

A Paleobiology Database szerepe a modern őslénytani kutatásban

KOCSIS T. Ádám^{1,2*}, SÁGHI Kristóf¹, PÁLFY József^{1,2}

¹Eötvös Loránd Tudományegyetem, Általános és Alkalmazott Földtani Tanszék, 1117 Budapest, Pázmány Péter sétány 1/c,

*e-mail: adamkocsis@caesar.elte.hu

²MTA–MTM–ELTE Paleontológiai Kutatócsoport, 1117 Budapest, Pázmány Péter sétány 1/c

The Paleobiology Database as a research tool for modern palaeontology

Abstract

The ultimate goal of palaeontological research is to reveal the history of life on Earth. The rise of the discipline of palaeobiology since the 1970s has sometimes been called a 'revolution', given that it places emphasis on the synoptic analysis of the entire fossil record.

Since the new millennium, the Paleobiology Database (PaleoDB) has played a central role in this field of research. Rapid advances in computer technology and the spread of the internet have enabled an international community of palaeontologists to develop a database to hold all the information of the known fossil record. The continuously growing database currently contains approximately 1.2 million records of 300 thousand taxa from 53 thousand references. The data allow statistical treatment to be used in order to correct for known biases of the fossil record, employing subsampling methods for data standardization. Thus an increasingly more reliable view is emerging on: (i) the history of life, (ii) similarities and differences of the diversity of certain fossil groups and the global biota, (iii) mass extinction events and (iv) intervals of diversification.

Biological patterns through time can now be analyzed and compared with time series of various palaeoenvironmental parameters, in order to search for cause-and-effect relationships between environmental and biotic changes. The present study looks at a broad range of modern PaleoDB-based research through selected case studies. Hungary has been part of the PaleoDB community since 2007 (when one of the authors of this paper joined as a member). The first goal was to contribute Hungarian fossil occurrence data. The next step dealt with data analysis and the first results co-authored by Hungarian researchers have been recently published. It is paramount that Hungarian fossil occurrences be published in a format amenable to data entry into the PaleoDB. It is recommended that more Hungarian palaeontologists recognize the usefulness and significance of the PaleoDB and become active members by contributing new and previously published Hungarian data. It is desirable that a school of palaeobiological research grows in Hungary because this is a field where limited research funding does not prohibit cutting-edge research which can have an international impact. Analytical palaeobiology is one of the most progressive research areas in the field of palaeontology in the 21st century and data analysis from the PaleoDB will continue to play an outstanding role in revealing the history of life.

Keywords: Paleobiology Database, diversity, extinction, origination

Összefoglalás

Az őslénytani kutatások végső célja az élet fejlődéstörténetének megismerése. Az 1970-es évektől indult a paleobiológia felvirágzása, sokak szerint forradalma, ami a teljes ismert őslénytani rekord szinoptikus elemzésére helyezi a hangsúlyt. Az ezredfordulótól kezdve a Paleobiology Database (PaleoDB) tölt be központi szerepet ezekben a kutatásokban. A rohamléptekkel fejlődő számítástechnika és a világháló lehetőségeivel élve paleontológusok nemzetközi közössége fejleszti és tölti fel adatokkal az őslénytani ismereteink összességének nyilvántartására szolgáló adatbázist. A napról napra gyarapodó PaleoDB mára mintegy 300 ezer taxon 1,2 millió előfordulásáról tartalmaz adatokat 53 ezer irodalmi tételből merítve. Az elsődleges előfordulási adatok alapján mód nyílik a mintavétel torzításainak statisztikai korrekciójára, az adatok standardizálására részmintázási eljárások segítségével. Ezáltal minden korábbinál megbízhatóbb képet kapunk az élet sokféleségének alakulásáról, a globális bióta és egyes csoportok hasonló vagy eltérő diverzifikációtörténetéről, a kihalási eseményekről és a diverzifikáció időszakairól. Lehetővé válik az időbeli biológiai mintázatok térbeliségének elemzése és összehasonlításuk különböző ökoszisztémák paramétereivel, ok-okozati összefüggéseket keresve a környezet és az élővilág változásai között. Válogatott esettanulmányokon keresztül szemléljük a PaleoDB elemzésével végzett modern kutatások széles spektrumát. A szerzők révén hazánk 2007 óta vesz részt a PaleoDB-hez

kapcsolódó munkában. Fontos cél a magyarországi őslénytani adatok minél teljesebb bevitele, de már megjelentek az adatelemzés első, magyar kutatók részvételével született eredményei is. Szükséges, hogy a hazai őslénytani előfordulási adatok mindig a PaleoDB-be bevihető módon kerüljenek közlésre. Ajánlatos, hogy mind többen ismerjék fel annak fontosságát és tegyenek érte, hogy az új és korábban publikált hazai adatok bekerüljenek az adatbázisba. Kívánatos, hogy erősödjön a paleobiológiai iskola hazánkban, melynek révén a korlátos anyagi lehetőségeink mellett is mód van a világ élvonalához felzárkózó, nemzetközi hatású kutatásokat végezni. A 21. század elején az őslénytan egyik legprogresszívebb ága az analitikus paleobiológia, amely az élet történetének megismerésében kiemelt szerepet szán a PaleoDB-re alapuló adatelemzésnek.

Kulcsszavak: Paleobiology Database, diverzitás, kihalás, eredés

Bevezetés

Az őslénytan átfogó és elsődleges célja a földi élet történetének feltárása, hiszen az legjobban a megőrződött ősmaradványok segítségével ismerhető és érthető meg. A tudomány fejlődésének korai szakaszaiban ez a törekvés még kevésbé állhatott a középpontban, kezdetben szükség-szerűen az ősmaradványok leírásán, a paleontográfián volt a hangsúly. Bár ez a feladat mindmáig aktuális, a leíró munka mellett idővel a paleontológiában egyre nagyobb szerepet kapott a geológia kiszolgálása. A biosztratigráfiai adatok a kormeghatározásban, a paleoökológiai adatok az őskörnyezet értelmezésében, a paleobiogeográfiai adatok pedig a lemeztectonikai rekonstrukciókban hasznosulnak, ami feladatot adott a 19. és 20. századi paleontológusok zömének. Mindezek mellett ugyan korán megjelent az élővilág fejlődéstörténete rekonstruálásának célja is, de a paleontológia e biológiai oldala felé a geológiai mellett sokáig kevesebb figyelem irányult. A 20. század utolsó harmadában meghatározó újítást jelentett a paleobiológia tudományterületén a kvantitatív analízis módszereinek térnyerése, amelyek segítségével új lendületet kapott az élet fejlődéstörténetének leírása és értelmezése. Az 1970-es évek óta a tanulmányok alapjául szolgáló adatbázisok egyre növekedtek, a számítógépes technika pedig mindinkább szerves részévé vált az elemző munkának. Egyes kutatók ezt a napjainkban is zajló folyamatot a paleobiológia forradalmának nevezik (SEPKOSKI, D. 2012, SEPKOSKI, D. & RUSE 2009).

Az őslénytan tudománya a kezdetektől fogva mindmáig gyűjteményi forrásokra alapozza munkáját. A 19. század eleje óta a paleontológusok számtalan ősmaradványt gyűjtöttek össze, melyek a hajdan élt élőlények morfológiájáról, viselkedéséről, ökológiájáról, evolúciójáról adnak információt. Ha megkérnénk egy 19. századi geológust, hogy ismertessen meg minket az élet történetével, valószínűleg egy nagy nyilvános gyűjtemény felé irányítana minket, vagy egy gondosan illusztrált könyvet adna kezünkbe, mely dúsítaná a különböző rétegekre, régiókra jellemző fajok metszeteken való ábrázolásában. Ma a számítástechnikának köszönhetően ugyanezt sokkal hatékonyabban is megtehetjük: egyetlen nagy adatbázisban bejegyzések százezreire férhetünk hozzá, amelyek sűrítve és rendszerezve tartalmazzák az elmúlt két évszázad taxonómiai irodalmából nyerhető információt. Ezzel az adatok alkalmassá válnak arra, hogy a megfelelő megközelítéssel tovább faggassuk őket (SEPKOSKI, D. 2013). Az adatbázisok elemzésével új módon nyílik lehetőségünk feltenni és vizsgálni az élet

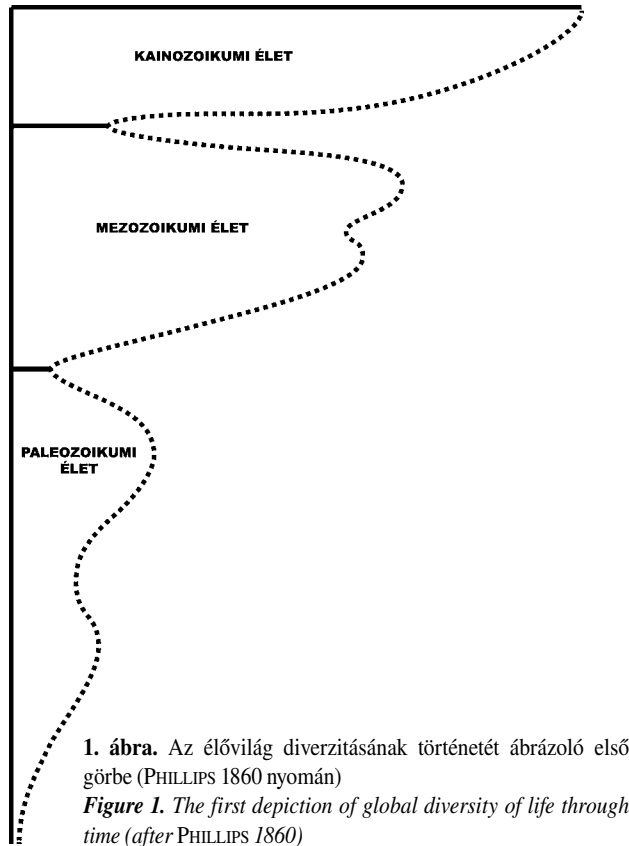
történetének számos nagy kérdését. Hogyan alakult ki és változott az élővilág sokfélesége? Miben hasonlít, és miben különbözik egyes élőlénycsoportok sorsa, fejlődéstörténete? Mely mintázatok biológiai természetűek, melyek függenek az élettelen környezet változásaitól, és melyek származnak a rekord tökéletlenségéből? Mikor és hogyan történtek a kihalási események? Mely csoportok, és miért haltak ki? Milyen hatásokat váltott ki egy-egy hirtelen környezetváltozás?

A paleontológiai adatsorok, statisztikák, melyek a kihalások és radiációk természetét tárják elénk, jelen korunk szempontjából is jelentős tudásanyagot szolgáltathatnak. A múltbeli változások megértése segíthet olyan vitatott kérdések tisztázásában, mint az emberi tevékenység hatása a Föld mai élővilágára (BENTON 1999), illetve a növény- és állatvilág érzékenysége a klímaváltozásra (GORNITZ 2009). A társadalom az ehhez hasonló kérdések vizsgálatát és megválaszolását részben a paleontológusoktól várja, az élővilág összetett rendszerének jobb megismeréséhez pedig nagy adatbázisokra van szükség. Ebben a tanulmányban a nagy őslénytani adatbázisokat, azok történetét, valamint felhasználásuk főbb területeit és lehetőségeit ismertetjük, megkülönböztetett figyelmet szentelve a *Paleobiology Database* (Paleobiológiai Adatbázis, közkeletű rövidítéssel PBDB vagy — ahogy ebben a tanulmányban is használjuk — PaleoDB) programnak. Az adatbázis használatára épülő kutatómunka a nemzetközi paleontológiában egyre nagyobb teret nyer, de mint őslénytani információforrás Magyarországon még alig ismert, a magyar kutatóknak csak szűk köre használja, vesz részt építésében és elemzésében, bár az első hazai eredmények már megszülettek és közlésre is kerültek. Célunk az adatbázis használatának és az adatelemzésben rejlő lehetőségeknek a megismertetése, és ezáltal minél szélesebb körű elterjesztése a hazai szaktársadalomban. Tekintettel a téma szinte kizárólagosan angol nyelvű szakirodalmára, megkíséreljük a tudományterület legfontosabb szakkifejezéseinek magyarítását (az angol terminusok zárójeles megadása mellett).

Az őslénytani adatbázisok történeti áttekintése

Az földi élet egyik legszembeötlőbb vonása annak sokfélesége, a biodiverzitás, történetének egyik legfontosabb vetülete pedig a diverzitás időbeli változása. A 19. század közepéig nem végeztek globális léptékű diverzitáselemző

vizsgálatokat. Az angol geológus és paleontológus, John Arthur PHILLIPS (1822–1887) volt az első, aki a „Life on the Earth” című könyvében összegyűjtötte az akkor ismert fosszilis fajokat, és grafikont is szerkesztett az élet sokféleségének időbeli változásairól (1. ábra) (PHILLIPS 1860). Műve mindössze egy évvel követte a Fajok eredetét, DARWIN



(1859) korszakos munkáját. PHILLIPS felismerte, hogy nem szabad figyelmen kívül hagyni az egyes taxonok eltérő megőrződési esélyét, valamint azt sem, hogy a fossziliákat tartalmazó kőzetek mennyisége is változik az idővel, az egyes rétegtani egységek vastagsága is merőben eltérő. Ezeket a szempontokat figyelembe véve az egységnyi vastagságú üledékre jutó fajok száma alapján korrekciót végzett, elvégezve a paleontológia legelső statisztikai korrekciós eljárását. Hasonló megközelítésben a paleobiológiai kutatás csak a 20. század második felében folytatódott (RAUP 1972), a biztatóan korai kezdet után jó néhány évtized telt el, mire újra előkerült PHILLIPS munkája.

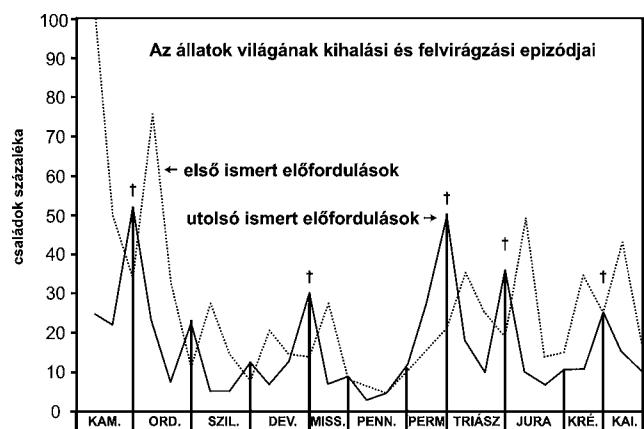
Több mint fél évszázadnyi szünet után az 1930-as években arra a felismerésre jutottak a biológusok, hogy a tudomány korabeli szintjének megfelelő modern elmélet akkor születhet az evolúcióról, ha az a genetika, az ökológia, és a rendszertan szintéziseként fogalmazódik meg. Más-különb, Ernest RUTHERFORD gúnyos szavaival élve, a paleontológusok „egyszerű bélyeggyűjtők” maradnak (BENTON & HARPER 2009).

Az evolúcióbiológia egyik úttörőjének G. G. SIMPSON (1902–1984) tekinthetjük, aki rámutatott arra, hogyan

lehet az evolúció sebességére és irányaira vonatkozó kérdésekre elegáns és egyszerű válaszokat adni kvantitatív módszerek segítségével (SIMPSON 1944). Az 1950-es évek elején már számos kísérlet született az élet történetének feltárására kvantitatív eszközökkel. Ezen próbálkozások közül a legjelentősebbnek NEWELL (1952) munkája tekinthető. Tanulmánya nagy adatbázison alapult, melyben időszakok szintjén 9000 fosszilis genus időbeli elterjedését gyűjtötte össze. Az összegyűjtött csoportokat külön-külön vizsgálva leírta az egyes csoportok fejlődési mintázatait, az adatok összességéből pedig a globális kihalási események és radiációs csúcsok időbeli elhelyezésére tett kísérletet. Radiációs csúcsot állapított meg az ordovíciumban, a karbonban és a jurában, valamint kimutatta a perm végi tömeges kihalási eseményt, és három kisebb mértékű kihalást a szilurban, a jurában és a krétában (NEWELL 1952).

Az 1950-es évek elejének hasonló természetű tanulmányai nem arattak osztatlan sikert. Munkáját folytatva NEWELL (1967) később már 2500 család történetét vizsgálta, ezúttal már kor (epoch) szinten. Egyértelmű bizonyítékot adott a kambrium végén, a devonban, a permben, a triászban és a krétában történt tömeges kihalásokra (2. ábra). Adatgyűjteményének nagymértékű növekedését főképp olyan nagy ívű, összegző jellegű munkáknak köszönhetette, mint a *Treatise on Invertebrate Paleontology* 1953-tól kezdve folyamatosan megjelenő kötetei (1). A NEWELL művével egy időben kiadott *The Fossil Record* (HARLAND et al. 1967) már kifejezetten olyan céllal készült, hogy az élet történetének kvantitatív kutatásához nyújtson segédletet.

Az 1960-as évek végének eredményei már szélesebb szakmai közönség figyelmét ragadták meg. VALENTINE (1969) kutatásai során a jól dokumentált csoportokat vizsgálta, remélve, hogy azok vizsgálatával pontosabb eredményekhez juthat. Felhasználva a *The Fossil Record* és a *Treatise on Invertebrate Paleontology* adatait, a vizsgált csoportoknál idővel növekvő és változó nagyságú vissza-



esésekkel tarkított diverzitásgörbéket kapott. Azt feltételezte, hogy a kevésbé jól megőrződött csoportok sokféleségének változásai is hasonló mintázatot követtek, így a jól dokumentált csoportok eredményei proxyként alkalmazhatók a teljes élővilágra.

VALENTINE (1969) a kapott mintázatokat valóságként tartotta, RAUP (1972) azonban VALENTINE eredményeit összevetette egy olyan szimulált modellel, amely az ősmaradványrekord szisztematikusan hibáit is számításba vette. Feltételezése alapján VALENTINE és az 1960-as évek végének egyéb szinoptikus munkáiban a diverzitásgörbéken észlelt minimumhelyek sokkal inkább az adatbázisok hiányosságait tükrözik, mintsem tényleges diverzitási minimumokat. A tengeri fajok sokféleségének folyamatos növekedése a paleozoikumtól tehát sokkal inkább látszólagos, mint valós leképezése az élet történetének. RAUP (1972) szerint a paleozoikumra leírt alacsony diverzitási szintek az előfordulások kisebb számából és a csekélyebb megkutatottságból fakadnak.

RAUP munkája feladta a leckét a paleontológusoknak. Számos kutatást folytattak azzal a céllal, hogy felderítsék a mintavételezés valódi természetét. Mivel a részben független adatbázisok egybehangzó mintázatokat mutatnak, így az empirikus modell került előtérbe, mely szerint az ősmaradványrekord globális diverzitási mintázatai nem állnak messze a valóságtól (SEPKOSKI, J. 1981). A kutatók eredményeinek köszönhetően az adatgyűjtés egyre nagyobb tudományos támogatást élvezett. SEPKOSKI, J. (1982) összeállította a tengeri ősmaradványokat családok szintjén tartalmazó gyűjteményes munkát, mely mindmáig igen fontos kutatási nyersanyagként bizonyul a tudományterület számára. A művet a szerző nem tekintette lezártnak, taxonómiai és sztratifikai adatállományát 10 év múlva frissítette (SEPKOSKI, J. 1992), majd újabb 10 évvel később nemzetségi szinten végezte el ugyanezt (SEPKOSKI, J. et al. 2002). Mivel az adatgyűjtemény óriási méretűre duzzadt, indokolt volt szakítani annak könyv formájában való publikálásával, ezért az 1992-ben napvilágot látott kiadás már CD-ROM-on jelent meg. Halála után a kompendium adatai napjaink legfontosabbnak tekintető őslénytani adatbázisa, a PaleoDB adatállományába is bekerültek, illetve a világhálón is hozzáférhetőek (2). Említést érdemel még a *The Fossil Record 2* (BENTON 1993) című, család szintű gyűjteményes munka, melynek adatai MS Excel táblázatok formájában a világhálón szintén szabadon elérhetőek (3). Bár ezek az adatok is számos, az élet történetével kapcsolatos kutatásban kerültek felhasználásra, az utóbbi években a folyamatosan fejlődő PaleoDB vált a paleobiológiai tanulmányok elsődleges adatforrásává. Az új adatbázis számos kérdésre megadta már a választ, de a mintavételezés valódi természete közel negyedszázad elteltével sem teljesen tisztázott. A jelenleg általánosan elfogadott modell szerint az ősmaradványrekord ugyan szisztematikusan torzított (*biased*) képet mutat a globális diverzitás történetéről, de empirikusan korrigálható, a biológiai jel pedig kinyerhető (ALROY et al. 2008, ALROY 2010b).

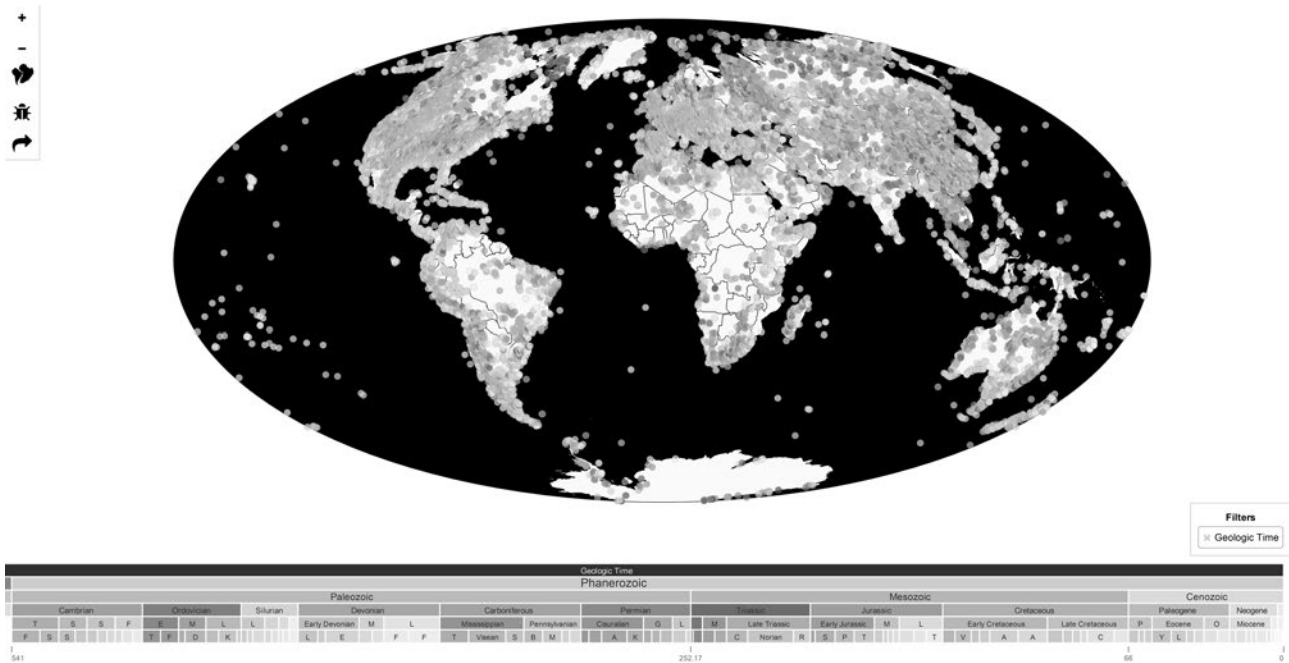
A Paleobiology Database

Az adatbázis általános ismertetése

A kvantitatív paleontológiai elemzések mind szélesebb körben való alkalmazása magával hordozza a nagy mennyiségű adat elérhetőségének igényét. Az őslénytan számára minden egyes megtalált, meghatározott, leírt ősmaradványt egy adatrekordnak tekinthetünk, e roppant adatmennyiség tárolásához, rendszerezéséhez pedig ennek megfelelő nagy adatbázisok szükségesek. Napjaink legjelentősebb, szemléletmódját és funkcionalitását tekintve igencsak újszerű, online elérhető és a szaktudományos közösség által szerkeszthető ilyen adatbázisa a PaleoDB. Úgy tekinthetjük, hogy ez az ismert ősmaradvány-előfordulások nagy nyilvántartó központja, „nyilvános forrás a globális tudományos közösség számára” (4). Az adatbázist kutatók nemzetközi csoportja működteti azzal a céllal, hogy az őslénytani előfordulási és taxonómiai adatok minél teljesebb összegyűjtése és azok alapos statisztikai elemzése révén evolúciós és paleobiológiai kérdések megválaszolása váljék lehetővé. Köszönhetően a kitartó munkának és az internet korában elérhető gyors adatáramlásnak, a PaleoDB óriási méretűre növekedett. Mára több mint 280 000 taxonról tart számon információt 53 000 bibliográfiai tétel alapján, 163 000 gyűjteményből származó több mint 1 13 000 őslénytani előfordulást tartalmaz (3. ábra). ALROY et al. (2001) korai tanulmányában említik, hogy a PaleoDB akkori „vagyonát” a tengeri taxonokról, melyet számításaihoz felhasználtak, és amely komponens máig az adatbázis legnagyobb részét teszi ki, mindössze 8 591 gyűjteményt és 110 944 előfordulást számlált. Ez az összehasonlítás szemléletesen mutatja az adatbázis markáns méretnövekedését, mely napjainkban is folyamatosan zajlik a Föld 26 országának 132 különböző intézményéből 359 kutató közreműködésével, napról napra gyarapítva a PaleoDB információtartalmát és növelve az adatokat felhasználó munkák hitelességét (5).

A PaleoDB eredetileg *Phanerozoic Marine Paleofaunal Database* néven született meg 1998-ban John ALROY és Charles R. MARSHALL kezdeményezésére a NCEAS (*National Center for Ecological Analysis and Synthesis*) támogatásával. Pályázatukban ALROY & MARSHALL (1998) kifejtették egy olyan globális adatbázis hasznosságát, mely a megszokott előfordulási és koradatok mellett számos egyéb szempont alapján rendszerez, szélesebb körű analitikai munka elvégzését és olyan elemző módszerek alkalmazását lehetővé téve, melyek segítségével az eredményeket torzító hatások jelentős mértékben kiszűrhetőek.

A fenti nevet a kutatási program 2000-ig viselte. 2000-től 2008-ig, majd 2010-től 2013-ig az Amerikai Tudományos Kutatási Alap (*National Science Foundation*) támogatásában részesült. A PaleoDB másik nagy támogatója az Ausztrál Kutatási Tanács (*Australian Research Council*). Az infrastruktúra fejlesztése 2013-ig gyakorlatilag teljes egészében John ALROY nevéhez fűződik, aki adminisztrátorként az első perctől felügyelte és segítette az adatbevitelt.



3. ábra. A PaleoDB Navigator funkciója szemléletesen, hely és idő szerinti bontásban ábrázolja az adatbázis jelenlegi állományát (5)

Figure 3. The Navigator tool effectively visualizes the geographic and temporal distribution of collections currently in PaleoDB (5)

Az adatbázis kuratóriumát 12 tag alkotja, köztük a jelenlegi elnök, Mark UHEN és a titkár, Jocelyn SESSA. Az adatbázis szoftveres fejlesztése jelenleg a Wisconsin-Madison Egyetemen zajlik Shanan PETERS és Michael MCCLENNEN vezetésével. A PaleoDB tagja lehet bármely doktori fokozattal rendelkező kutató, aki a felvételét kérvényezi a titkárnál, és a projekt szabályait elfogadja. Doktori fokozattal nem rendelkezők számára is van lehetőség, hogy adatbevitőként hozzájáruljanak az adatbázis fejlesztéséhez, egy tag meghatalmazásával és ellenőrzésével (6). Az adatokhoz bárki hozzáférhet, minden adat nyilvános, ám a PaleoDB lehetőséget biztosít a kutatóknak, hogy bevitt adataikat átmenetileg titkosítsák, nem publikált forrás esetén akár öt évre is. Az adatbázis vagyona megfelelő hivatkozás mellett szabadon felhasználható kutatási célokra, a nemzetközi CC-BY-4.0 licenc (*Creative Commons Attribution Licence*) szerint. A belőle készült publikációkat a PaleoDB sorszámmal látja el, nyilvántartja és nyomon követi.

A PaleoDB nyíltan együttműködik a Sydney-ből működtetett *Fossilworks* (3) analitikai oldallal, a két szerver között folyamatos a kommunikáció, rendszeres az adatok szinkronizációja. Az adatbázis korábbi koordinátora, John ALROY által megalkotott *Fossilworks* az adatok gyors elemzésére nyújt lehetőséget, a PaleoDB pedig az adatok tárolása mellett olyan új alkalmazások befogadását is lehetővé teszi, mint például az adatok szemléletes megjelenítését támogató *Navigator* (5).

Az adatbázis felépítése és működése

Az adatbázis fő részeit a következő táblázatok alkotják: bibliográfiai tételek, taxonómiai nevek, taxonómiai osztályozások, rendszertani adatok, gyűjteményi adatok, előfor-

dulások, és az előfordulási adatok módosítása. Ezen felül lehetőség van egyebek mellett az egyes taxonokhoz tartozó képek, méretadatok feltöltésére.

Az adatbázis szerkezetének alapját a publikációk táblázata adja (*reference table*). Minden adatbeviteli munka első lépése az adatbázisban fellelhető egyik publikáció kiválasztása, vagy egy új irodalmi tétel feltöltése. Ebben a táblázatban kerül rögzítésre minden bibliográfiai adat (cím, szerző, év, folyóirat stb.). Minden irodalmi tételt a PaleoDB egyedi azonosító számmal lát el, amelyre a többi táblázat hivatkozik. A hivatkozásokhoz gyűjteményeket (*collection*) rendelünk hozzá, melyek térben és geológiai időben lehatárolható egységeket jelölnek, egyfajta tárolóként szolgálnak. Ideális esetben egy gyűjtemény egy lelőhely egyetlen rétege, de alkothat gyűjteményt egy rétegcsoporthoz, egy egész feltárás, de akár egy nagyobb földrajzi egység lelőhelyei is besorolhatók egyazon gyűjteménybe, ha pontosabb információ nem áll rendelkezésre. A lelőhelyadatok és a rétegtani információ mellett itt tároljuk a gyűjteményben található ősmaradványok alapvető jellemzőit, a bezáró kőzetre jellemző litológiai információkat, valamint a gyűjtemény történetéről rögzített adatokat (pl. a gyűjtés célja, gyűjtő neve stb.). A gyűjtemény az őslénytani mintavétel egy eleme.

A gyűjteményekhez taxonlistákat rendelünk. Ez az előfordulási adatok (*occurrence*) táblázata. Itt nem szerepelnek magasabb rendszertani adatok, csak a faj- és nemzetségevek. Határozási problémák esetén kivételesen előfordulhat magasabb rendszertani egység neve, például „Ammonoidea indet.”. Ebben a táblázatban van lehetőségünk az egyes taxonok gyakoriságára vonatkozó adatok megadására százalékos vagy darabszám formájában, valamint ebben a táblázatban a nyílt nevezéktan használata is megengedett.

A taxonlisták elemeit a PaleoDB összeveti a rendszertani adatbázissal, ami két táblázatból áll. Az egyik a nevezéktani forrástáblázat (*authority table*), ami a taxonómiai nevezéktan elemeit tárolja és hozzárendeli a taxonlisták felismert neveit a megfelelő csoportokhoz. A rendszer sajátja, hogy amennyiben új fajt szeretnénk bevezetni, ahhoz először a genus bevezetése szükséges, ami lehetővé teszi a bevitt fajok magasabb rendszertani csoportokba sorolását. A másik rendszertani táblázat a vélemények táblázata (*opinion table*), ami a publikációkhoz véleményeket rendel hozzá az egyes taxonnevek érvényességéről, illetve a nevek által képviselt csoportok rendszertani hovatartozásáról. Ezzel a módszerrel a PaleoDB lehetővé teszi, hogy az adatbázis a tudomány mindenkor állásának megfelelően naprakész és fejleszhető legyen.

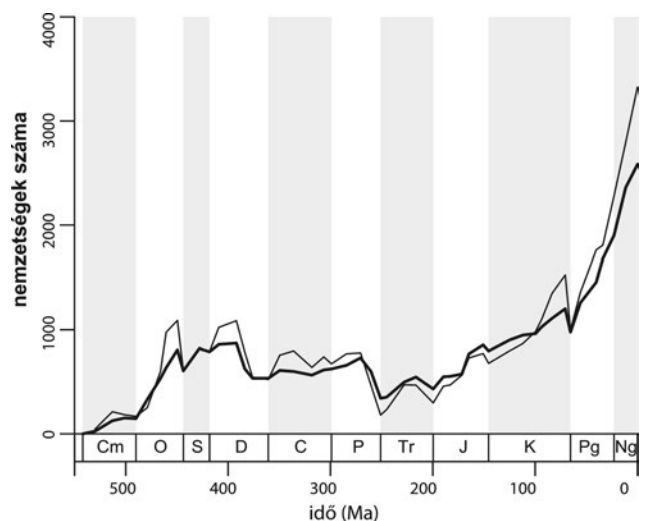
Az adatbázisban tárolt információ felhasználása

Mivel a PaleoDB az elődjeihez képest sokkal több változó rögzítését teszi lehetővé, így az adatok felhasználási tere jelentősen kiszélesedett, korábban megválaszolhatatlan elméleti, történeti kérdésekre kaphatunk feleletet. Az adatbázis felállításától 16 év alatt 215 regisztrált hivatalos publikáció jelent meg, minden évben átlagosan kettővel több, mint az azt megelőzőben. Emellett számos, az adatbázis elemeit használó munka nem szerepel annak hivatalos publikációs listájában. Ebben a több mint kétszáz tanulmányban az adatok rendkívül változatos módokon kerültek felhasználásra, és a lehetőségek tárháza koránt sincs még kimerítve. Az eddig megjelent irodalmat a tételek nagy száma miatt ebben a rövid összefoglalóban nem lehet a maga teljességében bemutatni, itt csupán néhány esettanulmány segítségével vázoljuk fel az adatok felhasználásának főbb irányait.

A globális diverzitás története és dinamikája

Az adatbázis életre hívásának elsődleges célja a földi ökoszisztéma történetének szinoptikus tanulmányozása volt. Ez számos olyan kérdést foglal magában, amelyekhez a globális diverzitás (más néven γ diverzitás) relatív változásának felmérése elengedhetetlen. A 20. század végére SEPKOSKI, J. et al. (2002) kompendiuma vált az ilyen irányú kutatások legfontosabb adatforrásává, aminek szerepét a PaleoDB csak fokozatosan vette át. Az adatok gyűjtemény-alapú szervezése lehetővé teszi olyan részmintázó (*sub-sampling*) mintavételi standardizálási módszerek alkalmazását, mint például a klasszikus ritkítás (*rarefaction*) (RAUP 1979a). Ezek az algoritmusok várható értéket számítanak az egyes biológiai paraméterekre (pl. diverzitás, nemzetséggazdagság) egy adott mintázási szint mellett, amit az egész vizsgált idősorban állandósítani lehet, így a megfigyelt változások a mintamérettől, a megkutatottság fokától jórészt függetleníthetők.

A PaleoDB elemzésére épülő legelső tanulmányban ALROY et al. (2001) a mintavételi standardizálás segítségével világítottak rá arra, hogy a kainozoikum jelentős diverzitásemelkedés valószínűleg a mintázás egyenetlenségéből származik, valamint a RAUP (1979b) által korábban a jelen húzóerejének (*Pull of the Recent*) nevezett, a fiatal képződmények ősmaradványainak jobb ismertsége miatt felbukkanó torzításnak tudható be. A diverzitás emelkedő tendenciája továbbra is megfigyelhető, de mértéke jelentősen kisebb. Az első eredmények után több mint fél évtizednek kellett eltelnie addig, amíg az adatbázis eljutott arra a telítettségi szintre, hogy a korábbi metodikát felhasználva SEPKOSKI, J. kompendiumához hasonló eredményeket szolgáltatott (ALROY et al. 2008) (4. ábra). Ezzel egy időben születtek meg az első, a mintavételi standardizálást felhasználó teljes időszakok a Föld tengeri gerinctelen élővilágának taxonómiai rátáiról (ALROY 2008). Az így nyert eredmények segítettek feltárni a globális diverzitás belső tendenciáit és dinamikájának természetét. Bár a globális diverzitásgörbék nem esnek egyértelműen egybe az elméleti görbékkel, ALROY (2008, 2010a) statisztikai alapon érvel a globális diverzifikáció logisztikus tendenciája és egyensúlyi dinamikája mellett. Szerinte a faj-terület összefüggés (MACARTHUR & WILSON 1963) érvényessége miatt a Föld globális faj- illetve taxon-eltartóképesége véges, a mindenkor abiotikus, ill. biotikus környezet állapotának megfelelően meghatározott. Erre a diverzitás, valamint a kihalási és eredési ráták egymással való kapcsolatából következtetett: a nagyobb kihalási ráta értéket nagyobb eredési ráta érték, a magasabb diverzitást pedig nagyobb kihalási ráta érték követi (ALROY 2008). A módszertan fejlődésével több további tanulmány született újabb, fejlettebb standardizálási algoritmusok felhasználásával (ALROY 2010a, b, 2014), amelyek bár növelik a különböző diverzitásgörbék

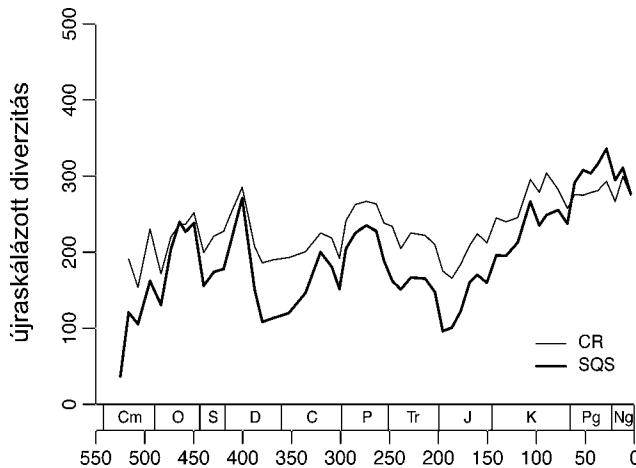


4. ábra. Tengeri Metazoa nemzetségek diverzitása a fanerozoikumban. A vastag vonal a PaleoDB 2008-as állapota alapján, RT (range-through) diverzitást megjelenítve, összevetve a SEPKOSKI, J. et al. (2002) kompendiuma alapján szerkesztett görbével (vékony vonal). (ALROY et al. 2008 nyomán)

Figure 4. Range-through diversities of Phanerozoic marine Metazoan genera from PaleoDB (thick line, based on data available in 2008) compared to a curve (thin line) based on SEPKOSKI, J.'s (2002) compendium (after ALROY et al. 2008)

egymástól való eltérését, a hosszú távú tendenciákon nem változtatnak (5. ábra).

A tengeri gerinctelenek összességéhez tartozó adatsoron kívül más ősmaradványcsoportok, pl. szárazföldi gerincesek vizsgálatához is felhasználták az adatbázisban található előfordulások információit. Ezen adatok segítségével PEARSON et al. (2013) tanulmányozták a Tetrapoda csoport korai evolúcióját, rámutatva a csoport késő-karbon-



5. ábra. A tengeri gerinctelen nemzetségek diverzitástörténete a fanerozoikumban, mintavételi standardizálás után, a PaleoDB 2014-ben elérhető adatai alapján. CR: klasszikus ritkítással, SQS: Shareholder Quorum Subsampling algoritmussal (ALROY 2014 nyomán)

Figure 5. Diversity of Phanerozoic marine invertebrate genera, based on subsampling of PaleoDB data in 2014. CR: with classical rarefaction, SQS: with Shareholder Quorum Subsampling (after ALROY 2014)

tól középső-permig tartó diverzitástörténetében megfigyelhető fokozatos emelkedésre, a középső-késő-perm határán lezajlott kisebb csökkenésre, majd azt követően a vizsgált csoport diverzitási csúcsára, mielőtt a perm-triász határon a diverzitás drasztikusan lecsökkent. Jó példa a különböző mintázatok összehasonlítására MARX & UHEN (2010) tanulmánya, akik a cettfélék evolúcióját a diatomák gyakoriságával, illetve az éghajlatváltozással hozták összefüggésbe. Ezek mellett számos más csoport (pl. Dinosauria, Mammalia stb.) diverzitásának történetét is feldolgozták már az adatbázisban található információ segítségével (ALROY 2009, BENSON & BUTLER 2011).

A mintázás és a taxonómia torzításának vizsgálata

Az őslénytani rekord tökéletlensége régóta ismert tény, ami már DARWINT (1859) is foglalkoztatta. Mégis RAUP (1972) volt az első, aki felvetette, hogy a diverzitás történetében található variancia javarészt vagy akár teljesen az időben és térben, tehát rétegtanilag és földrajzilag heterogén megőrződés eredménye lehet. Mivel az adatbázis egyik kiemelt célja a heterogén mintázás korrekciója, így természetesen adódik, hogy az adatokat felhasználó publikációk jelentős része a mintázás torzító hatásának felméréssel foglalkozik.

Ennek tesztelésére a különböző standardizáló algoritmusokon kívül (ALROY 2010b) más, geológiai természetű adatokkal történő összevetés segítségével is vállalkoztak. Ezek az adatbázisok olyan paraméterekről hordoznak információt, mint például a feltárások területe, a feltárt kőzetek térfogata, illetve a formációk száma. Ezen információkat akár közvetlenül földtani térképekből is ki lehet nyerni (SMITH & MCGOWAN 2008), de hasonló célra szolgál például a teljes Észak-Amerikát lefedő *Macrostrat* adatbázis (7) is, ami a kontinens egészén előforduló rétegösszleteket diszkrét üledékképződési ciklusokban képződött csomagokra (*package*) bontja, melyekkel összevetve az ősmaradványrekord teljesége empirikus módon is felmérhető (PETERS & HEIM 2010).

Mindemellett elképzelhető, hogy a diverzitás és a rendelkezésre álló fossziliatartalmú kőzetmennyiség közötti kapcsolat nem csak a heterogén mintázás eredménye. További tanulmányok készültek az üledékképződést alapvetően meghatározó folyamatok (mint a globális tengerszintváltozások, lemeztektonika) makroevolúciós hatásairól, amelyeket a közös ok (*common cause*) hipotézisben foglaltak össze (PETERS 2005, PETERS & FOOTE 2002). WALL et al. (2009) ennek ellenére azt állították, hogy a megfigyelhető diverzitásmintázatok nem egyszerűen az euszatikus tengerszint változásaiból, hanem elsődlegesen (RAUP eredeti érvelésének megfelelően) a mintavétel egyenletlenségéből származnak.

SMITH et al. (2012), amellyel érvelnek, hogy az észak-amerikai és európai rekordot vizsgálva a mintavételi standardizálás utáni diverzitás és az ősmaradvány-tartalmú kőzetek mennyiségének modellezésével (*residuals* módszer) hasonló hosszú távú képet kaphatunk. DUNHILL et al. (2014) szerint Nagy-Britannia rétegtani rekordjából információelméleti megfontolások alapján a feltárások területének segítségével jól becsülhető a mintázás, míg a gyűjtemények vagy a formációk száma erre kevésbé alkalmasak.

A nagy adatbázisok használatakor visszatérő kérdés a taxonómiai hibák, a nem egységes nevezéktan használatából származó eltérések lehetséges torzító hatása. Ugyan ADRAIN & WESTROP (2000) SEP Koski kompendiumára alapozva a Trilobita csoport esetében korábban már végzett kutatást a taxonómiai hibák hatásáról, ennek felmérése a PaleoDB-ben 2007-ig (WAGNER et al. 2007) váratott magára. A szerzők paleozoikumi csigák, valamint jura és kainozoikumi kagylók segítségével mérték a taxonómiai standardizáció hatását, és arra következtetésre jutottak, hogy a hibák ezekben az esetekben nem befolyásolják jelentősen az adatbázisból számított diverzitásbecsléseket. A radiolaria csoport taxonómiai rátáit vizsgálva a triász és jura során Kocsis et al. (2014) is hasonló eredményre jutottak.

Kihalási és eredési mintázatok

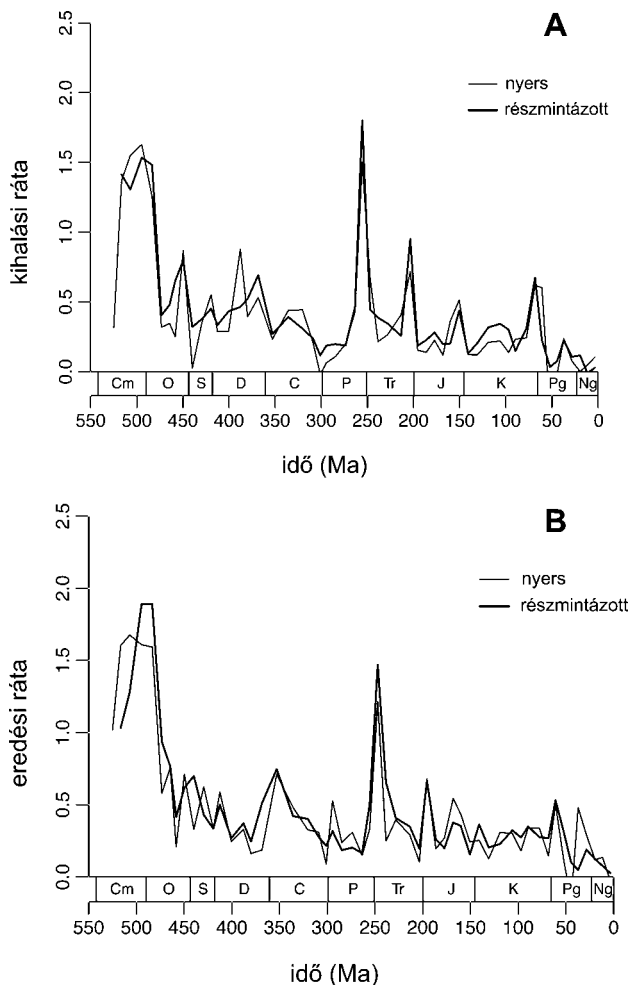
Tömeges kihalások

Bár a tömeges kihalások fogalma már régóta bekerült a köztudatba (RAUP & SEP Koski, J. 1982), azok diagnosztikája korántsem könnyű feladat. RAUP és SEP Koski, J. (1982) statisztikai kritériumainak megfelelően tömeges kihalá-

sokat azokhoz az időintervallumokhoz kötünk, melyekben a kihalási ráta szignifikánsan meghaladja a szomszédos időintervallumok alapján becsülhető értéket, függetlenül a diverzitás változásaitól.

Nem sokkal az első teljes fanerozoikumi diverzitásgörbe közlése után jelentek meg nyomtatásban az első, a PaleoDB adatait felhasználó taxonómiai ráta görbék is (ALROY 2008). A rátszámítási és mintavételi standardizálási módszerek fejlődésével azóta ezekből is újabb változatok készültek (ALROY 2014) (6. ábra). A kihalási (*extinction rate*) és eredési ráták (*origination rate*) az idő múlásával arányos csökkenése az analitikai paleobiológia egyik legmarkánsabb eredménye. A jelenség oka mindmáig nem teljesen tisztázott, de FINNEGAN et al. (2008) valószínűsítették, hogy a külső környezet zavaraival szembeni ellenállóképesség, azaz biológiai értelemben a rátermettség (*fitness*) az ismételt szelektív események során idővel emelkedett, és valószínűsíthető, hogy ez összefüggésben áll az ökoszisztémák stabilitásának hosszú távú növekedésével (ALROY 2008).

A kihalási események az egyes ökológiai, valamint



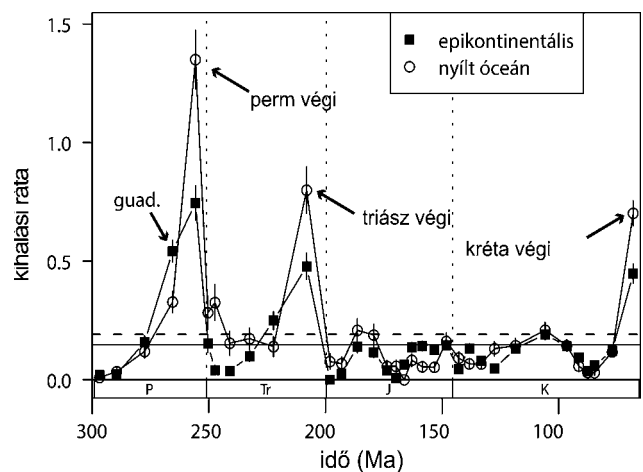
6. ábra. A tengeri gerinctelen nemzetségek kihalási és eredési rátái a fanerozoikumban, a PaleoDB 2014-ben elérhető adatai és hézagkitöltő ráta (gap-filler rate) számítása alapján, klasszikus ritkításos standardizálás után (Alroy 2014 nyomán)

Figure 6. Extinction and origination rates of Phanerozoic marine invertebrate genera, using gap-filler rates based on PaleoDB data in 2014, standardized using classical rarefaction (after ALROY 2014)

taxonómiai csoportokat nem azonos arányban érintették. Az így megfigyelhető hosszú távú, illetve egy konkrét eseményhez köthető szelektivitást az élőlények makroökológiai és makroevolúciós jellemzésére, illetve a tömeges kihalási események hatásmechanizmusának jobb megismerésére használhatjuk fel. PETERS (2008) hosszú távú kihalási szelektivitást figyelt meg a SEPKOSKI, J. (1984) által definiált paleozoikumi, illetve modern evolúciós faunák között: a paleozoikumi fauna elemeinek kihalási rátája szisztematikusan magasabb a modern faunához képest. Megerősítette továbbá az elképzelést, miszerint a korábbi csoport a karbonátos, a későbbi pedig a sziliklasztos aljzatot részesítette előnyben, és a fentihez hasonló összefüggést megfigyelte az eltérő üledékképződési környezetet preferáló csoportok között is.

Az adatbázis elemeit felhasználhatjuk az egyes tömeges kihalási események részletes tanulmányozására is, valamint biótára gyakorolt hatásai felmérésére is. MILLER & FOOTE (2009) azt mutatta ki, hogy az epikontinentális tengerek és a nyílt óceánok biótája eltérően reagál a súlyos környezeti zavarokra. Munkájuk rávilágított arra, hogy a nyílt óceáni környezet sérülékenyebb a tömeges kihalásokkal szemben (7. ábra), de a két környezet kihalási és eredési mintázatai között nincs lényeges különbség a háttérintervallumok során, leszámítva az eredési ráta nagyságát a jura utáni időintervallumban, amikor a nyílt óceáni környezet értékei minden időszakban magasabbak az epikontinentális tengerek hasonló értékeinél.

A kihalások földrajzi mintázatainak egyes taxonokra vagy ökológiai csoportokra gyakorolt szelektív hatásának felmérésével jobban megérthetjük azok hatásmechanizmusát és feltárhatjuk a kihalások okait és természetét. Az ilyen témájú tanulmányok minden nagyobb kihalási eseményről szolgáltatott új információt. Például FINNEGAN et al. (2012) az ordovicium végi kihalás klimatikus oka és szelektivitása mellett érveltek, CLAPHAM & PANE (2011) pedig a perm végi



7. ábra. Fanerozoikumi kihalások hatása a különböző környezetekben: a tömeges kihalási események jobban érintették a nyílt óceáni biótát, mint az epikontinentális tengerit (guad.: guadaloupien; MILLER & FOOTE 2009 nyomán)

Figure 7. Phanerozoic extinctions in different depositional environments: the effect of mass extinctions was selectively higher on open oceanic biota compared to that of epicontinental seas (guad.: Guadaloupien; after MILLER & FOOTE 2009)

krízisben a fiziológiai tényezők meghatározó szerepét hangsúlyozták, kimutatva, hogy a kihalás szelektíven érintette a gyenge puffereképességű élőlényeket.

A kihalások periodicitása

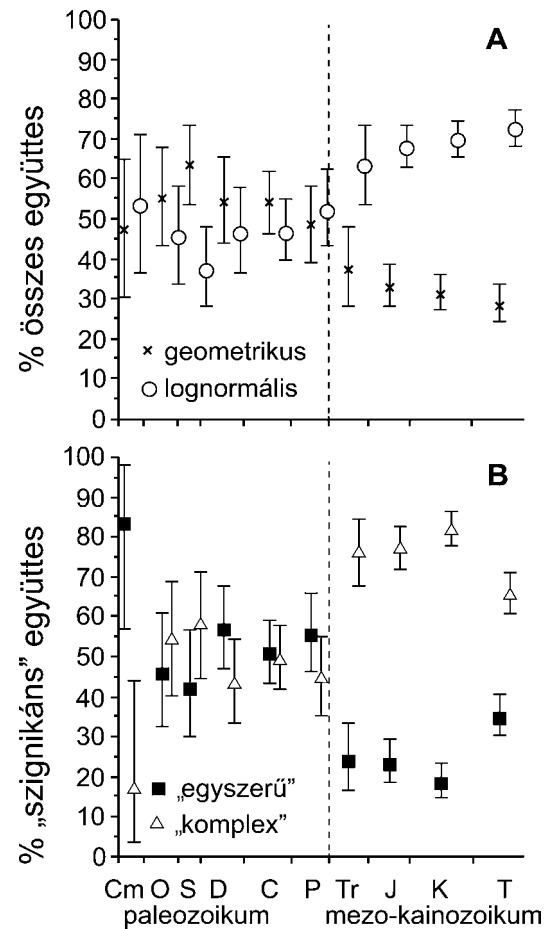
RAUP & SEPKOSKI, J. (1984) munkájának nyomán széles körben ismertté vált az az elmélet, mely szerint a kihalások szabályszerűen, periodikusan követik egymást a földtörténet során. Ez a hipotézis a 20. század egyik legforróbb paleontológiai vitáját váltotta ki, több más tudományterület (pl. a csillagászat és az elméleti ökológia) is felfigyelt erre az eredményre, és számos magyarázatot javasoltak a jelenség okaira és hatásmechanizmusára. A PaleoDB adatait felhasználva is született néhány tanulmány, amely igazolja ezt a feltevést (MELOTT & BAMBACH 2010, 2014), megközelítőleg 27 millió éves ciklikusságot javasolva. ALROY (2008) azonban mellett érvel, hogy az adatbázisból számított taxonómiai rátákban nincs jele autokorrelációnak, ami a mindennemű periodicitás meglétének alapfeltétele. Habár ez nem zárja a ki periodicitás valódiságát, valószínűbb az a magyarázat, hogy a látszólagos periodicitás mindössze fehér zaj, nem pedig biológiai természetű jel (J. ALROY szóbeli közlés).

Egyéb makroökológiai és makroevolúciós kérdések

Tisztán biológiai természetű probléma az egyes csoportok, a fajnál magasabb szintű taxonómiai egységek eredés utáni felemelkedésének és a kihalással végződő hanyatlásának dinamikája. FOOTE (2007) a PaleoDB adatait használta fel arra, hogy a nemzetségek, mint egységek megjelenését és eltűnését kutassa, és arra a következtetésre jutott, hogy függetlenül attól, hogy fajgazdagságot, földrajzi elterjedést vagy az előfordulások számát vizsgáljuk, a nemzetségek átlagos története szimmetrikus: azok felemelkedése (amíg történetük legmagasabb diverzitását és legszélesebb ökológiai elterjedésüket elérik) és hanyatlásuk ideje közel megegyező. A tanulmány rávilágít a paleozoikumi és a mezo–kainozoikumi nemzetségek közötti különbségekre.

Szintén a perm-triász határhoz kapcsolódó alapvető változásra utal WAGNER et al. (2006) munkája. A fosszilis közösséget felépítő taxonok, fajok relatív gyakoriságeloszlásainak (*relative abundance distribution* ([MAGURRAN 2004])) a perm végi kihalási eseményhez köthető hirtelen változása arra utal, hogy a mezo–kainozoikum együtteseiben sokkal gyakoribbak az ökológiailag komplex társulások, mint az azokat megelőző paleozoikumi együttesekben (8. ábra).

Szintén a PaleoDB nyújt lehetőséget az egyes csoportok környezeti meghatározottságának felmérésére. KIESSLING & KOCSIS (in press) tanulmánya a kőkorallak, a Scleractinia rend különböző szimbiotikus státuszú nemzetségeinek vízmélység, paleoszélesség, aljzatminőség és más környezeti paraméterek iránti preferenciáinak változásait vizsgálta. Eredményeik rávilágítanak arra, hogy a szimbiotákkal nem rendelkező formák valószínűleg a kréta időszak gyors, szabálytalan időközönkénti környezetváltozásainak hatásá-



8. ábra. A relatív taxongyakoriság eloszlástípusok arányának változása a fanerozoikum során. A „szignifikánsan komplex” együttesek dominálnak a perm végi kihalás után (WAGNER et al. 2006 nyomán)

Figure 8. Changes of relative taxon abundance distribution in the Phanerozoic. Significantly complex assemblages outweigh simpler ones since the end-Permian mass extinction (after WAGNER et al. 2006)

ra hódították meg a ma is megfigyelhető ökológiai területüket.

Az adatbázis adataiból szerkesztett idősorokat további, az abiotikus környezeti tényezőket becslő idősorokkal is össze lehet vetni. Kiváló példa erre CARDENAS & HARRIES (2010) munkája, akik a tengeri gerinctelen csoportok eredési rátáit a $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$, a $\delta^{34}\text{S}$ és egyéb geokémiai idősorokkal vetették össze. Eredményeik arra engednek következtetni, hogy a nemzetségek eredésének mértékére a kontinentális mállás és a foszfor biogeokémiai körforgása is hatást gyakorol.

A PaleoDB hazai vonatkozásai

E tanulmány utolsó szerzője révén 2007 óta Magyarország is egyike annak a jelenleg 26 országnak, amelynek kutatói tagjai a PaleoDB közösségének. Hazánkban a 20. század végéig az őslénytani leíró munkák jelentős mértékben magyar nyelven születtek és készülnek részben ma is. Ezeknek az irodalmi tételeknek a feldolgozása külföldi kollégáink számára komoly problémát jelent, így az adat-

bázis fejlődésének és hitelességének érdekében a magyar anyanyelvűek felelőssége a hazai adatok feltöltése. Hasonlóképpen a külföldi kollégák számára nehezen hozzáférhető magyar folyóiratok (bár azoknak egy része már angol nyelvű) feldolgozása is a hazai kutatók és őslénytani érdeklődésű hallgatók felelőssége. Az elmúlt hét évben Magyarországról BOSNAKOFF Marian, KOCSIS T. Ádám, KARÁDI Viktor és SÁGHI Kristóf végzett adatbeviteli munkát. A *Fossilworks* oldal szerint közös erőfeszítéssel összesen 17 716 előfordulás adatot és 3003 gyűjteményt rögzítettek az adatbázisban, ami pillanatnyilag az őslénytani rekord adatbázisban reprezentált részének összesen 1,5 illetve 1,8 százaléka.

Ugyan a Magyarországról származó ősmaradványok feldolgozottsága kiváló, az irodalmi tételek számottevő része mégsem alkalmas az adatbázisba való feltöltésre, mert a szerzők gyakran nem adták meg vagy csak nagy vonalakban említették a konkrét előfordulások helyét, és sokszor csak a taxonok rétegtani elterjedését publikálták. Mindemmel számos kiváló munka is közlésre került, amelyek tökéletesen megfelelnek az adatbázisba való feltöltés követelményeinek (GÉCZY & SZENTE 2006, VÖRÖS 2009). A hazai őslénytani rekord reprezentatív képét csak akkor tükrözhetné a PaleoDB, ha megtörténne a 20. század elejéig leírt anyagok újragyűjtése, revíziója és megfelelő részletességű adatokkal kiegészített publikálása. Erre azonban nem valószínű, hogy a közeljövőben sor kerül, így a megfelelő lépések megtétele nélkül az adatbázis hiányosságokkal terhelt marad.

Habár a magyarországi adatok bevitele már 2007-től megkezdődött, az aktív elemző munkára 2011-ig nem került sor. Wolfgang KIESSLING erlangeni professzor segítségével születtek meg az első magyar szerzőségű, a PaleoDB-t felhasználó eredmények, melyek az elmúlt három év adatelemző munkájáról adnak számot. Az első tanulmány a radiolaria csoport triász–jura diverzitástörténetét dolgozta fel, a triász–jura határon történt kihalási eseményre fókuszálva. Eredményeink adatelemzéssel támasztják alá a taxonómusok véleményét, mely szerint a csoport jelentős kihalást szenvedett el (9. ábra) a triász végi környezeti zavarnak köszönhetően

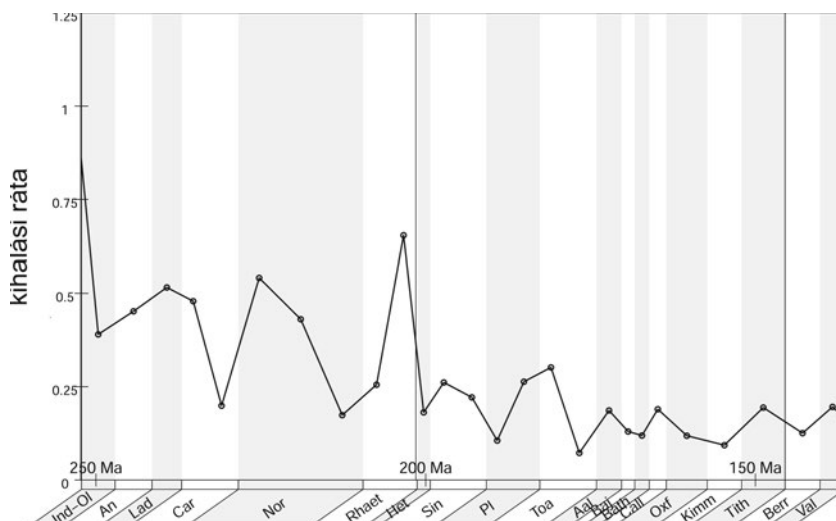
(KOCSIS et al. 2014). A második tanulmány témája a fotoszimbiontákat tartó és az azokat nem tartó kőkorallok környezeti meghatározottsága és diverzitástörténete. Igazolni lehetett a kréta időszakban lezajlott ökológiai átrendeződés szerepét, melynek során az utóbbi csoportba tartozó korallak elterjedtek a mélyebb, nem zátony jellegű, sziliciklasztos üledékképződési környezetekben (KIESSLING & KOCSIS in press).

Mivel az adatbázis, az elemzések módszertani arzenálja és a rekord feldolgozottsága is folyamatosan bővül, így az adatelemző munkákkal csak pillanatnyilag érvényes képet kaphatunk a múlt élővilágáról. A már megválaszolt kérdéseket időről időre újra fel lehet és kell tenni és a legfrissebb eszközökkel új, kifinomultabb válaszok adhatók. Az adatelemző munka előnyös oldala a klasszikus taxonómiai, rétegtani, illetve a földtörténeti kérdéseket más módon, pl. izotópgeokémiai módszerekkel közelítő munkákkal szemben a viszonylagos olcsósága. Mivel nem történik anyagvizsgálat, így a munka sem helyhez, sem időhöz nem kötött, a tudományos kérdések globális jellege miatt adódik a nemzetközi együttműködés lehetősége. A kutatásnak a számítástechnikai eszközök, az internet és a megfelelő szakirodalom elérési költségein kívül semmilyen más anyagi vonzata nincs, a hazai kutatás ezen a területen versenyképes lehet a nálunk sokkal bőségebb tudománytámogatási forrásokkal rendelkező országokéval.

Összefoglalás

A *Paleobiology Database* létrehozása és fejlesztése fontos előrelépés, valódi mérföldkő a kvantitatív őslénytani kutatásban. Az adattartalom bővülésének és a töretlen módszertani fejlődésnek köszönhetően a PaleoDB folyamatosan újabb és újabb eredményeket szolgáltat az élet történetéről. A számítástechnika fejlődésével a numerikus modellezés soha nem látott pontossággal és komplexitással képes a jelenlegi tudásunk alapján a paleontológust érdeklő kérdésekben a legvalószínűbb scenáriók kidolgozására, illetve egyes hipotézisek cáfolatára.

Ahhoz, hogy az adatbázis a lehető legjobban leképezze a már feltárt, begyűjtött és leírt ősmaradványanyag összességét,



9. ábra. A radiolaria csoport hézagkitöltő (*gap-filler*) kihalási rátái a triász–jura intervallumban. Figyelemre méltó a csoport jelentős érintettsége a triász végi kihalási eseményben (KOCSIS et al. 2014 nyomán)

Figure 9. Radiolarian gap-filler extinction rates in the Triassic–Jurassic interval. The group was severely affected by the end-Triassic extinction event (after Kocsis et al. 2014).

közös érdekünk a taxonómiai és előfordulási alapadatok megfelelő pontosságú és részletességű publikációja, hogy egyértelműen összeköthetőek legyenek a talált ősmaradványok az őket bezáró litosztatigráfiai egységgel, azok lelőhelyével és földtani korával. A publikált információ felhasználhatósága a PaleoDB-be való bevitellel megsokszorozódik, az adatok azok számára is elérhetővé válnak, akiknek nincs hozzáférésük az eredeti leíró munkákhoz.

Az információtechnológia fejlődésével minden okunk megvan azt feltételezni, hogy a PaleoDB alkalmazása a jövőben tovább fog bővülni. Az adatbázist felhasználó tanulmányok mellett az adatbázisba bevitt publikációk száma is növekszik, ennek megfelelően nő annak lefedettsége és véges időn belül telítődni fog. Az adatok automatizált regisztrációjára is történnek már kísérletek (PETERS et al. in press). Habár átfogó lefedettségről még korántsem beszélhetünk, már most is adott a lehetőség egyedi példányok regisztrációjára és mérési adatok feltöltésére is. Az adatbázis fejlődése új korszakot nyithat a taxonómiai munkák publikációjában, amely hosszú távon a központi szerepe és nyilvánossága miatt részben akár a folyóiratcikk alapú taxonómiai tanulmányok helyét is átveheti. Nincs kétségünk afelől, hogy a paleontológia több mint két évszázad során

gyűjtött ismereteit a 21. század elején a PaleoDB rendszerezzi a leghatékonyabban, és a földi élet történetéről a legpontosabb és leghitelesebb képet annak elemzésével kaphatjuk. Ösztönözni kívánjuk azt, hogy ebben a magyar kutatók is növekvő részt vállaljanak.

Köszönetnyilvánítás

Köszönjük SZTANÓ Orsolya biztatását ennek a magyar nyelvű összefoglaló tanulmánynak az elkészítésére. VÖRÖS Attila számos konstruktív gondolattal jobbította a kéziratot. Ez a munka nem jöhetett volna létre Wolfgang KIESSLING folyamatos támogatása és segítségével. Köszönetet mondunk továbbá a *Paleobiology Database* valamennyi adatbevitelőjének folyamatos munkájukért, különösképp BOSNAKOFF Mariannak, aki a szerzőkön kívül tovább gazdagította az adatbázist és folyamatos segítséget nyújtva támogatta a kézirat megszületését. Köszönet illeti továbbá BOTFALVAI Gábort, PÁL Ilonát és VINCZE Ildikót is, akik hozzájárultak a kézirat tisztázásához. Ez a tanulmány az MTA–MTM–ELTE Paleontológiai Kutatócsoport 206. publikációja.

Irodalom — References

- (1) <http://paleo.ku.edu/treatise2.html>
 - (2) <http://strata.geology.wisc.edu/jack/>
 - (3) <http://www.fossilrecord.net/>
 - (4) <http://fossilworks.org/bridge.pl?page=FAQ>
 - (5) <http://paleobiodb.org/>
 - (6) <http://paleobiodb.org/cgi-bin/bridge.pl?page=paleodbFAQ>
 - (7) <http://macrostrat.org/>
- ADRAIN, J. & WESTROP, S. R. 2000: An empirical assessment of taxic paleobiology. — *Science* **289**, 110–112.
- ALROY, J. 2008: Dynamics of origination and extinction in the marine fossil record. — *Proceedings of the National Academy of Science* **105**, 11536–11542.
- ALROY, J. 2009: Speciation and extinction in the fossil record of North American Mammals. — In: BUTLIN, R. K., BRIDLE, J. R. & SCHLUTER, D. (eds): *Speciation and Patterns of Diversity*. Cambridge University Press, New York, 301–323.
- ALROY, J. 2010a: Geographical, environmental and intrinsic biotic controls on Phanerozoic marine diversification. — *Palaeontology* **53**, 1211–1235.
- ALROY, J. 2010b: The shifting balance of diversity among major marine animal groups. — *Science* **329**, 1191–1194.
- ALROY, J. 2014: Accurate and precise estimates of origination and extinction rates. — *Paleobiology* **40**, 374–397.
- ALROY, J. & MARSHALL, C. R. 1998: A sampling-standardized analysis of Phanerozoic marine diversification and extinction. — <https://www.nceas.ucsb.edu/nceas-web/projects/98ALROY1-org/proposal.pdf>, 17 p.
- ALROY, J., MARSHALL, C. R., BAMBACH, R. K., BEZUSKO, K., FOOTE, M., FÜRSICH, F. T., HANSEN, T. A., HOLLAND, S. M., IVANY, L. C., JABLONSKI, D., JACOBS, D. K., JONES, D. C., KOSNIK, M. A., LIDGARD, S., LOW, S., MILLER, A. I., NOVACK-GOTTSHALL, P. M., OLSZEWSKI, T. D., PATZKOWSKY, M. E., RAUP, D. M., ROY, K., SEPKOSKI, J. J., SOMMERS, M. G., WAGNER, P. J. & WEBBER, A. 2001: Effects of sampling standardization on estimates of Phanerozoic marine diversification. — *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **98/11**, 6261–6266.
- ALROY, J., ABERHAN, M., BOTTIER, D. J., FOOTE, M., FÜRSICH, F. T., HARRIES, P. J., HENDY, A. J. W., HOLLAND, S. M., IVANY, L. C., KIESSLING, W., KOSNIK, M. A., MARSHALL, C. R., MCGOWAN, A. J., MILLER, A. I., OLSZEWSKI, T. D., PATZKOWSKY, M. E., PETERS, S. E., VILLIER, L., WAGNER, P. J., BONUSO, N., BORKOW, P. S., BRENNIS, B., CLAPHAM, M. E., FALL, L. M., FERGUSON, C. A., HANSON, V. L., KRUG, A. Z., LAYOU, K. M., LECKEY, E. H., NÜRNBERG, S., POWERS, C. M., SESSA, J. A., SIMPSON, C., TOMAŠOVÝCH, A. & VISAGGI, C. C. 2008: Phanerozoic trends in the global diversity of marine Invertebrates. — *Science* **321**, 97–100.
- BENSON, R. B. J. & BUTLER, R. J. 2011: Uncovering the diversification history of marine tetrapods: ecology influences the effect of geological sampling biases. — *Geological Society, London, Special Publications* **358**, 191–208.
- BENTON, M. J. 1993: *The Fossil Record 2*. — Chapman & Hall, London, 839 p.

- BENTON, M. J. 1999: The history of life: Large databases in paleontology. — In: HARPER, D. A. T. (ed.): *Numerical Palaeobiology (Computer-Based Modelling and Analysis of Fossils and their Distribution)*. Wiley, Chichester, 249–283.
- BENTON, M. J. & HARPER, D. A. T. 2009: *Introduction to Paleobiology and the Fossil Record*. — Wiley-Blackwell, Chichester, 592 p.
- CARDENAS, A. L. & HARRIES, P. J. 2010: Effect of nutrient availability on marine origination rates throughout the Phanerozoic eon. — *Nature Geoscience* **3**, 430–434.
- CLAPHAM, M. E. & PAYNE, J. L. 2011: Acidification, anoxia, and extinction: A multiple logistic regression analysis of extinction selectivity during the Middle and Late Permian. — *Geology* **39**, 1059–1062.
- DARWIN, C. 1859: *On the origin of species by means of natural selection*. — Murray, London, 502 p.
- DUNHILL, A. M., HANNISDAL, B. & BENTON, M. J. 2014: Disentangling rock record bias and common-cause from redundancy in the British fossil record. — *Nature Communications* **5**, Article number: 4818.
- FINNEGAN, S., PAYNE, J. L. & WANG, S. C. 2008: The Red Queen revisited: Reevaluating the age selectivity of Phanerozoic marine genus extinctions. — *Paleobiology* **34**, 318–341.
- FINNEGAN, S., HEIM, N. A., PETERS, S. E. & FISCHER, W. W. 2012: Climate change and the selective signature of the Late Ordovician mass extinction. — *Proceedings of the National Academy of Sciences* **109**, 6829–6834.
- FOOTE, M. 2007: Symmetric waxing and waning of marine invertebrate genera. — *Paleobiology* **33**, 517–529.
- GECZY, B. & SZENTE, I. 2006: Middle Toarcian Ammonitina from the Gerecse Mts, Hungary. — *Acta Geologica Hungarica* **49**, 223–252.
- GORNITZ, V. 2009: *Encyclopedia of Paleoclimatology and Ancient Environments*. — Encyclopedia of Earth Sciences Series. Springer Netherlands, Dordrecht, 1049 p.
- HARLAND, W. B., HOLLAND, C. H., HOUSE, M. R., HUGHES, N. F., REYNOLDS, A. B., RUDWICK, M. J. S., SATTERTHWAITHE, G. E., TARLO, L. B. H. & WILLEY, E. C. 1967: *The fossil record: a symposium with documentation*. — Geological Society of London, London, 828 p.
- KIESSLING, W. & KOCSIS, . T. (in press): Biodiversity dynamics and environmental occupancy of fossil azoocanthellate and zooxanthellate scleractinian corals. — *Paleobiology*.
- KOCSIS, . T., KIESSLING, W. & P LFY, J. 2014: Quantitative assessment of radiolarian turnover in the Late Triassic and Early Jurassic. — *Paleobiology* **40**, 625–639.
- MACARTHUR, R. & WILSON, E. O. 1963: An equilibrium theory of insular zoogeography. — *Evolution* **17**, 373–387.
- MAGURRAN, A. E. 2004: *Measuring Biological Diversity*. — Blackwell, Oxford, 264 p.
- MARX, F. G. & UHEN, M. D. 2010: Climate, critters, and Cetaceans: Cenozoic drivers of the evolution of modern Whales. — *Science* **327**, 993–996.
- MELOTT, A. L. & BAMBACH, R. K. 2010: Nemesis reconsidered. — *Monthly Notices of the Royal Astronomical Society: Letters* **407**, L99–L102.
- MELOTT, A. L. & BAMBACH, R. K. 2014: Analysis of periodicity of extinction using the 2012 geological timescale. — *Paleobiology* **40/2**, 177–196.
- MILLER, A. I. & FOOTE, M. 2009: Epicontinental seas versus open-ocean settings: The kinetics of mass extinction and origination. — *Science* **326**, 1106–1109.
- NEWELL, N. D. 1952: Periodicity in invertebrate evolution. — *Journal of Paleontology* **26**, 371–385.
- NEWELL, N. D. 1967: Revolutions in the history of life. — *Geological Society of America Special Paper* **89**, 63–91.
- PEARSON, M. R., BENSON, R. B. J., UPCHURCH, P., FR BISCH, J. & KAMMERER, C. F. 2013: Reconstructing the diversity of early terrestrial herbivorous tetrapods. — *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **372**, 42–49.
- PETERS, S. E. 2005: Geologic constraints on the macroevolutionary history of marine animals. — *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **102**, 12326–12331.
- PETERS, S. E. 2008: Environmental determinants of extinction selectivity in the fossil record. — *Nature* **454**, 626–629.
- PETERS, S. E. & FOOTE, M. 2002: Determinants of extinction in the fossil record. — *Nature* **416**, 420–424.
- PETERS, S. E. & HEIM, N. A. 2010: The geological completeness of paleontological sampling in North America. — *Paleobiology* **36**, 61–79.
- PETERS, S. E., ZHANG, C., LIVNY, M. & RE, C. (in press): A machine reading system for assembling synthetic paleontological databases. — *PLoS One*.
- PHILLIPS, J. A. 1860: *Life on the Earth, its origin and succession*. — Macmillan and Co., Cambridge, 224 p.
- RAUP, D. M. 1972: Taxonomic diversity during the Phanerozoic. — *Science* **177**, 1065–1071.
- RAUP, D. M. 1979a: Size of the Permo-Triassic Bottleneck and Its Evolutionary Implications. — *Science* **206**, 217–218.
- RAUP, D. M. 1979b: Biases in the fossil record of species and genera. — *Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History* **13**, 85–91.
- RAUP, D. M. & SEPKOSKI, J. J., Jr. 1982: Mass extinctions in the marine fossil record. — *Science* **215**, 1501–1503.
- RAUP, D. M. & SEPKOSKI, J. J., Jr. 1984: Periodicity of extinctions in the geologic past. — *Proceedings of the National Academy of Science* **81**, 801–805.
- SEPKOSKI, D. 2012: *Rereading the Fossil Record: The Growth of Paleobiology as an Evolutionary Discipline*. — The University of Chicago Press, Chicago and London, 432 p.
- SEPKOSKI, D. 2013: Towards “A Natural History of Data”: Evolving practices and epistemologies of data in Paleontology, 1800–2000. — *Journal of the History of Biology* **46/3**, 401–444.
- SEPKOSKI, D. & RUSE, M. 2009: *The paleobiological revolution: essays on the growth of modern paleontology*. — University of Chicago Press, 584 p.
- SEPKOSKI, J. J., Jr. 1981: A factor analytic description of the Phanerozoic marine fossil record. — *Paleobiology* **7**, 36–53.
- SEPKOSKI, J. J., Jr. 1982: A compendium of fossil marine families. — *Milwaukee Public Museum Contributions in Biology and Geology* **51**, 1–125.
- SEPKOSKI, J. J., Jr. 1984: A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity. III. Post-Paleozoic Families and Mass Extinctions. — *Paleobiology* **10**, 246–267.

- SEPKOSKI, J. J., Jr. 1992: A compendium of fossil marine animal families. — *Milwaukee Public Museum Contributions in Biology and Geology* **83**, 1–156.
- SEPKOSKI, J. J., Jr., JABLONSKI, D. & FOOTE, M. 2002: A compendium of fossil marine animal genera. — *Bulletins of American Paleontology* **63**, 1–560.
- SIMPSON, G. G. 1944: *Tempo and mode in evolution*. — Columbia University Press, 217 p.
- SMITH, A. B. & MCGOWAN, A. J. 2008: Temporal patterns of barren intervals in the Phanerozoic. — *Paleobiology* **34**, 155–161.
- SMITH, A. B., LLOYD, G. T. & MCGOWAN, A. J. 2012: Phanerozoic marine diversity: rock record modelling provides an independent test of large-scale trends. — *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **279**, 4489–4495.
- VALENTINE, J. W. 1969: Patterns of taxonomic and ecological structure of the shelf benthos during Phanerozoic time. — *Palaeontology* **12/4**, 684–709.
- VÖRÖS, A. 2009: The Pliensbachian brachiopods of the Bakony Mountains (Hungary). — *Geologica Hungarica series Palaeontologica* **58**, 296i
- WAGNER, P. J., KOSNIK, M. A. & LIDGARD, S. 2006: Abundance distributions imply elevated complexity of Post-Paleozoic marine Ecosystems. — *Science* **314**, 1289–1292.
- WAGNER, P. J., ABERHAN, M., HENDY, A. J. W. & KIESSLING, W. 2007: The effects of taxonomic standardization on sampling-standardized estimates of historical diversity. — *Proceedings of the Royal Society B* **274**, 439–444.
- WALL, P. D., IVANY, L. C. & WILKINSON, B. H. 2009: Revisiting RAUP: exploring the influence of outcrop area on diversity in light of modern sample-standardization techniques. — *Paleobiology* **35**, 146–167.
- Kézirat beérkezett: 2014. 12. 01.

