (*Aepyornis* sp.): eggshell. – *Molecular Phylogenetics and Evolution* **109**: 151–163. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.01.005>
- Grimaldi, D. & Engel, M. S. (2005): *Evolution of the insects*. – Cambridge University Press, Cambridge.
- Haeckel, E. (1866): *Generelle Morphologie der Organismen. Allgemeine grundzüge der organischen formen-wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte descendenztheorie*. – G. Reimer, Berlin.
- Hailer, F., Kutschera, V. E., Hallström, B. M., Klassert, D., Fain, S. R., Leonard, J. A., Arnason, U. & Janke, A. (2012): Nuclear genomic sequences reveal that polar bears are an old and distinct bear lineage. – *Science* **336**: 344–347. <https://doi.org/10.1126/science.1216424>
- Halanych, K. M. (2004): The new view of animal phylogeny. – *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **35**: 229–256. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.35.112202.130124>
- Halanych, K. M. (2016): How our view of animal phylogeny was reshaped by molecular approaches: lessons learned. – *Organisms, Diversity & Evolution* **16**: 319–328. <https://doi.org/10.1007/s13127-016-0264-8>
- Halanych, K. M., Bacheller, J. D., Aguinaldo, A. M. A., Liva, S. M., Hillis, D. M. & Lake, J. A. (1995): Evidence from 18S ribosomal DNA that the lophophorates are protostome animals. – *Science* **267**(5204): 1641–1643. <https://doi.org/10.1126/science.7886451>
- Harvey, T. H. P. & Butterfield, N. J. (2017): Exceptionally preserved Cambrian loriciferans and the early animal invasion of the meiobenthos. – *Nature Ecology and Evolution* **1**(3): 22. <https://doi.org/10.1038/s41559-016-0022>
- Hejnol, A. (2015): Introduction, non-Bilateria, Acoelomorpha, Xenoturbellida, Chaetognatha. In: Wanninger (ed.): *Evolutionary developmental biology of invertebrates*. Vol. 1: 203. Springer-Verlag, Wien. https://doi.org/10.1007/978-3-7091-1862-7_9
- Hejnol, A. & Martindale, M. Q. (2008): Acoel development indicates the independent evolution of the bilaterian mouth and anus. – *Nature* **456**: 382–386. <https://doi.org/10.1038/nature07309>
- Hejnol, A. & Martín-Durán, J. M. (2015): Getting to the bottom of anal evolution. – *Zoologischer Anzeiger – A Journal of Comparative Zoology* **256**: 61–74. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2015.02.006>
- Hejnol, A., Obst, M., Stamatakis, A., Ott, M., Rouse, G. W., Edgecombe, G. D., Martinez, P., Baguñà, J., Bailly, X., Jondelius, U., Wiens, M., Müller, W. E., Seaver, E., Wheeler, W. C., Martindale, M. Q., Giribet, G. & Dunn, C. W. (2009): Assessing the root of bilaterian animals with scalable phylogenomic methods. – *Proceedings of the National Academy of Sciences B* **276**(1677): 4261–4270. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0896>
- Heron, D. P., Le (2012): The location and styles of ice-free “oases” during Neoproterozoic glaciations with evolutionary implications. – *Geosciences* **2**: 90–108. <https://doi.org/10.3390/geosciences2020090>
- Hsiang, A. Y., Field, D. J., Webster, T. H., Behlke, A. D. B., Davis, M. B., Racicot, R. A. & Gauthier, J. A. (2015): The origin of snakes: revealing the ecology, behavior, and evolutionary history of early snakes using genomics, phenomics, and the fossil record. – *BMC Evolutionary Biology* **15**: 87. <https://doi.org/10.1186/s12862-015-0358-5>
- Hime, P. M., Lemmon, A. R., Moriarti Lemmon, E. C., Prendini, E., Brown, J. M., Thomson, R. C., Kratovil, J. D., Noonan, B. P., Pyron, R. A., Peloso, P. L. V., Kortyna, M. L., Keogh, J. S., Donnellan, S. C., Mueller, R. L., Raxworthy, C. J., Kunte, K., Ron, S. R., Das, S., Gaitonde, N., Green, D. M., Labisko, J., Che, J. & Weisrock, D. W. (2021): Phylogenomics reveals

- ancient gene tree discordance in the amphibian Tree of Life. – *Systematic Biology* **70**(1): 49–66. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syaa034>
- Hopkins, M. J. (2017): Development, trait evolution, and the evolution of development in trilobites. – *Integrative and Comparative Biology* **57**: 488–498. <https://doi.org/10.1093/icb/ixc033>
- Hou, X. G., Siveter, D. J., Aldridge, R. J., Cong, P. Y., Gabbott, S. E., Ma, X. Y., Purnell, M. & Williams, M. (2017): *The Cambrian fossils of Chengjiang, China: The flowering of early animal life*. 2nd ed. – Wiley & Sons Ltd., Chichester, 316 pp. <https://doi.org/10.1002/9781118896372>
- Hughes, N. C. (2003): Trilobite tagmosis and body patterning from morphological and developmental perspectives. – *Integrative and Comparative Biology* **43**: 185–206. <https://doi.org/10.1093/icb/43.1.185>
- Hughes, C. L. & Kaufman, T. C. (2002): Hox genes and the evolution of the arthropod body plan. – *Evolution & Development* **4**(6): 459–499. <https://doi.org/10.1046/j.1525-142X.2002.02034.x>
- Hughes, L. C., Ortí, G., Huang, Y. & Shi, Q. (2018): Comprehensive phylogeny of ray-finned fishes (Actinopterygii): based on transcriptomic and genomic data. – *Proceedings of the National Academy of Sciences* **115**(24): 6249–6254. <https://doi.org/10.1073/pnas.1719358115>
- Hyman, L. H. (1951): *The invertebrates: Acanthocephala, Aschelminthes and Entoprocta. The pseudocoelomata Bilateria. III. Rotatoria*. Vol. 4, – McGraw-Hill, New York, pp. 59–151.
- Hyman, L. H. (1959): *The invertebrates: smaller coelomate groups. Chaetognatha, Hemichordata, Pogonophora, Phoronida, Ectoprocta, Brachiopoda, Sipunculida, the coelomate Bilateria*. – McGraw-Hill, New York, 783 pp.
- Keeling, P. J., Burger, G., Durnford, D. G., Lang, B. F., Lee, R. W., Pearlman, R. E., Roger, A. J. & Gray, M. W. (2005): The tree of eukaryotes. – *Trends in Ecology and Evolution* **20**: 670–676. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.09.005>
- Kohn, A. B., Citarella, M. R., Kocot, K. M., Bobkova, Y. V., Halanych, K. M. & Moroz, L. L. (2012): Rapid evolution of the compact and unusual mitochondrial genome in the ctenophore, *Pleurobrachia bachei*. – *Molecular Phylogenetics and Evolution* **63**(1): 203–207. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2011.12.009>
- Koonin, E. V. (2010): The origin and early evolution of eukaryotes in the light of phylogenomics. – *Genome Biology* **11**: 209. <https://doi.org/10.1186/gb-2010-11-5-209>
- Korsten, M., Ho, S. Y. W., Davison, J., Pahn, B., Vulla, E., Roht, M., Tumanov, I. L., Kojola, I., Andersone-Lilley, Z., Ozolins, J., Pilot, M., Mertzanis, Y., Giannakopoulos, A., Vorobiev, A. A., Markov, N. I., Saveljev, A. P., Lyapunova, E. A., Abramov, A. V., Männil, P., Valdmann, H., Pazetnov, S. V., Pazetnov, V. S., Rökov, A. M. & Saarma, U. (2009): Sudden expansion of a single brown bear maternal lineage across northern continental Eurasia after the last ice age: a general demographic model for mammals? – *Molecular Ecology* **18**: 1963–1979. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04163.x>
- Kramer, K. L. & Ellison, P. T. (2010): Pooled energy budgets: Resituating human energy-allocation trade-offs. – *Evolutionary Anthropology* **19**(4): 136–147. <https://doi.org/10.1002/evan.20265>
- Kristensen, R. M. & Funch, P. (2000): Micrognathozoa: a new class with complicated jaws like those of Rotifera and Gnathostomulida. – *Journal of Morphology* **246**(1): 1–49. [https://doi.org/10.1002/1097-4687\(200010\)246:1<1::AID-JMOR1>3.0.CO;2-D](https://doi.org/10.1002/1097-4687(200010)246:1<1::AID-JMOR1>3.0.CO;2-D)
- Lane, C. E. & Archibald, J. M. (2009): The eukaryotic tree of life: endosymbiosis takes its TOL. – *Trends in Ecology and Evolution* **23**: 268–275. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.02.004>
- Lane, N. (2020): How energy flow shapes cell evolution. – *Current Biology* **30**: 451–520. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.03.055>
- Laumer, C. E., Fernández, R., Lemer, S., Combosch, D., Kocot, K. M., Riesgo, A., Andrade, S. C. S., Sterrer, W., Sørensen, M. V. & Giribet, G. (2019): Revisiting metazoan phylogeny with genomic sampling of all phyla. – *Proceedings of the Royal Society London B* **286**(1906): 20190831. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.0831>

- Lee, H. W., Esteve-Altava, B. & Abzhonov, A. (2020): Evolutionary and ontogenetic changes of the anatomical organization and modularity in the skull of archosaurs. – *Scientific Reports* **10**: 16138. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-73083-3>
- Lemons, D. & McGinnis, W. (2006): Genomic evolution of HOX gene clusters. – *Science* **313**: 1918–1922. <https://doi.org/10.1126/science.1132040>
- Mallatt, J. & Giribet, G. (2006): Further use of nearly complete 28S and 18S rRNA genes to classify Ecdysozoa: 37 more arthropods and a kinorhynch. – *Molecular Phylogenetics and Evolution* **40**(3): 772–794. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.04.021>
- Markov, A. V. & Kulikov, A. M. (2005): Homologous protein domains in superkingdoms Archaea, Bacteria, and Eukaryota and the problem of the origin of Eukaryotes. – *Biology Bulletin* **32**(4): 321–330. <https://doi.org/10.1007/s10525-005-0108-0>
- Marlétaz, F., Peijnenburg, K. T. C. A., Goto, T., Satoh, N. & Rokhsar, D. S. (2019): A new spiralian phylogeny places the enigmatic arrow worms among gnathiferans. – *Current Biology* **29**: 312–318. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.11.042>
- Maslakova, S. A., Martindale, M. Q. & Norenburg J. L. (2004): Fundamental properties of the spiralian developmental program are displayed by the basal nemertean Carinoma tremaphoros (Palaeonemertea, Nemertea). – *Developmental Biology* **267**: 342–360. <https://doi.org/10.1016/j.ydbio.2003.10.022>
- Maslakova, S. A. & Hiebert, T. C. (2014): From trochophore to pilidium and back again – a larva's journey. – *The International Journal of Developmental Biology* **58**(6–8): 585–591. <https://doi.org/10.1387/ijdb.140090sm>
- Matthee, C. A., Burzlaff, J. D., Taylor, J. F. & Davis, S. K. (2001): Mining the mammalian genome for artiodactyl systematics. – *Systematic Biology* **50**: 367–390. <https://doi.org/10.1080/10635150119683>
- Maynard Smith, J. & Szathmáry, E. (1995): The major evolutionary transitions. – *Nature* **374**(6519): 227–232. <https://doi.org/10.1038/374227a0>
- McCormack, J. E., Harvey, M. G., Faircloth, B. C., Crawford, N. G., Glenn, T. C. & Brumfield, R. T. (2013): A phylogeny of birds based on over 1,500 loci collected by target enrichment and high-throughput sequencing. – *PLoS ONE* **8**(1): e54848. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0054848>
- McCoy, R. C., Wakefield, J. & Akey, J. M. (2017): Impacts of Neanderthal-introgressed sequences on the landscape of human gene expression. – *Cell* **168**(5): 916–927. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2017.01.038>
- McInerney, J. O., Cotton, J. A. & Pisani, D. (2008): The prokaryotic tree of life: past, present ... and future? – *Trends in Ecology & Evolution* **23**(5): 276–281. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.01.008>
- McInerney, J. O., O'Connell, M. J. & Pisani, D. (2014): The hybrid nature of the Eukaryota and a consilient view of life on Earth. – *Nature Reviews Microbiology* **12**: 449–455. <https://doi.org/10.1038/nrmicro3271>
- Meindl, R. S., Chaney, M. E. & Lovejoy, C. O. (2017): Early hominids may have been weed species. – *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **115**(6): 1244–1249. <https://doi.org/10.1073/pnas.1719669115>
- Misof, B., Liu, S. L., Meusemann, K. *et al.* (2014): Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution. – *Science* **346**(6210): 763–767. <https://doi.org/10.1126/science.1257570>
- Mitter, C., Davis, D. R. & Cummings, M. P. (2017): Phylogeny and evolution of Lepidoptera. – *Annual Review of Entomology* **62**: 265–283. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-031616-035125>
- Miyagawa, Sh., Lesure, C. & Nóbrega, V. A. (2018): Cross-modality information transfer: a hypothesis about the relationship among prehistoric cave paintings, symbolic thinking, and the emergence of language. – *Frontiers in Psychology* **9**: 115. <https://www.frontiersin.org/journals/psychology/articles/10.3389/fpsyg.2018.00115>

- Miyazawa, H., Ueda, C., Yahata, K. & Su, Z-H. (2014): Molecular phylogeny of Myriapoda provides insights into evolutionary patterns of the mode in post-embryonic development. – *Scientific Reports* **4**(1): 4127 <https://doi.org/10.1038/srep04127>
- Moroz, L. L., Kohn, A. B. (2016): Independent origins of neurons and synapses: insights from ctenophores. – *Philosophical Transactions of the Royal Society London B* **371**(1685): 2015004. <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0041>
- Moyle, R. G., Oliveros, C. H., Andersen, M. J., Hosner, P. A., Benz, B. W., Manthey, J. D., Travers, S. L., Brown, R. M. & Faircloth, B. C. (2016): Tectonic collision and uplift of Wallacea triggered the global songbird radiation. – *Nature Communications* **7**: e12709. <https://doi.org/10.1038/ncomms12709>
- Nesnidal, M. P., Helmkampf, M., Meyer, A., Witek, A., Bruchhaus, I., Ebersberger, I., Hankeln, T., Lieb, B., Struck, T. H. & Hausdorf, B. (2013): New phylogenomic data support the monophyly of Lophophorata and an Ectoproct-Phoronid clade and indicate that Polyzoa and Kryptotrochozoa are caused by systematic bias. – *BMC Evolutionary Biology* **13**: 253. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-253>
- Nielsen, C. (2001): *Animal evolution: Interrelationships of the living phyla*. 2nd ed. – Oxford University Press, Oxford.
- Norman, D. B., Baron, M. G., Garcia, M. S. & Müller, R. T. (2022): Taxonomic, palaeobiological and evolutionary implications of a phylogenetic hypothesis for Ornithischia (Archosauria: Dinosauria). – *Zoological Journal of the Linnean Society* **196**(4): 1273–1309. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlac062>
- Oliveros, C. H., Field, D. J., Ksepka, D. T., Barkere, K. F., Aleixog, A., Andersen, M. J., Alström, P., Benz, B. W., Braun, M. J., Bravo, G. A., Brumfield, R. T., Chesser, R. T., Claramunt, S., Cracraft, J., Cuervo, A. M., Derryberry, E. P., Glenn, T. C., Harvey, M. G., Hosner, P. A., Joseph, L., Kimball, R. T., Mack, A. L., Miskelly, C. M., Townsend Peterson, A., Robbins, M. B., Sheldon, F. H., Silveira, L. F., Smith, B. T., White, N. D., Moyle, R. G. & Faircloth, B. C. (2019): Earth history and the passerine superradiation. – *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **116**(16): 7916–7925. <https://doi.org/10.1073/pnas.1813206116>
- Paps, J. & Holland, P. W. H. (2018): Reconstruction of the ancestral metazoan genome reveals an increase in genomic novelty. – *Nature Communications* **9**(1): 1730. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-04136-5>
- Parkinson, J., Mitreva, M., Whitton, C., Thomson, M., Daub, J., Martin, J., Schmid, R., Hall, N., Barrell, B., Waterston, R. H., McCarter, J. P. & Blaxter, M. L. (2004): A transcriptomic analysis of the phylum Nematoda. – *Nature Genetics* **36**(12): 1259–1267. <https://doi.org/10.1038/ng1472>
- Parry, L. A., Edgecombe, G. D., Eibye-Jacobsen, D. & Vinther, J. (2016): The impact of fossil data on annelid phylogeny inferred from discrete morphological characters. – *Proceedings of the Royal Society B* **283**: 1378. <http://doi.org/10.1098/rspb.2016.1378>
- Patthy, L. (2003): Modular assembly of genes and the evolution of new functions. – *Genetica* **118**: 217–231. <http://doi.org/10.1023/A:1024182432483>
- Perelman, P., Johnson, W. E., Roos, C., Seuánez, H. N., Horvath, J. E., Moreira, M. A. M., Kessing, B., Pontius, J., Roelke, M., Rumpfer, Y., Schneider, M. P. C., Silva, A., O'Brien, S. J. & Pecon-Slattery, J. (2011): A molecular phylogeny of living primates. – *PLoS Genetics* **7**(3): e1001342. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1001342>
- Peters, R. S., Krogmann, L., Mayer, C., Donath, A., Gunkel, S., Meusemann, K., Kozlov, A., Podsiadlowski, L., Petersen, M., Lanfear, R., Diez, P. A., Heraty, J., Kjer, K. M., Klopstein, S., Meier, R., Polidori, C., Schmitt, T., Liu, S., Zhou, X., Wappler, T., Rust, J., Misof, B. & Niehuis, O. (2017): Evolutionary history of the Hymenoptera. – *Current Biology* **27**(7): 1013–1018. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.01.027>
- Philippe, H., Brinkmann, H., Copley, R. R., Moroz, L. L., Nakano, H., Poustka, A. J., Wallberg, A., Peterson, K. J. & Telford, M. J. (2011): Acoelomorph flatworms are deuterostomes related to Xenoturbella. – *Nature* **470**(7333): 255–258. <https://doi.org/10.1038/nature09676>

- Posth, C., Wißing, C., Kitagawa, K., Pagani, L., Holstein, van L., Racimo, F., Wehrberger, K., Conard, N. J., Kind, C. J., Bocherens, H. & Krause, J. (2017): Deeply divergent archaic mitochondrial genome provides lower time boundary for African gene flow into Neanderthals. – *Nature Communications* **8**: 16046. <https://doi.org/10.1038/ncomms16046>
- Power, R. C. (2019): *Neanderthals and their diet*. In: eL.S. John Wiley & Sons Ltd, Chichester, pp. 1–9. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0028497>
- Price, T. D. (2010): The roles of time and ecology in the continental radiation of the Old World leaf warblers (*Phylloscopus* and *Seicercus*). – *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **365**: 1749–1762. <http://doi.org/10.1098/rstb.2009.0269>
- Prum, R. O., Berv, J. S., Dornburg, A., Field, D. J., Townsend, J. P., Lemmon, E. M. & Lemmon, A. R. (2015): A comprehensive phylogeny of birds (Aves): using targeted next-generation DNA sequencing. – *Nature* <https://doi.org/10.1038/nature15697>
- Purvis, A., Fritz, S. A., Rodriguez, J., Harvey, P. H. & Grenyer, R. (2011): The shape of mammalian phylogeny: patterns, processes and scales. – *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **366**: 2462–2477. <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0025>
- Rainford, J. L., Hofreiter, M., Nicholson, D. B. & Mayhew, P. J. (2014): Phylogenetic distribution of extant richness suggests metamorphosis is a key innovation driving diversification in insects. – *PlosOne* **9**(10): e109085. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0109085>
- Rattenbury, J. C. (1954): The embryology of *Phoronopsis viridis*. – *Journal of Morphology* **95**: 289–340. <https://doi.org/10.1002/jmor.1050950206>
- Reilly, P. F., Tjahjadi, A., Miller, S. L., Akey, J. M. & Tucci, S. (2022): The contribution of Neanderthal introgression to modern human traits. – *Current Biology* **32**(18): 970–983. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2022.08.027>
- Reumont, von B. M., Jenner, R. A., Wills, M. A., Dell’Ampio, E., Pass, G., Ebersberger, I., Meyer, B., Koenemann, S., Iliffe, T. M., Stamatakis, A., Niehuis, O., Meusemann, K. & Misof, B. (2012): Pancrustacean phylogeny in the light of new phylogenomic data: support for Remipedia as the possible sister group of Hexapoda. – *Molecular Biology and Evolution* **29**(3): 1031–1045. <https://doi.org/10.1093/molbev/msr270>
- Rochette, N. C., Brochier-Armanet, C. & Gouy, M. (2014): Phylogenomic test of the hypotheses for the evolutionary origin of eukaryotes. – *Molecular Biology and Evolution* **31**: 832–845. <https://doi.org/10.1093/molbev/mst272>
- Rodríguez, A., Burgon, J. D., Lyra, M., Irisarri, I., Baurain, D., Blaustein, L., Göçmen, B., Künzel, S., Mable, B. K., Nolte, A. W., Veith, M., Steinfartz, S., Elmer, K. R., Philippe, H. & Vences, M. (2017): Inferring the shallow phylogeny of true salamanders (*Salamandra*) by multiple phylogenomic approaches. – *Molecular Phylogenetics and Evolution* **115**: 16–26. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.07.009>
- Rosenberg, N. A., Pritchard, J. K., Weber, J. L., Cann, H. M., Kidd, K. K., Zhivotovsky, L. A. & Feldman, M. W. (2002): Genetic structure of human populations. – *Science* **298**: 2381–2385. <https://doi.org/10.1126/science.1078311>
- Rota, J., Twort, V., Chiochio, A., Peña, C., Wheat, C. W., Kaila, L. & Wahlberg, N. (2022): The unresolved phylogenomic tree of butterflies and moths (Lepidoptera): Assessing the potential causes and consequences. – *Systematic Entomology* **47**: 531–550. <https://doi.org/10.1111/syen.12545>
- Roy, S. W. & Gilbert, W. (2006): The evolution of spliceosomal introns: patterns, puzzles and progress. – *Nature Reviews Genetics* **7**: 211–221. <https://doi.org/10.1038/nrg1807>
- Schwentner, M., Combosch, D. J., Pakes Nelson, J. & Giribet, G. (2017): A phylogenomic solution to the origin of insects by resolving crustacean-hexapod relationships. – *Current Biology* **27**: 1818–1824. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.05.040>
- Shalchian-Tabrizi, K., Minge, M. A., Espelund, M., Orr, R., Ruden, T., Jakobsen, K. S. & Cavalier-Smith, T. (2008): Multigene phylogeny of Choanozoa and the origin of animals. – *PlosOne* **3**(5): e2098. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0002098>

- Simakov, O., Kawashima, T., Marlétaz, F., Jenkins, J., Koyanagi, R., Mitros, T., Hisata, K., Bredeson, J., Shoguchi, E., Gyoja, F., Yue, J. X., Chen, Y. C., Freeman, R. M Jr., Sasaki, A., Hikosaka-Katayama, T., Sato, A., Fujie, M., Baughman, K. W., Levine, J., Gonzalez, P., Cameron, C., Fritzenwanker, J. H., Pani, A. M., Goto, H., Kanda, M., Arakaki, N., Yamasaki, S., Qu, J., Cree, A., Ding, Y., Dinh, H. H., Dugan, S., Holder, M., Jhangiani, S. N., Kovar, C. L., Lee, S. L., Lewis, L. R., Morton, D., Nazareth, L. V., Okwuonu, G., Santibanez, J., Chen, R., Richards, S., Muzny, D. M., Gillis, A., Peshkin, L., Wu, M., Humphreys, T., Su, Y. H., Putnam, N. H., Schmutz, J., Fujiyama, A., Yu, J. K., Tagawa, K., Worley, K. C., Gibbs, R. A., Kirschner, M. W., Lowe, C. J., Satoh, N., Rokhsar, D. S. & Gerhart, J. (2015): Hemichordate genomes and deuterostome origins. – *Nature* **527**(7579): 459–465. <http://doi.org/10.1038/nature16150>
- Skov, L., Peyrégne, S., Popli, D., Iasi, L. N. M., Devière, T., Slon, V., Zavala, E. I., Hajdinjak, M., Sömer, A. P., Grote, S., Mesa, A. B., Herráez, D. L., Nickel, B., Nagel, S., Richter, J., Essel, E., Gansauge, M., Schmidt, A., Korlević, P., Comeskey, D., Derevianko, A. P., Kharevich, A., Markin, S. V., Talamo, S., Douka, K., Krajcarz, M. T., Roberts, R. G., Higham, T., Viola, B., Krivoschapkin, A. I., Kolobova, K. A., Kelso, J., Meyer, M., Pääbo, S. & Peter, B. M. (2022): Genetic insights into the social organization of Neanderthals. – *Nature* **610**: 519–525. <https://doi.org/10.1038/s41586-022-05283-y>
- Smet, W. H. de (2002): A new record of Limnognathia maerski Kristensen & Funch, 2000 (Micrognathozoa) from the subantarctic Crozet Islands, with redescription of the trophi. – *Journal of Zoology, London* **258**: 381–393. <http://doi.org/10.1017/S095283690200153X>
- Smith, M. & Ortega-Hernández, J. (2014): Hallucigenia's onychophoran-like claws and the case for Tactopoda. – *Nature* **514**: 363–366. <https://doi.org/10.1038/nature13576>
- Springer, M. S., Meredith, R. W., Janečka, J. E. & Murphy, W. J. (2011): The historical biogeography of mammalia. – *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **366**: 2478–2502. <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0023>
- Springer, M. S., Meredith, R. W., Gatesy, J., Emerling, C. A., Park, J., Rabosky, D. L., Stadler, T., Steiner, C., Ryder, O. A., Janečka, J. E., Fisher, C. A. & Murphy, W. J. (2012): Macroevolutionary dynamics and historical biogeography of Primate diversification inferred from a species supermatrix. – *PLoS ONE* **7**(11): e49521. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0049521>
- Stiller, J., Feng, S., Chowdhury, A. A., Rivas-González, I., Duchêne, D. A., Fang, Q., Deng, Y., Kozlov, A., Stamatakis, A., Claramunt, S., Nguyen, J. M. T., Ho, S. Y. W., Faircloth, B. C., Haag, J., Houde, P., Cracraft, J., Balaban, M., Mai, U., Chen, G., Gao, R., Zhou, C., Xie, Y., Huang, Z., Cao, Z., Yan, Z., Ogilvie, H. A., Nakhleh, L., Lindow, B., Morel, B., Fjeldså, J., Hosner, P. A., Fonseca, R. R. da, Petersen, B., Tobias, J. A., Székely, T., Kennedy, J. D., Reeve, A. H., Liker, A., Stervander, M., Antunes, A., Tietze, D. T., Bertelsen, M. F., Lei, F., Rahbek, C., Graves, G. R., Schierup, M. H., Warnow, T., Braun, E. L., Gilbert, M. T. P., Jarvis, E. D., Mirarab, S. & Zhang, G. (2024): Complexity of avian evolution revealed by family-level genomes. – *Nature* **629**: 851–860. <https://doi.org/10.1038/s41586-024-07323-1>
- Strausfeld, Nicholas J., Strausfeld, C. M., Stowe, S., Rowell, D. & Loesel, R. (2006): The organization and evolutionary implications of neuropils and their neurons in the brain of the onychophoran Euperipatoides rowelli. – *Arthropod Structure & Development* **35**(3): 169–196. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2006.06.002>
- Telford, M. J., Budd, G. & Philippe, H. (2015): Phylogenomic insights into animal evolution. – *Current Biology* **25**(19): 876–887. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.07.060>
- Temereva, E. N. & Tsitrin, E. B. (2014): Organization and metamorphic remodeling of the nervous system in juveniles of Phoronopsis harmeri (Phoronida): insights into evolution of the bilaterian nervous system. – *Frontiers in Zoology* **11**: 35. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-11-35>
- Theobald, D. L. (2012): “29+ Evidences for macroevolution: The scientific case for common descent.” The talk. Origins archive. vers. 2.89. 2012. <http://www.talkorigins.org/faqs/comdesc/>

- Vannier, J., Aria, C., Taylor, R. S. & Caron, J-B. (2018): *Waptia fieldensis* Walcott, a mandibulate arthropod from the middle Cambrian Burgess Shale. – *Royal Society Open Science* **5**: 172206. <https://doi.org/10.1098/rsos.172206>
- Wang, X. P., Burton, K., Ting, N., Hu, J. Y., Liang, Y. P. & Yu, L. (2019): Reconstructing the phylogeny of new world monkeys (Platyrrhini): evidence from multiple non-coding loci. – *Current Zoology* **65**(5): 579–588. <https://doi.org/10.1093/cz/zoy072>
- Wanninger, A. & Wollesen, T. (2019): The evolution of molluscs. – *Biological Reviews* **94**: 102–115. <https://doi.org/10.1111/brv.12439>
- Wheat, C. W., Vogel, H., Wittstock, U., Braby, M. F., Underwood, D. & Mitchell-Olds, T. (2007): The genetic basis of a plant–insect coevolutionary key innovation. – *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **104**(51): 20427–20431. <https://doi.org/10.1073/pnas.0706229104>
- Wei, X., Robles, C. R., Pazokitoroudi, A., Ganna, A., Gusev, A., Durvasula, A., Gazal, S., Loh, P-R., Reich, D. & Sankararaman, S. (2023): The lingering effects of Neanderthal introgression on human complex traits. – *eLife* **12**: e80757. <https://doi.org/10.7554/eLife.80757>
- Wheeler, B. M., Heimber, A. M., Moy, W. N., Sperling, E. A., et al. (2009): The deep evolution of animal microRNAs. – *Evolution & Development* **11**: 50–68. <https://doi.org/10.1111/j.1525-142X.2008.00302.x>
- Whelan, N. V., Kocot, K. M., Moroz, T. P., Mukherjee, K., Williams, P., Paulay, G., Moroz, L. L. & Halanych, K. M. (2017): Ctenophore relationships and their placement as the sister group to all other animals. – *Nature Ecology and Evolution* **1**(11): 1737–1746. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0331-3>
- Wiegmann, B. M., Trautwein, M. D., Winkler, I. S. & Yeates, D. K. (2011): Episodic radiations in the fly tree of life. – *Proceedings of the National Academy of Sciences* **108**(14): 5690–5695. <https://doi.org/10.1073/pnas.1012675108>
- Williams, T. A., Cox, C. J., Foster, P. G., Szöllősi, G. J. & Embley, T. M. (2019): Phylogenomics provides robust support for a two-domains tree of life. – *Nature Ecology and Evolution* **4**: 138–147. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-1040-x>
- Williams, T. A., Foster, P. G., Cox, C. J. & Embley, T. M. (2013): An archaeal origin of eukaryotes supports only two primary domains of life. – *Nature* **504**: 231–236. <https://doi.org/10.1038/nature12779>
- Wolfe, J. M., Daley, A. C., Legg, D. A. & Edgecombe, G. D. (2016): Fossil calibrations for the arthropod tree of life. – *Earth-Science Review* **160**: 43–110. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2016.06.008>
- Yamasaki, H., Fujimoto, Sh. & Miyazaki, K. (2015): Phylogenetic position of Loricifera inferred from nearly complete 18S and 28S rRNA gene sequences. – *Zoological Letters* **1**: 18. <https://doi.org/10.1186/s40851-015-0017-0>
- Yonezawa, T., Segawa, T., Mori, H. & Hasegawa, M. (2017): Phylogenomics and morphology of extinct paleognaths reveal the origin and evolution of the Ratites. – *Current Biology* **27**: 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.10.029>
- Zhang, P., Zhou, H., Chen, Y-Q., Liu, Y-F. & Qu, L-H. (2005): Mitogenomic perspectives on the origin and phylogeny of living amphibians. *Syst. Biol.* **54**(3): 391–400. <https://doi.org/10.1080/10635150590945278>
- Zhang, P., Papenfuss, T. J., Wake, M. H., Qu, L. H. & Wake, D. B. (2008): Phylogeny and biogeography of the family Salamandridae (Amphibia: Caudata) inferred from complete mitochondrial genomes. – *Molecular Phylogenetics and Evolution* **49**: 586–597. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.08.020>
- Zimorski, V., Ku, Ch., Martin, W. F. & Gould, S. B. (2014): Endosymbiotic theory for organelle origins. – *Current Opinion in Microbiology* **22**: 38–48. <https://doi.org/10.1016/j.mib.2014.09.008>

Latin nevek mutatója

Acaenoplax	64, 66	Aldanella	64
Acalyptratae	118–119	Alethinophidia	143–144
Acantharia	19–20	Allenapithecus	162
Acanthisittidae	154–155	Alligator	140, 146
Acanthocephala	52–53, 55–57, 71	Allocebus	162
Acanthodii	128	Allomycetes	23
Acanthopterygii	130–131	Allotriacarida	105
Acanthostega	132	Allotriocarida	106
Acariformes	93–94	Alopidae	129
Accipitriformes	152–153	Alouatta	162–163
Acenobacteria	15	Alouattinae	163
Acentrosomata	70–71	Alphaproteobacteria	15
Achelata	107	Alsodidae	138
Aciculata	74	Altocrustacea	106
Acipenseriformes	130–131	Alveolata	18, 20
Acoela	29–30, 38, 45–48	Alytidae	138–139
Acoelomorpha	30, 38, 46–47, 70–71	Amandibulata	93
Acosmia maotiania	77	Amblystomatidae	134
Acrocephalidae	154	Ambulacralia	28, 30, 46, 48, 120–121
Acrodonta	142–143	Ambulacraria	28, 47
Actinia	101	Ameridelphia	156
Actinia equina	101	Amerophidia	143
Actinistia	132	Amiiformes	131
Actinophryida	20	Amiskwia sagittiformis	53
Actinopterygii	130	Ammonites	68
Actinopterygii	27, 128, 130–131	Amniota	132–133, 135, 139–141
Aculeata	112–114	Amoebozoa	17–20, 22–23
Aculifera	64–66	Amphibia	132–133, 135
Adeloidea	116	Amphiesmenoptera	114
Adenophorea	81	Amphimedon	35
Adiaphanida	70–71	Amphimedon queenslandica	34, 36
Aepyornis	151	Amphinomida	74–75
Aepyornis maximus	150	Amphioxus lanceolatus	27
Aepyornithidae	151	Amphipoda	90, 104, 107
Aequorlitorithes	152	Amphisbaenoidea	143
Aequornithes	152	Amphisbenia	142
Aetosauria	145	Amphiumidae	134
Aetosaurus	146	Amplimaticata	70–71
Afroaves	152	Ampulicidae	113
Afrobatrachia	139	Anabantharia	131
Afrophia	143	Anamnia	139
Afrotheria	156, 158–159	Anas 140	
Agamidae	141–143	Anaspida	127
Agathiphagidae	115	Anaspidacea	105, 107
Agathiphagoidea	116	Andesianoidea	116
Agnatha	125, 127	Angiospermivora	116
Agnathiella	53	Anguidae	144

Anguiformes	142, 144	Araneomorphae	100
Anguilliformes	131	Archaea	7, 12, 14–16
Anguimorpha	142, 144	Archaeobacteria	15
Anilioidae	144	Archaeobatrachia	135, 138–139
Animalia	7, 19–21, 23, 26, 31	Archaeognatha	110–111
Anisoneura	119	Archaeopteryx	146, 148–149
Ankylosauriae	147	Archaeopteryx lithographica	149
Ankylosauridae	147	Archaeorhynchus	150
Annelida	8, 24, 28–30, 44–45, 48, 50–52, 58–60, 63, 65, 67, 73–74	Archamoeba	20
Anolis	140	Archea	15
Anomalopteryx didiformis	150–151	Archicebidae	161
Anomura	107	Archicebus	161
Anopheles gambiae	13	Archicebus achilles	161
Anopla	63	Archihymenoptera	114
Anostraca	103–104	Archosauria	9, 132, 134, 140–141, 145
Anseriformes	153	Archosauromorpha	132
Antechinus	157	Arctocebus	162
Antennata	102	Ardipithecus	165
Anthliophora	117	Ardipithecus kadabba	165
Anthocharidini	117	Ardipithecus ramidus	165
Anthomyidae	119	Argentiniiformes	131
Anthophila	113	Argidae	114
Anthozoa	29–30, 38–41	Argyroneta aquatica	101
Anthropoidea	158–159	Arthroleptidae	138
Antipatharia	41	Arthropleura	102
Antliophora	114	Arthropoda	8, 24, 28–30, 45, 48, 50–51, 57, 77–78, 83, 87, 90
Anura	132–133, 135–136, 138–139	Artiopoda	84
Aotinae	164	Ascaphidae	139
Aotus	162–163	Ascaridomorpha	81–82
Aphasmidia	81	Aschelminthes	72
Apicomplexa	19–20	Asciacea	125
Aplacophora	64–65	Ascomycetes	20, 23
Apocrita	8, 111–112, 114	Asgard-csoport	7, 16
Apodiformes	152	Asilidae	119
Apoditrysia	115–116	Asiloidea	118
Aporiina	117	Aspergillus nidulans	13
Appendicularia	125–126	Asplanchna	56
Appiadina	117	Astacoidea	107
Apterygiadae	151	Asteroida	122–123
Apterygiformes	153	Astigmata	96
Apterygota	91	Ateles	162–163
Apteryx australis mantelli	150–151	Atelidae	163
Apteryx haastii	151	Atelinae	164
Apteryx owenii	151	Atlantogenata	156, 158–159
Apteryx rowi	151	Attercopus fimbriunguis	94
Apusozoa	22	Aulopiformes	131
Arabidopsis	13	Australaves	152
Arabidopsis thaliana	13	Australidelphia	156–159
Arachnida	90–91, 93–94	Australopithecus	9, 164–167
Arachnopolmonata	93	Australopithecus aethiopicus	165
Araneae	94, 100	Australopithecus afarensis	165

Australopithecus africanus	165	Brachionus plicatilis	56
Australopithecus anamensis	165	Brachiopoda	8, 24, 27, 29–30, 45, 50–52, 58–59, 62, 91, 93, 120
Australopithecus garhi	165	Brachiozoa	74
Australopithecus sediba	165	Brachycera	118–119
Avahi	162	Brachyteles	162–163
Avemetatarsalia	132, 145–146	Brachyura	107
Aves	132, 134, 140, 146, 148	Bradypus	157
Axiidea	107	Branchiobdella	75
Aysheia pedunculata	86	Branchiobdellida	76
Babinka	64	Branchiopoda	51, 88–89, 103–106
Bacteria	12, 15–16	Branchiostoma lanceolatum	126
Bangiomorpha	18	Branchiostoma floridae	125
Bangiophyta	20	Branchiura	104, 106
Basidiomycetes	20, 23	Brassicaceae	117
Bathynellacea	104	Brevicipitidae	138
Batoidea	129	Bryozoa	8, 29, 45, 48, 50–52, 58–61, 68, 120
Batoidei	128	Bucerotiformes	152
Batrachia	132–133	Bufonidae	138–139
Batrachoidaria	131	Bufonoidea	134
Batrachylidae	138	Buphagidae	154
Bdelloidea	52, 56	Burgessochaeta	74
Beroe	33	Buthidae	100
Beroida	32	Cacajao	162–163
Beryciformes	131	Caenogastropoda	67
Bharatagama	142	Caenolestes	156–157
Bibionidae	119	Caenophidia	144–145
Bibionomorpha	118	Caenorhabditis	80
Bicosoecida	20	Caenorhabditis elegans	13, 25, 27, 82
Bilateria	22, 26–27, 29–31, 37–38, 40, 44–48, 60, 71, 120, 124	Calcarea	30, 35
Bivalvia	62, 64, 66–68	Calcispongia	29
Blastocystis	20	Callicebus	162–163
Blastoidea	122	Calliduloidea	116
Blastozoa	122	Callimico	162
Blattaria	111	Callithrix	162–163
Blattodea	110	Callithrix jacchus	158–159
Boa	140	Callitrichinae	164
Boidae	144	Callorhinchus	129
Bolidophyta	20	Calotriton	136
Bolyeriidae	144	Calvopilosa	64
Bombina	134	Calyptocephalellidae	138
Bombinatoridae	138–139	Calyptratae	118–119
Bombinatoroidea	139	Camptostroma	122
Bombycillidae	154	Canadia	74
Bombycilloidea	154	Candida albicans	13
Bombycoidea	116	Caniformia	158–159
Booidea	143–144	Canis140	
Boreoeutheria	156	Canis familiaris	158–159
Bos	140	Capilloventridae	75–76
Bos taurus	158–159	Capitata	32, 39
Bothrioneodermata	70	Caprimulgiformes	152
Bothrioplanida	70–71	Capsaspora	20

Carangaria	131	Cetacea	158–159
Carcharhinidae	129	Cetartiodactyla	158–159
Carchariiiformes	128	Cetorhinidae	129
Carcinoscorpius rotundicauda	98	Chactidae	100
Cardinalidae	154	Chaetoderma	66
Cariamiformes	153	Chaetodermomorpha	64, 67
Caridea	107	Chaetognatha	29, 45, 50–53, 59
Caridoida	107	Chaetopterus	67
Carlito	162–163	Chalcidoidea	113
Carpediemonas	20	Chamaeleonidae	142–143
Carposinoidea	116	Characiformes	131
Carybdeidae	32, 39	Charadriiformes	152–153
Casuariidae	151	Charophyta	15, 20
Casuarius bennetti	151	Cheirogaleus	162
Casuarius casuarius	151	Chelicerata	28, 83–84, 88, 90–91, 93–94, 102, 104, 106, 110
Catarrhini	9, 158–159, 162–164	Chilognatha	103
Catenulida	69–70	Chilopoda	91, 101–102
Caudata	132, 134–136	Chimaera	129
Caudipteryx	148	Chioglossa	135
Caudofoveata	65–66	Chirodropidae	32, 39
Cavia porcellus	158	Chiromyiformes	162
Caviidae	158	Chironomidae	119
Cebidae	163–164	Chiropotes	162–163
Cebinae	164	Chiroptera	158–159
Cebus	162–163	Chlamydomonas reinhardtii	13
Cecidomyiidae	119	Chlorarachniophyta	20
Cephalobomorpha	81–82	Chlorophyta	18–20
Cephalocarida	103, 105–106	Chloropidae	119
Cephalochordata	27, 29–30, 120–121, 124–126	Choanoflagellata	19–23, 34–35, 40, 48
Cephalopachus	162–163	Choanozoa	7, 23–24, 31
Cephalopoda	57, 64, 66–67	Choloepus hoffmanni	158–159
Cephidae	114	Chondrichthyes	128–129
Cephoidea	113	Chondrognathostomata	127
Ceraphronoidea	113	Chondrostei	130
Ceratobatrachidae	138	Chordata	24, 28, 30, 44–48, 120–121, 123–127
Ceratodontomorpha	132	Chordeumethida	102
Ceratophryidae	138	Choreutoidea	116
Ceratopogonidae	119	Chromadorea	80–81
Ceratopsidae	147	Chromalveolata	19–20
Cercocebus	162	Chromista	24
Cercomeromorpha	71–72	Chrysemys	140
Cercomonada	19–20	Chrysidoidea	113
Cercopithecoida	9, 164	Chrysophyta	19–20
Cercopithecoidea	162	Chytrides	19–20
Cercopithecus	162	Chytridiomycetes	23
Cercozoa	20	Chytridiomycota	24
Cerebratulus	28	Ciconiiformes	152
Certhiidae	154	Ciliata	19–20, 38
Certhioidea	154	Ciliophora	19, 69
Cestida	32	Cimbicidae	114
Cestoda	70–72	Cinclidae	154
Cestum veneris	32, 33		

Ciona	23	Cristidiscoidea	22
Ciona intestinalis	13	Crocodilia	140
Cirripedia	89, 104	Crocodilomorpha	145
Citipati	146	Crocodylia	132, 134
Cladocera	104	Crocodylus	140, 146
Clitellata	75–76	Crotalus	140
Clupeiformes	130–131	Crurotarsi	132, 145–146
Clupeocephala	131	Crustacea	78, 90–91, 103–106, 110
Cnidaria	22, 25–31, 33, 37–41, 43, 48	Cryptobranchidae	133
Coelacanthiformes	132	Cryptobranchioidea	133–135
Coelophysis	146	Cryptomonada	19–20
Coleoidea	64	Crypturellus	151
Coleophoridae	115	Ctenophora	21–22, 25, 29–33, 37, 48, 53, 69
Coleoptera	8, 110–112	Ctenostomata	61
Coliadae	117	Cubozoa	38, 41, 43
Coliiformes	153	Cuculiformes	152
Collembola	108–110	Culicidae	119
Colobinae	164	Culicomorpha	118
Colobognatha	103	Cumacea	107
Colobus	162	Cursorimorphae	152
Colotis	117	Cyanidiophyta	20
Colpodella	20	Cyanobacteria	15
Colponema	20	Cycliophora	29, 51–52, 59–60, 65, 69
Colubridae	144	Cycloneuralia	77–78
Colubriiformes	143	Cyclorrhapha	118–119
Colubroidea	143	Cydippida	32
Columbiformes	152–153	Cynipoidea	113
Columbimorphae	152	Cynodontia	156
Compsognathus	146	Cynognathus	156
Conchifera	64, 66	Cynops	136
Confuciusornithidae	150	Cypriniformes	130–131
Coniophis	145	Cyrtosoma	68
Coniophis precedens	145	Cystoidea	122
Conodonta	127	Dakosaurus	146
Conrauidae	138	Dannychaeta tucolus	73
Copepoda	53, 89, 103–106	Dasyatidae	129
Coraciiformes	152	Dasytus	140, 157
Cordyloidea	143	Dasytus novemcinctus	158–159
Cormophyta	21	Dasyuromorpha	156
Coronatae	32, 39	Dasyurus	157
Corvida	154–155	Daubentonia	162
Corvidae	154	Decapoda	63, 69, 90, 104, 107
Corvoidea	154	Demospongia	30, 34–36
Cossidae	115	Demospongia	36
Cossoidea	116	Dendrobatidae	138
Cotylosauria	139	Dendrobrachia	107
Crabronidae	113	Dendrogramma discoides	39
Craniata	29, 126	Dendrogramma enigmatica	39
Crassiclitellata	75–76	Dermaptera	110–111
Craterostigmomorpha	103	Dermatosuchus	146
Craugastoridae	138	Dermoptera	161
Crinoidea	121–122	Dermospongia	29

Desidae	101	Diprotodontia	156–157
Deuterophlebiidae	118	Diptera	8, 27, 110–111, 114, 117–119
Deuterostoma	22, 24	Dipterimorpha	132
Deuterostomia	7–8, 13–14, 24, 26, 28–30, 40, 44–50, 53, 58–60, 72, 78, 120–121, 123, 125	Discicristata	20
Diadectomorpha	139	Discoglossoidea	135, 138
Diaprioidea	113	Dismorphiinae	117
Diapsida	132, 140	Dissophoroidea	132
Diapsida	141	Ditrysia	8, 111, 115–116
Diarchineura	119	Dorylaimia	80–81
Diasoma	68	Dracunculoidea	82
Diatoma	19–20	Drepanoidea	116
Dibamia	142–143	Dromaeosauridae	147
Dibamidae	142	Dromaiidae	151
Dibothrosaurus	146	Dromaius novaehollandiae	151
Dicamptodontidae	134	Dromiciops	156–157
Dickinsonia	39	Drosophila	23, 25, 27
Dicroglossidae	138	Drosophila melanogaster	13, 27, 94
Dictyostelida	19	Dryodora	33
Dictyotostelida	20	Dryopithecus	9, 164
Dicyemida	52, 57–58	Ecdysozoa	8, 22, 26, 28–30, 44–45, 48, 50–52, 59, 72, 77–78, 80–81, 83
Didelphis	156–157	Echinococcus multilocularis	71
Digenea	72	Echinodermata	24, 27–30, 40, 44–46, 120–123
Dignatha	102	Echinoida	122–123
Dikarya	19	Echinops telfairi	158–159
Dilophossaurus	146	Echinotriton	135
Dimetrodon	140, 156	Echiurida	73–74
Dinilisia patagonica	145	Echymipera	157
Dinilsya	145	Ectognatha	89, 109
Dinoflagellata	19–20	Ectoprocta	51–52, 59, 61
Dinornis	151	Ediacara	18, 29
Dinornis giganteus	151	Elaphidae	144
Dinornithidae	151	Elaphoidea	143
Dinosauria	132, 145	Elapidae	144
Dinosauromorpha	145	Elasmobranchii	128–129
Diogenomis	151	Elementaraves	152
Diogenornis	151	Ellobiopsida	20
Diphnomorpha	132	Elopiformes	131
Dipleurula	120	Elopomorpha	130–131
Diplogasteromorpha	81	Emberizidae	154–155
Diplogastrida	82	Embioidea	111
Diplomonada	19–20	Embioptera	110
Diplomonadina	17	Emeus crassus	151
Diplonemida	20	Empidoidea	118
Diplopoda	91, 101–102	Emuaris	151
Diplura	109–110	Encephalitozoon cuniculi	13
Dipnoi	132	Enchytraeidae	75–76
Dipnotetrapodomorpha	132	Endoglyptodonta	143
Dipodomys ordii	158–159	Endopterygota	112, 114
Diprionidae	114	Enopla	63
		Enoplia	80–81

Enteropneusta	24, 123	Euphausiacea	105, 107
Entognatha	89, 111	Euplokamis	33
Entoprocta	29, 48, 51–52, 59–61, 68	Euplokamis dunlapae	32, 33
Eocrinoidea	122	Euproctus	134, 136
Eocynthispongin qinnin	34	Euryarchaeota	16
Eognathacantha ercainella	53	Eurylaimidae	155
Eometatheria	157	Eurylaimides	154
Eoraptor	146	Eurypterida	94
Ephemeroptera	109–111	Eurypygiformes	153
Ephydroidea	118	Eusthenopteron	132
Episquamata	143	Eustigmatophyta	20
Epitheliozoa	37	Eusymphyta	113
Equus	157	Euteleostei	130–131
Equus caballus	158–159	Eutheria	140, 156
Eremoneura	118	Euthycarcinoidea	84
Erinaceidae	158–159	Euthyneura	67
Erinaceus	157	Eutrochozoa	28
Erinaceus europaeus	158–159	Evanioidea	113
Eriocraniidae	115	Excavata	19–20, 24
Eriocranioidea	116	Fabaceae	115, 117
Erithrocebus	162	Facivermis	74
Errantia	74	Facivermis yunnanicus	74
Esociformes	130–131	Falconiformes	152
Estrildidae	154	Feliformia	158–159
Euarchodontoglires	9, 157–159	Felix catus	158–159
Euarthropoda	88	Filasterea	22–23
Eubacteria	14–15	Filifera	32, 39
Eubilateria	47, 49	Filozoa	21–23
Eucarida	89	Floridiophyta	20
Euchelicerata	78, 89, 93	Foraminifera	19–20
Euchelicerata	93	Fordilla	64
Eudromia elegans	151	Formicidae	114
Euglenida	20	Formicoidea	113
Euglenozoa	24	Fringillidae	154–155
Euglyphida	20	Fungi	18–19, 22–23
Eugnatha	103	Furnariida	155
Euheteroneura	116	Furnaroidea	154
Eukaryota	7, 15–16, 18	Fuxianhuiida	84
Eukoeneria	99	Gadiformes	130–131
Eukoeneria spelaea vagvoelgyii	99	Galago	162
Eulemur	162	Galaxiiformes	131
Eulepidoptera	116	Galeomorphii	128–129
Eumalacostraca	103, 107	Galliformes	153
Eumetazoa	22, 28, 31–34, 37–38, 40–41, 57, 70	Gallo–Anseres	151
Eumycota	21	Gallus	140, 146
Euneoophora	70–71	Gansus	150
Eunicida	74–75	Gastropoda	27–28, 64, 66–68
Euornithes	150	Gastrotricha	29–30, 50–52, 59, 71–72
Euoticus	162	Gavialis	140
Eupercaria	131	Gaviiformes	152–153
Eupetidae	154	Gekko	140

Gekkonidae	141	Hemicordata	29
Gekkota	142–143	Hemiphractidae	138
Gelechioidea	116	Hemiptera	110–111
Geometroidea	116	Hemirotifera	56
Geophilomorpha	102–103	Hemiscyliidae	129
Geospiza	140, 146	Hemisotidae	138
Giardia lamblia	13	Henophidia	144
Giraffidae	159	Hepialoidea	116
Glaucophyta	19–20, 24	Herrerasauridae	146
Glires	158–159	Herrerasaurus	146
Glomerida	102	Hesperornithes	150
Glossata	115–116	Heterobathmidae	115
Gnathifera	45, 50–53	Heterobathmoidea	116
Gnathostomata	127	Heteroconchae	67
Gnathostomulida	29–30, 45, 50–54, 59, 71	Heterocorallia	41
Gnosonesimida	70	Heterodontiformes	128–129
Gobiaria	131	Heterolobosea	19–20
Gonorynchiformes	131	Heteromitida	19–20
Gorilla	162	Heteromyidae	158–159
Gorilla beringei	164	Heteroneura	116
Gorilla gorilla	158–159, 164	Heterorhabditidae	82
Gracillarioidea	116	Hexacorallia	39, 41–42
Graeffiella minutum	80	Hexactinellida	34–35
Gruiformes	152–153	Hexanchiformes	128
Grylloblattodea	110–111	Hexapoda	78, 88–91, 104–106, 108
Gymnolaemata	61	Hexacorallia	32, 39
Gymnophiona	132–136	Himanturidae	129
Gymnotiformes	131	Hipparion	158
Gymnuridae	129	Hippoboscoidea	118
Hadrosauria	147	Hirudinea	76
Hadrosauridae	147	Hirudinida	76
Haikouella	124, 126	Hirudinidae	75
Halisarcidae	36	Hirundinea	27
Halicryptus	78	Hirundinidae	154
Haliotis	67	Holocentriformes	131
Halkieria	64–65	Holometabola	91, 110–111
Hallucigenia	86	Holomycota	22
Hallucigenia sparsa	84	Holothuria	122
Halobacterium	16	Holothuroidea	122
Haootia quadriformis	39	Holozoa	18, 21–23
Hapalemur	162	Homarus americanus	69
Haplopharyngida	70	Hominidae	9, 158–159, 164
Haplorrhini	158, 161–163	Hominoidea	9, 158, 162, 164
Haplosporidia	19–20	Homo	9, 23, 140, 162, 164–167, 171
Haplotaxidae	75–76	Homo antecessor	165
Haptophyta	18–20	Homo erectus	165–167
Harrimanidae	123	Homo ergaster	165–166
Heleophrynidae	138	Homo floresiensis	165
Helicoplacoida	122	Homo habilis	165–167
Helminthomorpha	103	Homo habilis	170
Hemichordata	29–30, 44–46, 120–121, 123–124	Homo heidelbergensis	165–167
		Homo naledi	167

Homo neanderthalensis	166	Isoodon	157
Homo rhodesiensis	167	Isopoda	90, 104–105, 107
Homo rudolfensis	165–166	Isoptera	110–111
Homo sapiens	8, 13, 94, 120, 158–159, 164–167, 169–170, 172, 174	Isoxyida	84
Homo sapiens neanderthalensis	167–168	Iteravis	150
Homo sapiens denisova	167–168	Ixodes	96
Hongshanornithidae	150	Ixodes ricinus	96
Hoolock	162	Ixodidae	96
Hoolock hoolock	164	Jakobida	19–20
Hoolock leuconedys	164	Janavis	150
Hoplonemertea	63	Janavis finalidens	149
Hydridae	32, 39	Julida	102
Hydrozoa	29, 38, 41, 43	Kamptozoa	50–51, 58, 61, 63, 65, 68–69
Hylidae	138	Kenyanthropus	165
Hylobates	162	Kenyanthropus platyops	165
Hylobates abbotti	164	Kimberella	64
Hylobates agilis	164	Kimberella quadrata	64
Hylobates albibarbis	164	Kinetoplastida	19–20
Hylobates funereus	164	Kinorhyncha	29–30, 45, 77–80
Hylobates klossii	164	Kulindroplax	64, 66
Hylobates lar	164	Labiocarida	106
Hylobates moloch	164	Labyrinthulida	20
Hylobates muelleri	164	Lacertidae	141
Hylobates pileatus	164	Lacertoidea	142
Hylobatidae	164	Lagomorpha	158–159
Hyoidea	135, 138–139	Lagothrix	162–163
Hymenocarina	84, 105	Lamnidae	129
Hymenoptera	8, 110–112	Lamniformes	128–129
Hynobiidae	133	Lampriformes	131
Hypermastigota	20	Lamprophiidae	144
Hyperoliidae	138	Laniidae	154
Hyperothreti	125	Lasiocampoidea	116
Hyperotreti	127	Laterata	143
Hypnosqualea	129	Latimeria	135
Hyracoidea	158–159	Laurasiothera	9, 157–159
Iaceornis	150	Lauxanioidea	118
Ichneomonoidea	113	Leiopelmatida	139
Ichthyornis	146, 149–150	Leiopelmatidae	138–139
Ichthyornithes	150	Leiopelmatoidea	135
Ichthyosauria	132	Leiotrichidae	155
Ichthyosporea	20–23	Leishmannia major	13
Ichthyostega	132–133	Lemur	162
Ichtyosporea	22	Lemuriformes	162
Icteridae	150	Leontopithecus	163
Iguania	142–144	Leontopithecus	162
Iguanidae	142	Lepidocystoidea	122
Immoidea	116	Lepidogalaxiiformes	131
Indri	162	Lepidoptera	8, 110–111, 114–116
Insecta	89–90, 104, 108	Lepidosauria	132, 140–142
Introverta	72	Lepidosauromorpha	132
		Lepilemur	162

Lepismatida	109	Macrostomum lignano	71
Lepisosteiformes	131	Madtsolidae	144
Lepospondyli	132	Magelonidae	73–74
Leptodactylidae	138	Malacostraca	88–91, 103–107
Leptomedusae	32, 39	Malawimonada	20
Leptosomatiformes	153	Mammalia	27, 132, 134, 140, 156
Leptostraca	89, 104–105, 107	Mandibulata	88, 93–94
Limnognathia maerski	54–55	Mandrillus	162
Limnomedusae	32, 39	Mantellidae	138
Limoniidae	119	Mantodea	110–111
Limulus polyphaeus	98	Mantophasmatodea	110–111
Liphistiomorphae	100	Marsupialia	157–159
Lissamphibia	132–133	Matthevia	65
Lissotriton	136–137	Maxillopoda	88, 91, 103–104
Lithobiomorpha	102–103	Mazoglossus	123
Lithocolletidae	115	Mecoptera	110–111, 114, 117, 119
Lithornis	150–151	Medusozoa	30, 38–39, 41, 43
Lithornis had	150	Megachasmidae	129
Lobata	32	Megacheira	84
Lobatolampea tetragona	33	Megaderaton	123
Lobopodia	84	Megalapteryx didinus	150–151
Lobosea	19–20	Megaloptera	110–112
Locustellidae	154	Meganeura monyi	108
Lophocebus	162	Meganeuropsis permiana	108
Lophocoronoidea	116	Megophryidae	138–139
Lophophorata	45, 48, 50–52, 58–60, 63, 68, 72	Melopsittacus	140
Lophotrochozoa	8, 22, 26, 28–30, 44–45, 48, 50–52, 57–59, 65, 72, 77–78, 83	Menuridae	155
Loricifera	29, 45, 77–80	Merostomata	90, 93–94, 97
Loris	162	Mertensiella	134–135
Lorisiformes	161–162	Mesitornithiformes	153
Lorisinae	161	Mesobalanoglossus	123
Loxodonta	140	Mesobuthus martensii	94
Loxodonta africana	158–159	Mesostigma	20
Loxosomatoides	68	Mesostigmata	96
Lumbricidae	76	Mesotriton	136–137
Lumbriculidae	75–76	Mesozoa	57
Lunataspis aurora	94	Metatheria	156
Lycaenidae	115	Metazoa	7, 19, 21–24, 28–29, 31–36, 40, 66
Lyciasalamandra	135, 137	Methanospirillum	16
Lystrosaurus	156	Methanothermus	16
Macaca	162	Microcebus	162
Macaca mulatta	158–159	Microcebus murinus	158–159
Machilida	109	Micrognatha	45
Macroheterocera	116	Micrognathozoa	29, 50–54, 59
Macropus	157	Microhylidae	138–139
Macropus eugenii	158–159	Microhyloidea	134
Macrostromata	145	Micropterygoidea	116
Macrostromida	70	Micropterygidae	115
Macrostromomorpha	69	Microraptor	148
Macrostromorpha	70	Microsporidia	19–20
		Milleporidae	41

Mimallonoidea	116	Najash	145
Mimidae	154	Najash rionegrina	145
Miopithecus	162	Nanaloricus	79
Mirandornithes	152	Naomeniomorpha	64
Mirza	162	Narcomedusae	32, 39
Mitsukurinidae	129	Nasalis	162
Mollusca	8, 24, 29–30, 44–45, 48, 50–52, 58–60, 63–65, 69, 74	Nasikabatrachidae	133
Moniligastridae	75–76	Natantia	107
Monodelphia	158–159	Natatanura	138–139
Monodelphis	140, 156–157	Nautiloidea	66
Monodelphis domestica	158–159	Nautiloidea	64
Monogenea	70–72	Nautilus	68
Monogononta	52, 56	Nautilus pompilius	65
Monoplacophora	64, 66	Nectariniidae	154
Monosiga	23	Nectocaris	64
Monotremata	141, 156, 158–159	Nematocera	119
Morganucodontidae	156	Nematoda	8, 27, 29–30, 45, 51, 77–78, 80–83
Moruloidea	57	Nematoida	45, 80
Mosasauria	142	Nematomorpha	29, 44–45, 77–78, 80, 82
Motacillidae	154	Nemertea	8, 27, 29, 44–52, 58–60, 63
Mullerornis	150–151	Nemertodea	65
Multicrustacea	105–106	Nemertodermata	30
Multiplacophora	64	Nemertodermatida	29, 45–48
Multiplacophora	65	Nemertoidea	30
Muridae	158–159	Nemetodermatida	38
Mus	140	Neoanguimorpha	143
Mus musculus	13, 27, 158–159	Neoaves	151–152
Muscicapida	154	Neobatrachia	134–135, 138–139
Muscicapidae	154–155	Neodermata	70–72
Muscicapoidea	154	Neodiptera	118
Muscidae	119	Neognathae	9, 151
Muscoidea	118	Neohymenoptera	114
Musophagiformes	152–153	Neomeniomorpha	67
Mycetophilidae	119	Neomycota	24
Myctophiformes	131	Neonemertea	63
Mygalomorphae	100	Neoneura	119
Myliobatidae	129	Neoophora	70–71
Myliobatoidei	129	Neopseustoidea	116
Myobatrachidae	138	Neornithes	150
Myoglossata	115	Neosittidae	154
Myotis lucifugus	158–159	Neoteleostei	131
Myriapoda	78, 83–84, 89–91, 101–102, 104, 106, 109–110	Neotrochozoa	28
Myriopoda	93	Nephropidea	107
Mysida	107	Nephrops norvegicus	69
Mystacocarida	105–106	Nephrozoa	28–29, 46–49
Myxogastrida	20	Neptculidae	115
Myxozoa	40, 43	Nepticuloidea	116
Myzostomida	75	Nerillidae	74
Naididae	75–76	Nerioidea	118
		Neurergus	136
		Neuroptera	110–112

Neurospora crassa	13	Ornithorhynchus anatinus	158–159
Noctuoidea	116–117	Ornithoscelida	146
Nomascus	162, 164	Ornithosuchia	140
Nomascus concolor	164	Ornithothoraces	150
Nomascus gabriellae	164	Ornithurae	150
Nomascus hainani	164	Ornitosuchia	145
Nomascus hainanus	164	Orrorin	165
Nomascus leucogenys	164	Orrorin tugenensis	165
Nomascus nasutus	164	Orthonectida	29, 57–58
Nomascus siki	164	Orthoptera	110–111
Nothoprocta perdicaria	151	Orthorrhapha	118–119
Nothura	146	Orussoidea	113
Notophthalmus	136	Oryctolagus cuniculus	158–159
Notoryctes	156–157	Oryza sativa	13
Notostraca	103	Oscarella	23
Nucleariida	20	Osmeriformes	131
Nycticebus	162	Osteoglossiformes	131
Nymphon	101	Osteoglossomorpha	130–131
Ochotona princeps	158–159	Osteognathostomata	127
Octocorallia	32, 39, 41	Osteolepidimorpha	133
Ocyropsis	30–32	Osteostracomorphi	127
Odonata	109–111	Ostracoda	89, 103–106
Odontaspidae	129	Otidiformes	153
Odontobatrachidae	138	Otidimorphae	152
Odontophrynidae	138	Otitiformes	152
Oestroidea	118	Otolemur	162
Olfactores	121, 124–126	Otolemur garnettii	158–159
Oligochaeta	76	Otophysa	130
Oligostraca	105–106	Ottoia	79
Ommatritron	136	Ovalentaria	131
Oniscidea	104	Oweniidae	73–74
Onychophora	27, 29–30, 45, 48, 51, 77–78, 83–85, 89, 93	Oxyrrhis	20
Oomycetes	19–20	Oxymonada	19–20
Opalinida	20	Pachyornis australis	151
Ophidiaria	131	Pachytriton	136
Ophiocistiodea	122	Paenungulata	158–159
Ophiophagus	140	Palaeoannelida	73–74
Ophiuroida	122	Palaeodictyoptera	108, 111
Ophiuroidea	123	Palaeognath	9
Opiliones	93–94	Palaeognathae	9, 150
Opisthocomidae	152	Palaeonemertea	63
Opisthocomiformes	152–153	Palaeoptera	91, 110
Opisthoconta	19–20, 22–23, 26	Palaeotarbus jerami	94
Opisthogoneata	102–103	Palaeotis	151
Opomyzoidea	118	Palaephatoidea	116
Orectolobidae	129	Paleoanguimorpha	143
Orectolobiiformes	128	Palpigradi	99
Oribatida	96	Pamphilidae	114
Ornithischia	132, 145–146	Pamphilioida	113
Ornithorhynchus	140, 157	Pan 162	
		Pan paniscus	164

Pan troglodytes	158–159, 164, 166	Pentazonia	103
Pan-Booidea	145	Pentecopterus decorahensis	94
Panagrolaimomorpha	81–82	Peracarida	107
Panarthropoda	45, 77–78, 80, 83–84, 89–90	Perameles	156–157
Pancrustacea	28, 78, 83–84, 87, 89–90, 93, 102, 104–106	Percolozoa	24
Panderichthyes	132	Percomorphaceae	130–131
Pantopoda	101	Percopsiformes	131
Papilionoidea	116	Perissodactyla	158–159
Papio	162	Perkinsus	20
Parabasalida	19	Perodicticus	162
Paracathartes	151	Petromyzontida	125, 127
Paracathartes howardae	151	Petropedetidae	138
Paradisaeidae	154–155	Peucedramidae	154
Paradoxornithidae	155	Phaeodarea	20
Parahoxozoa	29	Phaeodrilidae	75
Parainsecta	109	Phaeophyta	20
Paramaecium aurelia	13	Phaethontiformes	153
Paramesotriton	136	Phaethontimorphae	152
Paraneoptera	91, 110, 112	Phalangotarbida	94
Paranthropus	165	Phaner	162
Paranthropus aethiopicus	165	Phascogale	157
Paranthropus bolsei	165	Phascolarctos	157
Paranthropus robustus	165	Phasmatodea	110–111
Pararotatoria	55–56	Phasmidia	81
Parasitiformes	93–94, 96	Phlebotomus	119
Parasuchia	145	Phoenicopteriformes	152–153
Paridae	154–155	Phoronida	8, 29, 45, 50–52, 59–60, 62
Parulidae	154	Phoronidea	58, 61
Parvidrilidae	75–76	Phoronis ovalis	61
Passerellidae	154	Phoronis viridis	60
Passeri	154–155	Phoronoida	59
Passerida	154–155	Phreodrilidae	76
Passeridae	154–155	Phrynobatrachidae	138
Passerides	154	Phtanoncoceras	64
Passeriformes	9, 152, 153–155	Phthiraptera	111
Patellogastropoda	67	Phylactolaemata	61
Paucijaculum samarnithion	53	Phyllodocida	75
Pauropoda	91, 101–102	Phylloscopidae	154
Pedipalpi	94	Phylloscopus	155
Pegasoferae	158–159	Physeter macrocephalus	80
Pelagiaria	130–131	Phytomyxida	20
Pelecaniformes	152–153	Phytosauria	145
Pelobatidae	138–139	Piciformes	152–153
Pelobatoidea	135, 138–139	Pieridae	115, 117
Pelodiscus	140	Pierina	117
Pelodytidae	138–139	Pierinae	117
Pelycosauria	140	Pilidiophora	63
Penicillata	103	Piliocolobus	162
Penicillium chrysosporium	13	Pipidae	138–139
Pennatula	39, 41	Pipoidea	135, 138–139
		Pithecia	162–163

Pitheciidae	163	Polyxenida	102
Pithonidae	144	Polyzoniida	102
Placentalia	156–159	Pompiloidea	113
Placentonema gigantissima	80	Pongo	9, 162, 164
Placodermi	128	Pongo abelii	158–159, 164
Placozoa	22, 24, 29–31, 37, 48	Pongo pygmaeus	164
Planipennia	111	Porifera	21–22, 24–25, 28–31, 36, 40, 48
Plantae	15, 19–20	Porolepimorpha	132
Plasmodium	13	Potamotrygonidae	129
Plasmodium falciparum	13	Prasinophyta	20
Plateosaurus	146	Presbytis	162
Platyctenida	32–33	Priapula	29, 45
Platydesmida	102	Priapulida	8, 27–29, 44, 48, 51, 77–78, 80, 83
Platyastroidea	113	Priapulid	79
Platyhelminthes	27, 29–30, 38, 46, 48–52, 54, 58–59, 63, 69, 70–72	Primates	9, 157–159, 161
Platyzoidea	118	Pristionychus	80
Platyrodidae	156	Pristiophoriformes	128
Platyrrhini	158–159, 162–163	Pristoidei	129
Plecoptera	110–111	Proboscidea	158–159
Plectrophenacidae	154	Procavia capensis	158–159
Pleistoannelida	74	Procellariiformes	153
Pleistomollusca	68	Procolobus	162
Plesiadapis	161	Proctotrupoidea	113
Plesiapidiformes	161	Productus	93
Plesiobatidae	129	Progoneata	102
Plesiosauria	132	Prolemur	162
Plethodontidae	134	Propappidae	75
Pleurobrachia	33	Propithecus	162
Pleurobrachia pileus	33	Prorhynchida	70–71
Pleurobrachiidae	33	Proseriata	70–71
Pleurodeles	135	Prostigmata	96
Pleurodonta	142–143	Protacanthopterygii	130
Pliciloricus	79	Protarchaeopteryx	148
Ploceidae	154	Proteidae	134
Podicipediformes	152–153	Proterocladus	18
Pogona	140	Protobalanus	65
Pogonophora	74, 76	Protobranchia	67
Polychaeta	27, 74–76	Protoconodonta	53
Polycladida	52, 69–71	Protocrinoid	122
Polycystina	20	Protodrilida	74
Polydesmida	102	Protostelida	20
Polygordius	74	Protostomia	8, 14, 24, 26, 28–30, 40, 44–47, 49, 52–53, 71, 120
Polymixiiformes	131	Prototheria	156
Polyneoptera	91, 110	Protozoa	20
Polyneura	119	Protura	110
Polyplacophora	64–67	Prunellidae	154–155
Polypoidozoa	43	Pseudocheirus	157
Polyprotodontia	157	Pseudochirops	157
Polypteriformes	131	Pseudocrypturus	151
Polysacos	65	Pseudoscorpiones	93–94, 96

Pseudosuchia	140	Rhabditoidea	81
Psittaciformes	152–153	Rhabditophora	70
Psittacosaurus	146	Rhabdocoela	70–71
Psocodea	110	Rhacophoridae	138
Psocoptera	111	Rhaphidioptera	110–111
Psychidae	115	Rhea americana	151
Psychodidae	119	Rheidae	151
Psychodomorpha	118	Rheiformes	153
Pteraspidomorphi	127	Rhincodontidae	129
Pteriomorpha	67	Rhinodermatidae	138
Pterobranchia	60, 123	Rhinophrynidae	138–139
Pterocliiformes	152–153	Rhinopithecus	162
Pterocnemia pennata	151	Rhipidistia	132–133
Pterophoroidea	116	Rhipiduridae	154
Pteropus vampyrus	158–159	Rhizaria	18–20
Pterosauria	132, 145	Rhizostomae	32, 39
Ptilonorhynchidae	155	Rhodaliidae	40
Ptychadenidae	138	Rhodophyta	18–20, 24
Pukiidae	33	Rhombozoa	29
Pycnogonida	78, 89, 93	Rhyacotritonidae	134
Pycnogonoidea	93–94, 101	Rhynchocephalia	132, 140–141
Pycnogonum	101	Rhyncocephala	143
Pycnogonum litorale	101	Rhynia	108
Pycnonotidae	154	Rhyniella	108
Pygathrix	162	Rhyniella praecursor	108
Pygocirrus	74	Rhyniognatha	109
Pyraloidea	116	Rhyniognatha hirsti	108
Python	140	Ricinulei	93–94, 98
Pythonoidea	143	Riojasuchus	146
Pyxicephalidae	138	Rodentia	158–159
Radiodonta	84	Rostroconchia	64
Radiolaria	19	Rotatoria	54
Raisuchia	145	Rotifera	29, 45, 48, 51–53, 55–56, 71
Rajoidei	129	Rouphozoa	52, 72
Randiellidae	75–76	Rugiloricus	79
Rangeomorpha	39	Rugosa	41
Ranidae	138–139	Ruminanthia	158–159
Ranoidea	134–135, 138–139	Rungwecebus	162
Raphidiophyta	19–20	Sabellinida	76
Rattus norvegicus	158–159	Saccharomyces cerevisiae	13
Regulidae	154	Saccharomyces pombe	13
Remiornis	151	Saccoglossus	28
Remipedia	78, 88–91, 103–106	Saguinus	162–163
Remizidae	154	Sahelanthropus	165
Renidae	154	Sahelanthropus tchadensis	165
Reptantia	107	Saimiri	162–163
Reptilia	132	Saimirinae	164
Retortamonada	20	Salamandra	135, 137
Rhabditida	80–81	Salamandra algira	137
Rhabditidae	82	Salamandra atra	137
Rhabditina	80–82	Salamandra corsica	137

Salamandra infraimmaculata	137	Siluriformes	131
Salamandra lanzai	137	Simias	162
Salamandra salamandra	137	Simiiformes	162–163
Salamandridae	134–136	Simoliophiidae	144
Salamandrina	134	Simuliidae	119
Salamandroidea	133–135	Sinosauropteryx	148
Salmoniformes	130–131	Siphonaptera	110–111, 114, 117–118
Sarcopterygii	128, 131–133	Siphonophora	41
Sarcoptiformes	96	Siphonophorae	32, 39
Saurischia	132, 145–146	Siphonophorida	102
Sauropodomorpha	146	Sipuncula	67, 74
Sauropsida	139–141, 156	Sipunculida	73–76
Scalidophora	45, 77–80	Sirenidae	133–134
Scandentia	161	Siricidae	114
Scaphiopodidae	138–139	Siricoidea	113
Scaphopoda	64, 67–68	Sittidae	154
Schistocerca gregaria	94	Solenogastra	65–66
Schistosoma haematobium	71	Solifugae	93–94, 98–99
Schistosoma mansoni	71	Sooglossidae	138
Schizophora	118	Sorberacea	125
Schmidtaea mediterranea	71	Sorex araneus	158–159
Scincidae	141	Soricidae	158–159
Scincoidea	142–143	Spadella	53
Scincomorpha	143	Spadella cephaloptera	53
Sciomyzoidea	118	Spartobranchus tenuis	123
Sciuridae	158–159	Spermophilus tridecemlineatus	158–159
Scleractinia	41, 43	Sphaerotheriida	102
Scleromuchus	145	Sphecidae	113
Scolecodont	74	Sphenisciformes	152–153
Scolecophidia	144–145	Sphenodon	140
Scolioidea	113	Sphenodon punctatus	141
Scolopendromorpha	102–103	Sphenosuchus	146
Scorpiones	93	Sphyrnidae	129
Scorpiones	94, 99	Spinicaudata	103
Scotocercidae	154	Spiralia	8, 29, 44–45, 50, 63
Scutigeromorpha	102	Spirobolida	102
Scyliorhinidae	129	Spirostreptida	102
Scyphozoa	38–39, 41, 43	Spirurina	80–82
Secernentea	80–81	Spiruromorpha	81–82
Sedentaria	74–76	Spriggina flaudersi	73
Seicercus	155	Squaliformes	128
Seison	52	Squaliimorphii	129
Seisonidea	55–56	Squalomorphii	128
Selachii	128–129	Squamata	132, 140–143
Semaeostomae	32, 39	Stauromedusae	32, 39
Semnopithecus	162	Staurozoa	39
Serpentes	140, 142–145	Stenopodidea	107
Sesiidae	115	Stephanoidea	113
Shumardia solopiensis	92	Stepsirrhini	158–159
Siboglinidae	76	Stomatopoda	104–105, 107
Sidneyia	94	Strabomantidae	138

Stramenopile	20	Telmatobiidae	138
Stratiomyomorpha	118	Temnospondylii	132
Strepsiptera	110–111	Tenrecidae	158–159
Strepsirrhini	161–162	Tentaculata	32, 120
Streptophyta	20	Tenthredinidae	114
Strigiformes	152–153	Tenthredinoidea	113
Strisores	152–153	Tephritidae	119
Stromatocystites	122	Tephritoidea	118
Strongylida	82	Terebrantia	112
Strongyloidea	81	Testudines	132, 140
Struthio	140	Tetractinellida	36
Struthio camelus	151	Tetraneuralia	51–52, 65, 69
Struthionidae	151	Tetranychus urticae	94
Struthioniformes	153	Tetrapoda	125, 132–133, 139–140
Sturnidae	154	Tetrapodomorpha	132–133
Stylasteridae	41	Tetrapulmonata	93–94
Suina	158–159	Thaliacea	125
Sulcozoa	24	Thaumatomonada	20
Sus scrofa	158–159	Thecostraca	105–106
Sylviida	154	Thelodonti	127
Sylviidae	154–155	Theodoxus	67
Symbion americana	69	Therapsida	156
Symbion pandora	69	Theria	156, 158–159
Symphalangus	162	Thermoplasma	16
Symphalangus syndactylus	164	Thermoplasmatales	15
Symphyla	91, 101–102	Theropithecus	162
Symphyta	114	Theropoda	8, 145–149
Synapsida	132, 139–140, 156	Thraupidae	154
Syndermata	50, 53, 55, 59	Thraustrochytrida	19–20
Syngnatharia	130–131	Thynnoidea	113
Synziphosurina	94	Thyridoidea	116
Syrphidae	119	Thysanoptera	110–111
Syrphoidea	118	Tiktaliik	132
Tabanidae	119	Tilopoda	158–159
Tabanomorpha	118	Timaliidae	154–155
Tabulata	41	Tinamidae	150–151
Tachyglossidae	156	Tinamiformes	153
Tachyglossus	157	Tinamus major	150–151
Taenia solium	71	Tineidae	115
Taeniopygia	140	Tineoidea	116
Takifugu rubripes	13	Tiphioidea	113
Tanaidacea	104, 107	Tipulidae	119
Tardigrada	8, 29–30, 45, 51, 77–78, 83–85	Tipulomorpha	118
Taricha	136	Tischerioidea	116
Tarsiidae	163	Torpedinoidei	129
Tarsiiformes	161–163	Tortricoidea	116
Tarsius	162–163	Toxicofera	142–143
Tarsius syrichta	158–159	Tracheata	102
Teioidea	142–143	Trachymedusae	32, 39
Teleostei	131	Trachypithecus	162
Telluraves	152	Trebouxiophyta	20

Trematoda	70–72	Urochorda	124
Trepaxonemata	70	Urodela	133, 136
Triakidae	129	Urodoidea	116
Trichinella	82	Uromasticinae	144
Trichinellida	81	Uropeltoidea	143
Trichiuris	82	Ursus arctos	160
Trichomonada	20	Ursus maritimus	161
Trichomonas vaginalis	13	Varanoidea	144
Trichoptera	110–111, 114	Varecia	162
Trichosurus	157	Velociraptor	146, 148
Tricladida	71	Velociraptor mongoliensis	148
Trigoioidea	113	Vendozoa	39
Trigonotarbida	94	Vertebrata	30, 120–121, 124–127
Trilobita	90–93, 98	Vespina	113
Trimastix	20	Vespoidea	113
Triturus	134, 136–137	Vestimentifera	74, 76
Trochilidae	152	Vicugna pacos	158–159
Trochozoa	51, 58	Viduidae	154
Troglodytidae	154	Viperidae	144
Trogoniformes	152–153	Vireonidae	154
Trombidiformes	96	Viridiplantae	24
Trombidiidae	96	Vombatus	157
Troodontidae	147	Waptia	105
Tropidophidia	145	Waptia fieldensis	105
Tropidophiidae	144	Xenacoelomorpha	45–49, 70
Tryblidia	66	Xenambulacraria	47
Tunicata	27	Xenarthra	156, 158–159
Tupaia belangeri	158–159	Xenopeltidae	144
Tupaiidae	158–159, 161	Xenopus	134, 140
Turbellaria	46, 65, 70–72	Xenosauridae	144
Turdidae	154–155	Xenoturbella	38, 45–48
Tursiops truncatus	158–159	Xenoturbellida	29, 46, 70
Tylenchina	80–82	Xiphosura	91, 93, 98
Tylenchomorpha	81–82	Xiphidrioidae	113
Tylostroton	135	Xyeloidea	113
Typhlopoides	143	Xyelidae	114
Tyranni	154–155	Xyphosura	93–94
Tyrannida	155	Yanornithidae	150
Tyrannoidea	154	Yponomeutoidea	116
Tyrannosauridae	147	Yunnanozoon	120
Uloboridae	101	Zeiformes	131
Ulvophyta	20	Zoraptera	110–111
Uniconta	19–20, 22–23	Zosteropidae	154–155
Unidentata	143	Zygaenidae	115
Uniramia	87	Zygaenoidea	116
Ur–Bilateria	24, 37	Zygentoma	110–111
Urbilateria	24	Zygomycetes	20, 23
Urnatella	68	Zygomycota	24
Urochordata	27, 29–30, 120–121, 124–127		



A szerző (*1939) a Debreceni Egyetem emeritus professzora, az MTA Eötvös-koszorús doktora, Széchenyi-díjas. 1982–2004 között az Evolúciós Állattani és Humánbiológiai Tanszék és a Biodiverzitás doktori program vezetője. Az elsők között, hazai viszonylatban úttörőként vezette be a molekuláris filogeográfiai módszereket Európa és a Kárpát-medence faunatörténetének vizsgálatában, a glaciális refugiumok és a jégkorszak utáni benépesülés útvonalainak feltárásában. Évtizedeken át, napjainkig a magashegységek életföldrajzi viszonyainak és a bagolylepkék taxonómiájá-

nak és filogenetikai viszonyainak a kutatója, eddig mintegy 250 tudományos közleménye jelent meg, munkatársaival együtt több mint 250 tudományra új fajt és 28 új nemzetséget írt le. Szerkesztője és szerzője a Taxonomic Atlas of Eurasian and North African Noctuoidea könyvsorozatnak. Kutatásaira alapozva elméleti szinten is foglalkozott a fajképződés és a fajon belüli evolúció, valamint a filogenetikus rendszerezés kérdéseivel, és évtizedeken át oktatta az állatvilág rendszerezésével és fejlődéstörténetével kapcsolatos ismereteket graduális és posztgraduális szinten, mint professzor és doktori témavezető.

Könyvünk ennek a több évtizedes kutató és egyetemi oktató munkának az eredménye, mivel szerzője előadásainak anyagához folyamatosan gyűjtötte és feldolgozta az állatvilág kialakulására és törzsfejlődésére vonatkozó nemzetközi szakirodalmat. Munkája az első összefoglaló magyar nyelvű munka az állatvilág fejlődéstörténetéről és filogenetikus rendszeréről. Az eukarióta szerveződési szint kialakulásától kezdve tekinti át a soksejtű állati szerveződés menetét, az állatvilág evolúciós változásait és sokféleségének kialakulását a földtörténeti folyamatok színpadán. Megmutatja, hogy a mai ökológiai „színháték” minden szereplőjének evolúciós előélete van, amely meghatározza, hol-mikor léphetett színre, terjedhetett szét vagy szorult menedékbe, milyen közösségeknek vált részesévé, és miként halhatott ki. Láthatjuk, hogyan formálták a bioszféra képét az állatvilág domináns csoportjai, a talajlakó szervezetektől kezdve, a növényzetet formáló legelő állatközösségeken át egészen az emberi faj egyre globálisabb hatásáig.

Megrendelhető:

Pars Kft. 2094 Nagykovácsi, Balta utca 11.

e-mail: parskft@gmail.com

HU ISBN 978 615 81152 4 7



9 786158 115247