

Tanulmány

MADÁREREDET ÉS -EVOLÚCIÓ ÚJ SZEMSZÖGBŐL NÉZVE

Kessler Jenő

paleoornitológus
kessler_jeno@yahoo.com

Bevezetés

Az első mezozoikumi ősmadarilet felfedezése óta lezajlott tudományos viták a mai napig sem tisztázták a madarak evolúciójának folyamatát és még kevésbé az aktív repülőképesség megszerzését.

Számtalan magyarázat, feltevés született eme kérdések megválaszolásának érdekében, de gyakorlatilag nem sikerült előrelépni. Az új fossziliák felfedezése növelte ugyan a vizsgálható anyagok számát és tisztázott bizonyos kérdéseket (például a toll megjelenése más hullócsoporthoz, egyes, csak madaraknak tulajdonított, vázjellegek felfedezése a teropodák bizonyos típusainál s egyebek), de az alapvető problémákra nem adott választ. Továbbra is vita folyik a madarak megjelenésének idejéről, a hullócsoporthoz, amelyből származtathatók, a szárny kialakulásának folyamatáról, a tollak szerepéről, az aktív repüléshez vezető útról stb. A számos hipotézisből egy sem tudott valamennyi felsorolt kérdésre érdemi és elfogadható választ adni. Ezt a helyzetet próbálom meg körüljárni ebben a dolgozatban.

Mit tudunk, és mit nem?

A madáröslénytanak a madáreredettel foglalkozó 1861 és 2009 közti időszakát áttekintve megállapítható, hogy biztosra vehetőek a következők:

A madarak a hullóktól származtathatók, az *Archaeosauria* típusú őshüllők ma még nem pontosan ismert/azonosított csoportjából.

A madárelőd már a triász végéig s legkésőbb a kora juráig meg kellett jelenjen, mivel a primitívebb típusok későbből már nem ismertek, és ahhoz, hogy a legelső krétában már a valódi madarak is jelen lehessenek.

A madárfejlődés későbbi szakaszait már ismerve, kistermetű, biped, tojásokkal szaporodó, állati vagy vegyes eredetű eledellel táplálkozó, hőszigetelő szaruképletekkel fedett testű típus jöhet csak számításba.

A járás feladata alól felszabadult mellső végtag és függesztő öve már más jellegű tevékenységre specializálódhatott (táplálékszerzés, védekezés, kapaszkodás stb.).

A madárfejlődés során nem egyetlen fejlődési vonal alakult ki, hanem – csak a ma ismert típusok alapján is – több eltérő válto-

zat, amelyek számos okból kifolyólag sem származtathatók egymásból.

A harmadidőszakot csak a ma is élő valódi madarak élték meg, és fejlődtek tovább. A másik két ismert fejlődési vonal (*Archaeornithes* és *Enantiornithes*) a kréta végéig kihalt.

Mivel a mezozoikumból ismert fossziliák csak csont- és tojásmaradványok, illetve tolllenyomatok formájában ismertek, zsigereik és DNS-ük örökre elveszett a kutathatóság szempontjából. Ismert és meghatározott fajaik száma a feltételezhetően éltekéhez viszonyítva elenyésző, jellegeikre csak a mai madarak vizsgálata alapján tudunk visszakövetkeztetni. Ezek viszont csak az *Ornithurae*-kra vonatkozóan érvényesek visszamenőleg is, míg a többi fejlődési vonal esetében már kérdések.

A repülés tekintetében az egész állatvilágra érvényes megállapítás az, hogy míg az aktívan repülők képesek siklórepülésre is, fordítva ezt még nem sikerült kimutatni. Ennek oka az, hogy az aktív repüléshez elengedhetetlen mind a megfelelő repülőszervezet (szárny, patagium), mind a felhajtóerő biztosításához szükséges „motor” (repülőizomzat) egységes jelenléte és működőképessége. A passzívan repülő típusok esetében az utóbbi feltétel nem teljesítődik, és mivel ez olyan szerkezeti jellegeket követel meg, amelyek a siklórepülés bármiféle gyakorlásakor sem fejlődnek ki (legalábbis nincs példa rá az élővilágban, anélkül inkább a továbbspecializálódásra), az átérés az aktív repülésre bizonyíthatatlan.

A ma élő madarak jól vizsgálható jellegei is azt bizonyítják, hogy a fejlődés az aljatról nehezebben felemelkedő, kevésbé pneumatizált csontozatú, fészekhagyó (s főleg talajon, vízi növényeken költő) típusoktól, a virtuóz módon repülő, könnyű csontú és testű, fészeklakó fiókákat nevelő (s főleg nehezen

hozzáférhető helyeken – fák, szikla és faüregekben – fészkelő) és rendkívül változatos táplálékra specializálódó típusok felé haladt.

S végül megjegyzendő, hogy az ismert madárfejlődési elképzelésekhez hasonlóan, minden új hipotézis mindaddig bizonyíthatatlan és csupán elméleti jelentőségű marad, amíg a késő triászból vagy a kora jurából felszínre nem kerülnek olyan fosszilis maradványok, amelyek minden kétséget kizárólag eldöntik majd a kérdést.

Továbbra is vitatottak maradnak a következő problémák:

- Az állandó testhőmérséklet kialakulásának ideje és folyamata.
- A tollazat elsődleges funkciója (hőszabályozás, költés, ivari jelleg, repülés?).
- A szárny szerkezet kialakulásának kiváltó okai és folyamata.
- A röpképtelenség elsődleges vagy másodlagos jellege, a már kihalt, illetve a ma is élő úszó- és futómadaraknál.
- A *Sauriurae* és az *Ornithurae* fejlődési vonalak, valamint a madarak és a dinoszauruszok feltételezett rokonsági kapcsolatai.

Milyen magyarázatokkal szolgálnak az ismert madáreredet-elméletek?

Az *Archaeopteryx*-példányok XIX. századi felfedezése meghatározta a madáreredet kutatásának irányát is. A mai madarakra tollazatukban és külalakjukban nagyon hasonlító, láb- és kezujjaikon karmokkal ellátott fossziliák sugallták az aktívan repülő, fán élő, karmokat kapaszkodásra használó ősmadárkép elfogadtatását. De már a kezdetektől felmerültek más elképzelések is (Williston, 1879; Nopcsa, 1923; majd Ostrom, 1986; és mások), amelyek különböző érvekkel próbálták meg bizonyítani a talajon futó, mellső végtagjait szárnyszerűen mozgó, biped madárós léte-

zését. Mivel ez utóbbi elképzelés összekötődött a madarak dinoszauruszoktól való származásával, manapság széles körben elterjedt ez a felfogás.

Ennek ellenére a kutatók többsége a mai napig egy fára kapaszkodó, majd onnan kiterjesztett szárnyakkal leugró, és siklórepülésben elvitorlázó madáróst képzel el. Természetesen több variációban (fejjel felfele, illetve lefele kapaszkodó, kúszó típusokat feltételező hipotézisek formájában). Ebből a kezdeti siklórepülésből vezetve le azután az aktív repülésre való átállást. A témában könyvtárnyi szakirodalom született, de a kérdést a mai napig sem sikerült meggyőzően lezárni.

Ennek oka, hogy ezek a hipotézisek számos evolúciós törvényszerűséget nem vesznek figyelembe. Egyik ilyen, hogy a folyamatos átmenet egyik generációról a másikra csak sikeres variánsok sorozatain keresztül lehet végbe. Az adott környezeti viszonyok közé nem tökéletesen beilleszkedő egyedeknek már a túlélési (nemhogy szaporodási) lehetőségei is teljességgel bizonytalanok, esélytelenek. Ezért azután a hipotézisek által sugallt fokozatos szárnyfejlesztgetések, aktív repülési próbálgatások stb. csak elméletileg lehetségesek. Így például a futás, ugrálás révén szárnyra kapó madárós esetében a hipotézis szorgalmazói nem veszik figyelembe, hogy csupán a mellső végtag emelő és lecsapó mozgata révén nem lehet elegendően fejlett repülőizomzatot kialakítani. A fejlett láb- és medenceizomzattal rendelkező, és így elég súlyos test levegőbe emeléséhez még tökéletesen kialakult szárnyszerkezet és repülőizomzat megléte esetén is súlykorlátok léteznek. A legsúlyosabb mai repülőmadár-fajok egyedei sem haladják meg a húsz-huszonöt kilónyi testsúlyt. Márpedig a nyílt területen futással edelt szerző, illetve menekülő egyednek csak

nagyobb termet és hosszú, erős lábak birtokában van túlélési esélye. Ebből a típusból saját maga veszélyeztetése nélkül nem alakulhat ki még gyengén repülő típus sem. Fordítva viszont igen (például a tinamú, vagy a már kihalt, röpképtelen, de szárnyakkal bíró fajok esetében). Még a kisebb termetű madár számára is előnyösebb a futás, bujkálás a magas fűben vagy bozótban, mint a védő környezetből való felröpködés. A bizonyítottan eredményes gyors futás repülésre való felcserélése csak még gyorsabb mozgás elnyerésével lehetne hasznos. Ez egyből nem alakulhat ki, máskepp viszont előnytelen. De a fák törzsén fejjel lefele történő ereszkedésből illetve elrugaskodásból kiinduló siklórepülés (Palm, 1997) sem lehet túl eredményes menekülési mód. Csak kellő magasságból tud az állat megfelelő távolságra jutni, és akárcsak más vitorlázó repülési módnál, a nem kellően nyitott, illetve csapkodó szárny egyensúlyvesztéssel és lezuhanással járhat. Az aktívan repülő állatok képesek siklórepülésre is, s mivel korrekciós lehetőséggel rendelkeznek, nem igen kerülnek ilyen veszélyhelyzetbe.

Az ismert elméletek, hipotézisek nem adnak választ arra a kérdésre sem, hogy a szárny megfelelő mozgatásához okvetlenül szükséges repülőizomzat és a számára elegendő méretű eredési felületet biztosító széles, tarajos mellcsont milyen folyamatban, milyen tényezők hatására alakult ki, illetve került nyerőhelyzetbe, a keskeny mellcsontú és aránylag gyengén fejlett mellizomzatú elődökkel szemben?

Az aktív repülőképeség gyakran hangoztatott bizonyítékaként van emlegetve az *Archaeopteryx* aszimmetrikus vitorlájú evezőtollainak léte is. Ezek valós voltát csak hamisítás vádjával lehet tagadni (lásd Fred Hoyle és Chandra Wicramasinge [1986] sokat vitatott

cikkét). De erre nincs is szükség, mivel a vitorla aszimmetrikussága önmagában még nem bizonyítja az aktív repülés képességét. Az egymást fedő és közösen egy zárt lemezfelületet képező evezőtollak a siklórepüléshez is elengedhetetlenek. Az a tény, hogy a tollvitorlának a másik toll alá kerülő része keskenyebb a felszínre kerülőnél, csak egy anyagtakarékosági módozat (a tetőcserépnél, illetve palánál, zsindeynél is keskenyebb a fedett rész, mint a fedetlen). E forma jelentősége az aktívan repülő madarak esetében másképpen is megmutatkozik. A szárny felemelésének ideje alatt a tengelyük mentén elforduló evezőtollak átengedik maguk közt a levegőt, s a szárny lecsapásakor visszatérve eredeti helyzetükbe, újra zárt lemezt alkotnak. Az elfordulást inak biztosítják. A singcsont esetében a külső élen elhelyezkedő II. rendű evezőtollak megtapadására jellegzetes csontszemölcsök alakultak ki. Ezek hiányoznak a gyíkfarkú (*Sauriurae*) madarak két ismert csoportjánál, de a futómadaraknál és a pingvineknél is, valamint igen ritkán az olyan aktívan repülőknél is, amelyek rendkívül keskeny szárnyakkal rendelkeznek (például sarlósfecskék).

Volt más út is?

Figyelembe véve azt a kétségbesenki által sem vont tény, hogy már a jura–kréta határán és azután a kréta végéig mind a négy csoport képviselői (a gyíkfarkúak két csoportja és a valódi madarak, valamint a tollas/tollatlan *teropodák* is) egyidejűleg jelen vannak, bátran kijelenthetjük, hogy ebben az időszakban már párhuzamos fejlődési vonalakról van szó. Mivel a megelőző időkből fossziliákkal nem bizonyítható közös eredetük, ezt a leszármazást elfogadhatjuk vagy elvethetjük, de semmiképpen sem tekinthetjük biztos kiindulópontnak.

A valódi madarak a legelső krétától a mai napig éltek/élnek a Földön, és szárnyszerkezetükben egy jellegzetes, összenőtt kézközépcsontos szerkezettel rendelkeznek, valamint farkcsonttal, tipikus madármedencével és hátsó végtagokkal bírnak. A legrégebbi ismert maradványaik csonttanilag alig különböznek (a taxonómiai eltérésnek megfelelő határok között) a mai fajokétól, amiből feltételezhető, hogy egyéb jellegeik is hasonlóak lehettek.

Figyelembe kell venni azt a tényt is, hogy a madarak egy sor olyan morfológiai, anatómiai, élettani, etológiai stb. tulajdonsággal bírnak, amelyeknek a létéről semmiféle információval nem rendelkezünk, ha a madarak a késő jégkorszak jellemző állataival (mamut, barlangi medve, barlangi oroszlán, gyapjas orrszarvú stb.) együtt kb. tíz-tizenötezer éve teljesen kipusztultak volna. Arról nem is beszélve, hogy ha ez még előbb történt volna meg, és már csak teljesen mineralizálódott csontmaradványok állnának a rendelkezésünkre. Tudnánk-e valamit is a madártüdő szerkezetéről? Az alsó gégefőről, a begyről, a zúzáról, a Fabricius-féle mirigyéről, a tojás felépítéséről, s a madarak rendkívül változatos viselkedésmódjáról, ökológiájáról.

Mint tudjuk, a legrégebbi *Ornithurae*-maradványokat már a jura–kréta határról, a legelső krétából ismerjük (a *Gansus*-, *Ambioritus*-, *Apatornis*-, *Enaliornis*-, *Eurolimnornis*-, *Palaeocursornis*- stb., és a problematikus *Chaoangia*-, *Patagopteryx*-maradványokat) (Feduccia, 1999; Kessler, 2009; Kurochkin, 1995, 2006). Jellemző, hogy Európán át Közép- és Kelet-Ázsiáig, Észak- és Dél-Amerikáig el voltak már terjedve ebben az időben. Vannak közöttük csökevényes szárnyú vízimadarak, vízparti röpképes fajok, sőt, feltehetően futómadár is. Közös bennük, hogy csonttanilag már a valódi madarakhoz tartoznak (az ismert

szárnymaradványok is ezt igazolják), nagymértékben eltérve a *Sauriurae*-csoportoknál ismert jellegektől. Ha viszont egy ilyen korai szakaszban már ennyire homogén jellegekkel bírnak, de ugyanakkor már ilyen mértékben specializálódtak a különböző ökológiai viszonyokhoz (sőt már redukált szárnyak is megjelennek), akkor ezt csak egy jóval korábbi kialakulással lehet magyarázni (a felső triásztól a középső juráig terjedően). Ez a megállapítás viszont kizárja, hogy a tőlük számos jellegben (elsősorban végtagszerkezetben) eltérő *Sauriurae* vagy *Theropoda* kortársaiktól származtathatnánk őket.

Feltevésünk azon alapul, hogy ismerve a kiindulópontot (lásd a szinte minden szakember által elfogadott *Archosauria* ős létét), valamint a végeredményt (a valódi madarak megjelenését), és a két pont közti időintervallumot (ötven-hetvenmillió év), bőven volt idő és lehetőség a madárjelleg kialakulásához, a szinte egész Földön való elterjedéshez és specializálódáshoz (még bizonyos jellegek – pl. a szárny – elcsökevényesedéséhez is).

A problémát „csupán” az őslénytani bizonyítékoknak a fenti időszámból való teljes hiánya okozza. Csak spekulatív úton lehet áthidalni ezt a szakadékot, kiindulva a hipotetikus ős jellegeiből, eljutva a valódi madarakig. Ehhez fel kell tenni négy kérdést, amelyekre csak részben tudunk felelni, illetve a feleleteket is csak részben vagy sehogy sem tudjuk közvetlen leletekkel bizonyítani: **mikor, hol, miért és hogyan** alakult ki a madárvilág?

1. A mikor-ra az alsó és középső jura lehet a válasz. Erre vonatkozóan csak közvetett bizonyítékokkal rendelkezünk, de figyelembe kell venni a Pangea, illetve majd a Gondwana feldarabolódásának idejét is:

– tudjuk, hogy az *Archosauria* hiüllők a triászban és legkésőbb az alsó jura végéig éltek;

– tudjuk, hogy a valódi madarak már a legalsó krétában maihoz hasonló jellegekkel rendelkeztek;

– tudjuk, hogy a *Hesperornisok* specializálódása és a szárny elcsökevényesedése már a jurában végbe kellett menjen.

Mindebből az is következik, hogy a madárrá válás legfontosabb állomásait a jura első és középső harmadában lehet elhelyezni, de figyelembe kell venni, hogy tekintettel egyes fajok feltételezhető elsődleges röpképtelenségére, kialakulásuk és diversifikálódásuk még a Pangea teljes feldarabolása előtt meg kellett történnjen. A szakirodalomban erre a kérdésre csak részfeleleteket kapunk (Feduccia, 1980, 1999).

2. A hol-ra a leletek hiányában nem lehet érdemben válaszolni. Ez csak azzal magyarázható, hogy egyrészt a kialakulás helye nem lehetett túlságosan kiterjedt terület (s feltehetően az őskontinens parti részein kellett lennie, ahol megfelelő növényzet, víz és élelem állt rendelkezésre), másrészt, hogy a kéregmozgások, transzgressziók, vulkanikus tevékenységek stb. nyomán ez a terület, illetve a még aránylag ritka madárvilág által meghódított új területek leletanyaga vagy megsemmisült, vagy a mai napig feltárhatatlanná vált. Ezt elősegíthette, ha a különböző életterekhez alkalmazkodó és kialakuló típusok fosszilizálódásra kevésbé megfelelő tafonómiai jellegzetességekkel bíró környezetben pusztultak el.

Ha fenn is maradtak ilyen maradványok, azok az illető terület többi fosszilis maradványaival együtt valószínűleg hozzáférhetetlenné váltak a kéregmozgások vagy a különböző eredetű üledékek ráakódása következtében.

Emellett az ősmadár-populációk még feltehetően alacsony egyedszáma is hozzájárulhatott a leletek hiányához és ismeretlenségben maradásához.

3. A miért-re a gyíkyszerű, biped *Archosauria*-ős fogó, kapaszkodó és más funkciókat ellátó mellső végtagjainak fokozatosan szárnyakká való átalakulása adhat választ. Talán ez a legkényesebb kérdés. Meg kell találni ugyanis azt a környezetet, azt az életmódot, amely létrehozta, hogy a hiüllőszerű ősből madárszerű lény váljon (a kis termetű, könnyű csontozatú, fürge, két lábon járó és szabad mellső végtagjait fogásra, kapaszkodásra használó, hosszúfarkú, megnyúlt állkapcsú, pikkelyekkel fedett, változó testhőmérsékletű *hiüllőből* fogásra és kapaszkodásra már alkalmatlan, szárnyyszerű mellső végtagú, csökevényes farkcsontú, tollakkal borított, és igen változatos csőr típusokkal rendelkező, melegvérű *madár*).

Erre már sok hipotézis, elmélet, elképzelés született, de a kérdéseket egyik sem tudta elfogadhatóan megválaszolni, s ez azt mutatja, hogy eddig valószínűleg nem a megfelelő úton jártak.

Ha ezektől eltérő, új felfogásban próbáljuk meg rekonstruálni a folyamatot, amelyben a hiüllőből madár válik, akkor a következő észrevételekre/következtetésekre jutunk:

a.) az egész folyamat kiváltó oka az lehet, hogy a járás funkciója alól már felszabadult mellső végtagok szerepe fokozatosan megváltozott. Elvesztették fogó, kapaszkodó, védő/támadó funkcióikat, és kizárólag az új élettérben való mozgás szolgálatába álltak. Ez természetesen jelentős szerkezetátalakulással is járt, és ennek az eredménye a levegőben vagy vízben végzendő evezőmozgás létrehozására alkalmas szárnyak létrejötte.

A gyíkfarkú madaraknál az eredeti funkciók nem szűnnek meg teljesen (és így a szárny sem alakul át kizárólagosan a mozgás szolgálatába álló szervvé), míg

számos teropodánál a funkciók elvesztése a mellső végtagok elcsökevényesedésével járt.

b.) A megváltozott szerkezetű mellső végtag már nem képes ellátni addigi funkcióit. Ezeket a valódi madaraknál a csőr veszi át, amelynek igen nagy változatossága alakul ki már a krétában. A nyak mozgékonyágának megnövekedését a valódi madarakra jellemző heterocoel típusú csigolyák révén érték el.

Ezzel szemben, a fogó és kapaszkodó funkciókat megtartó, karmos és különálló ujjakkal rendelkező *Sauriurae* típusnál a csőr jellege és a csigolyák típusa a késő krétai fajokig sem módosul jelentősen!

c.) Az erőteljes evező mozgásokat végző szárny kialakulása megkövetelte a háttájk megcsilárdulását is, a támaszkodás biztosítása céljából. Ez a hátszigolyák csontoszlopokkal való összekötése révén jön létre.

Ez sem jellemző a *Sauriurae* típusra, de általános jellegű az *Ornithurae*-knál.

d.) A mellkas felépítése hasonló a krokodiléhoz és több más, már nem *Archosauria* hiüllőcsoportéhoz, de eltér a *dinosauriaknál* és a gyíkfarkú madaraknál tapasztalhatóktól. Az viszont jelzés értékű, hogy ez utóbbi két típusú mennyire hasonlít az emlős mellkas felépítésére. A valódi madarak, illetve a dinoszauruszok és a gyíkfarkú madarak bordáinak jellege, és ennek következtében légzésük mechanizmusa is jelentősen eltér egymástól. Ebből akár a tüdőszerkezet különbözőségére is lehet következtetni.

e.) A pusztán hátsó/alsó végtagok révén való járás egy szilárd medence kialakulását követelte meg. A madaraknál ez a hiüllő-medencéhez viszonyítva a medencecsont-

tok összenövését jelenti az ágyékcsigolyával és a keresztcsonttal. Így alakul ki a madármedence (*symacrurum*). A kemény héjú tojások lerakásának feltétele viszont a ventrálisan nyitott medence, amelynél hiányzik a szeméremcsontok közti kapcsolat. Jellemző az is, hogy madármedencéhez némileg hasonlító típussal nem a teropodáknál és a gyíkfarkú ősmadaraknál, hanem a dinoszauruszok másik ágánál (*Ornithischia*) találkozhatunk.

f.) A gerinc farktájéka, elvesztve támasztó, egyensúlyozó, illetve kormányzó funkcióját, visszafejlődött (lásd ugyanezt a jelenséget a békák, fókák, illetve fejlettebb *Pterosauruskok* és denevérek esetében is), és farkcsontot hoz létre a már csupán kormánytollakból álló fark számára (amely el tudja látni az előbbi feladatokat is, de jelentős testsúlycsökkenéssel is jár).

g.) A mellcsont és a vállöv biztosítja a mellső végtagokat mozgató izomzat megfelelő kiterjedésű eredési/tapadási felületét (a mellcsont taraja is ezt hivatott megnövelni). A vállövben a fő szerep a hollócsőr-csontra hárul, amely összeköti a mellcsontot mind a másik két övcsonntal, mind a felkarcsonttal. A lapockák szerepe csökken, és a bordákon feküdvé támasztékként szolgálnak a mellső végtagok mozgásához, míg az összenőtt kulcscsontok (*furcula*= villacsont) ennek a mozgásnak a szinkronizmusát teszik lehetővé. Ez utóbbi azonban több más hüüllőcsoportnál is előfordul (a *teropodákon* és a *Sauriurae*-kon kívül a hidasgyíknál is).

h.) A mellső végtag egyetlen, minden irányban mozgatható ízületét, a vállízület képezi. A másik két mellsővégtag-ízület (könyök és csukló) olyan módon változik a fogó/kapaszkodó végtaghoz képest,

hogy csak egy síkban való mozgást tesznek lehetővé. Ennek következtében mind a könyök, mind a csukló csak a hajlítást és a kiegyenesedést képes végrehajtani, ezeket is csak korlátozott mértékben. A legmélyrehatóbb változás a kéz szerkezetében jön létre. A kéztőcsontok közül csak kettő marad meg önállóan, és szerepük az egy síkban való elmozdulás korlátozósa. A többi összeolvad a három kézközépcsont proximális epifizisével, és egy jellegzetes ízületi vápát hoznak létre. A három kézközépcsontból kettő disztálisan is összenő. Előző tanulmányomban (Kessler, 2009) már jeleztem, hogy embriológiai kutatásokkal bizonyították a többi hüüllő (így a dinoszauruszok), illetve a madarak eltérő ujszerkezetének kialakulását. Az ujjak végén már nem találunk karomcsontokat, ezek csak embrionális állapotban, illetve a sokat hivatkozott hoacin- (*Opisthocomus hoazin*) fiókáknál jelennek meg atavisztikusan (a felnőtt madárnál már leesnek).

i.) A biped dinoszauruszokhoz viszonyítva a szintén hátsó lábakon és ujjon járó madarak hátsó végtagja aránylag kevés különbséget mutat. Ez a hasonló járásmód következtében kialakult jellegként fogható fel. A különbségek a térdízület szerkezetében, illetve a lábszár és a csüd felépítésében érhetők tetten. A szárkapocscsont szerepe nagyban lecsökken, a lábtőcsontok meg részben a sípcsonttal, részben a lábközépcsonttal összenöve jellegzetes ízületeket hoznak létre.

j.) A zsigerek ősi állapotáról csak sejtéseink lehetnek, mivel ezek a mezozoikummi, sőt a későbbi leleteknél sem fosszilizálódtak. A hüüllőjellegekhez képest a főbb változások elsősorban a tüdőszervezet, illetve a

légzési mechanizmus, a baloldali aortaív és a jobboldali petefészek és petevezeték elsovadása, valamint a szemszerkezet és a belső fülben a lagena (bár még nem alkot csigát) fejlettsége, az anyagcsere felgyorsulása, a melegvérűség stabilizálódása terén mutatható ki. A hüüllőkhöz képest általában jelentősen csökken – ritka kivételekkel – a legtöbb érzékszerv szerepe (bőrérzékés, szaglás, ízlelés), viszont a látás és hallás igen fejletté válik.

A fentiekből látható, hogy az *Ornithurae* típus esetében a mellső végtagok átalakulása teljes. A mellső végtagok valamennyi előző funkciójukat elvesztik, és kizárólag a mozgás szolgálatába állnak. Az elvesztett funkciókat a csőr veszi át, és ennek következtében mind a csőr alakja (s ennek számos változata), mind a nyak mobilitása megváltozik.

A szárnyaknak a helyváltoztatásban betöltött funkcióhoz való alkalmazkodása nemcsak a végtag, de a törzs és a fark jelentős átalakulásával is jár.

A *Sauriurae* típus esetében a mellső végtagok csak kis részben veszítik el eredeti funkcióikat. Ezért a csőr és nyak sem módosul jelentős mértékben. A törzs és jórészt a fark jellegeinek megmaradása pedig azt mutatja, hogy esetükben nem következett be jelentős életmódváltozás.

4. A hogyan kérdésre annak a taglalása révén sikerül választ adni, hogy milyen közegeben és milyen mozgásforma révén juthatott el a madár az aktív repülésre alkalmas szárnyakhoz és az új mozgásformát kiszolgáló testfelépítéshez. Bonyolultnak tűnő fejlődési folyamat, úgy, hogy közben az egymást váltó generációk életképessége se csökkenjen! Ugyanis az evolúció nem „dolgozik” félkész „termékekkel”! Minden élőlény, amely képes megélni életerében és szaporodva továbbad-

ni tulajdonságait, a maga nemében tökéletes és kész állapotban van! Csak a környezeti viszonyok drasztikus változása kényszerítheti ki elmenekülését vagy kipusztulását. Tehát, a kezdeti állapot jelleget viselő élőlény (*archosauria* hüüllő) és a végeredmény (valódi madár) nemcsak önmagukban tökéletesek, de minden generáció, amely kettőjük közt helyet foglal, úgyszintén az volt! Valamennyi morfológiai különbség, amelyet eddig láthattunk, úgy alakult ki, hogy viselőjük eközben teljes értékű része volt az élővilágnak. Nem csupán ideiglenes, átmeneti alakokat képeztek!

Mivel az eddigiekből jól kivehetően az következtethető ki, hogy a fent leírt változások és módosulások forrása, indoka a mellső végtagok funkcióváltása, meg kell keresni azt az új közeget és a benne való új szerepvállalást, amely egyrészt biztosította az evolúciós vonal fennmaradását, másrészt elvezetett a leírt változásokhoz.

Az eddigi eredménytelen hipotézis-próbálkozások oka szerintünk az, hogy ezt a módosulást szerzőik kizárólag a repülésre való átállásban vélték megtalálni. Jórészt az *Archaeopteryx* felfedezése vitte félre, tévútra az elképzeléseket. Belőle próbálták meg rekonstruálni az addig megtett utat a gyíkszerű hüüllőtől a tollas, repülő madárig. Csak hát az *Archaeopteryx* minden valószínűség szerint nem madár, hanem tollas dinoszaurusz, ahogy azt már felfedezésekor is vélték egyesek, és ez a múlt évtizedekben felfedezett más tollas dinoszauruszok révén jórészt be is bizonyosodott. A madarakhoz való feltűnő hasonlósága megtevesztő, mert elsősorban a külalakra és a tollazatra épül, míg magának a csontvázának a vizsgálata során gyakorlatilag egyetlen valódi madárjelleg sem lehet rajta felfedezni. *Teropoda*-jellegét viszont annál többet. Az *Archaeornithes* típusból kialakuló

(vagy vele közös ősből származó és párhuzamosan fejlődő) *Enantiornithes* típus egyes jellegeiben már jóval közelebb áll a valódi madarakhoz (mellcsonti taraj, farkcsont), de lényegében ők sem mások, mint a félig-meddig repülő életmódra tért tollas dinoszauruszok képviselői.

De akkor hogyan mehetett végbe a valódi madarak fejlődésmenete? Mint láhattuk, már a kréta legelején jelen vannak, és már a maihoz szinte teljes mértékben hasonló jellegekkel. Mivel a jurából nem rendelkezünk leletekkel, kialakulásukat csupán közvetett bizonyítékok és következtetések révén tudjuk levezetni.

Elsősorban azt kell vizsgálni, hogy a mellső végtag funkcióváltása mit is jelenthetett.

Az eredeti funkció minden négylábú gerincesnél a járás. Az *Archosauria* csoportnál – de másoknál is az őshüllők közül – már megjelenik a biped járásmód, tehát a mellső végtagok felszabadulása a járás funkciója alól. Egy ilyen csoportból származtathatjuk a madarak őseit is. Tehát a mellső végtag még fejlett, és feltehetően öt, karmokkal ellátott ujjal rendelkezett. A táplálék megragadására, elejtésére, fogására és esetleg kapaszkodásra, de támadásra és védekezésre is szolgálhatott. Élettere a talaj felszíne, esetleg a sziklák falai, a fák koronája lehetett. Funkcióváltás csak a másik két élettér valamelyikének a meghódítása révén képzelhető el. E két másik élettér közül az egyik a légtér, a másik pedig a víz.

Az eddigi elképzelések az előbbiről szólnak. Azt próbálták megfejteni, hogy a talajon szaladgáló (*cursorius*, vagyis futó elmélet, képviselői Samuel Wendell Williston, Nopcsa Ferenc, John H. Ostrom és mások) és onnan felemelkedő és repülni kezdő madár, vagy a fák törzsére és azok koronájába felkapaszkodó, és onnan magát levető és vitorlázó „ösmadár”

(*arboreal* hipotézis, ebbe tartozik a legtöbb elképzelés) hogyan is alakulhatott olyanná, amilyen már a kréta elején volt, illetve mint amilyen most is?

A sikló, vitorlázó repüléssel nincs is probléma. Számos gerinces megoldotta már azt a feladatot, hogy az elrugaszkodás energiájának és a légáramlatok fenntartó erejének felhasználásával a levegőben rövidebb-hosszabb utat tegyen meg (repülő halak, repülő béka, repülő gyíkok – ismertek már a triászról is! – valamint a vitorlázó erszényes és méhlepényes emlősök példái). Ez ráadásul az állat részéről semmiféle különleges anatómiai és élettani változással nem jár. Maximum egy, a repülés után összehajtható vitorlaszerű képletre van szükség, de például a halaknál vagy a repülőbékánál még arra sem. Csak hát a siklórepülés levegőben való megszakítása (a vitorla összecukása következtében) a kezdeti energia elvesztésével és lezuhanással jár. Egy újabb indulás új kezdeti energiát (lásd az atléták hármassugrását) követel meg. Az aktív repülésnél viszont a szárnyakat mozgató izomerő fel kell tudja emelni az állatot a levegőbe, és az újabb szárnycsapások révén ott meg is kell tartania. Ez az erő viszont testsúlytól függő. Emiatt a madarak és más aktívan repülő gerincesek testsúlya is behatárolt. A nagyon nagy méretű repülő állatok (az óriási *Pterosaur*ok, illetve a kihalt madarak közül dél-amerikai óriáskeselyűk) feltehetően igen könnyűek lehettek méretükhöz képest, és igen nagy szárnyfelülettel rendelkeztek, mint a mai sasok, keselyűk és albatroszok.

A szükséges izomerő mindig a megfelelő izomzat létének függvénye. Nem alakul ki kiváltó ok nélkül. Mivel, mint láhattuk, vitorlázó repülés közben nem lehet fejleszteni a repülést szolgáló izomzatot, vagyis szárnycsapásokat végezni, a mellkas és mellső végtag

izomzatának specifikus fejlesztésére más lehetőség, a talajon vagy a fák koronájában élve, nem létezik. Mellesleg, a vitorlázással repülő gerincesek vázán és izomzatán nem lehet kimutatni jelentős morfológiai elváltozásokat. Így a siklórepülésről az aktív repülésre való áttérés feltételezése nem járható út az evolúció során. Egyébként példát sem ismerünk rá a természetből. Ugyanakkor közismert, hogy az aktívan repülő állatok képesek vitorlázó, sikló repülést is végezni, felhasználva a légáramlatok erejét is (lásd a kondorok felemelkedését az Andokban vagy a vihardarak repülését az óceán felett).

Úgyisint megtevesztő tényező, hogy az aktív repülést kialakító három gerinces állatcsoport nem ugyanabból az alapállásból indult el! Ugyanis, míg a madarak őse eleve biped volt, és a járás funkciója alól már felszabadult mellső végtagokkal rendelkezett, mind a repülő sárkánygyíkok, mind a denevérek négy lábról indultak neki a repülés el-sajátításának és a légtér meghódításának láthatóan nem könnyű útján. Erre utal utólagos végtagszerkezetük és mozgásuk is.

A másik út a vízi életmódra való áttérés révén jöhet szóba. A mellső végtagok úszómozdulatokra való használata a pingvinek és az alkák, de egyes récefajok evező mozgására jellemző, de ugyanezt találjuk a vízi teknősök, más gerincesek úszásánál (de az emberek mellúszásánál) is. Ez a mozgásmód ugyanannak a mell/hát- és vállizomzatnak a fejlettségét követeli meg, amely a repüléshez is kell, és eredménye az ugyanolyan áramvonalas végtag (megnyúló és a hegye felé elkeskenyedő) kialakulása, mint a repülő szárny esetében. A hátsó lábak szerepe az ebben a szárnyakkal való evező úszásban igen csekély. A fark pedig funkció nélkül maradványként fokozatosan elcsökevényesedik. A testalkatra szintén az áram-

vonalasság a jellemző, de ugyanez szükséges a vízben aktív repülés közben is. Láthatjuk tehát, hogy a vízi életformára való átállásnak és a mellső lábakkal történő evezésnek a következtében létrejön ama izomzat és izomerőkifejtési lehetőség, amelyet a talajról vagy fákról elrugaszkodó madárösnél hiányoltunk. Csak hát ebben az esetben viszont hiányzik a szükséges szárnyfelület, illetve az azt jórészt meghatározó evezőtollak jelenléte.

Mivel tollszerű keratinképletek már a felső triászban megjelentek a hüllők világában (lásd a *Longisquama insignis* példáját), joggal feltételezhető, hogy a hüllők testét borító szarupikkelyek felhasználása révén pihszerű vagy akár már tollszerű képletek jöhettek létre, és borították be az állat testét. Ezek már hőszigetelő réteggé is szerepelhettek, és lehetővé tették a belső hő megtartását és az állandó testhőmérséklet kialakulását. Ilyen, még gerinc nélküli, ecetszerű-pihszerű tollakat találunk a mai pingvinek testén és ezek módosult formáját (pikkelyekhez hasonlítónak) a szárnyakon. Ennek jelentősége egyrészt a fiókák kiköltésénél, másrészt a hidegebb vizekben való hosszabb idejű tartózkodásnál nyilvánul meg. Ez utóbbi révén egy új ökológiai élettér meghódítása vált lehetségessé a hüllők eme csoportja számára, segítve a szárazföldi konkurencia elől való kitérést. Ez a mai alkáknál, pingvineknél a mai napig érvényes, ahogy sok vízi életre áttért emlősre nézve is (vidrák, fókák, cetek).

A fentebb leírt folyamat révén létrejöhetnek mindazon ősmadártípusok, amelyekkel a kihalt és a ma is élő valódi madaraknál találkozunk.

A vízben mai napig a mellső végtagjait, míg a szárazon a lábait használó, primitív tollazatú, csak ősi típusú tüdővel rendelkező lényben a pingvinekre ismerhetünk.

A szintén elsősorban vízben élő, de a lábvaló evezésre áttérő, elcsökevényesedett mellső végtagú típus a *Hesperornis*-félékkel azonosítható.

A szárazföldön a lábai erejét, gyorsaságát hasznosító típus a futómadarak változatos formáihoz vezetett.

A vízből kiugró, vizet taposó futásból nekilendülve felrepülő típus pedig a repülésre képes fajok sokaságát hozta létre.

A pingvinek a mai napig primitív tollazattal és tüdőszervezettel, valamint erősen specializálódott mellső végtagokkal rendelkeznek. Hiányzik náluk (nem alakult ki) a *neopulmon* (vagyis a légzsákokból visszavezető hörgőcskehálózat, tehát ún. *paleopulmonnal* rendelkeznek), és ama ritka madárcsoportok közé tartoznak, ahol a tollmezsgyék sem alakultak ki. Életmódjuk nem sokat változott az elmúlt jó százötvenmillió év alatt: képesek igen mélyre lebukni a tengerben, és hosszú ideig tartózkodni benne. Vázleleteik már a paleocéntól ismert alakoknál is teljes mértékben megegyeznek a recens egyedek jellegeivel (Lowe, 1933).

A másik csoport (*Hesperornithiformes*) csak annyiban különbözött a primitív pingvinektől, hogy a mellső végtagokkal való evezést felváltotta a lábakkal való. Ennek következménye nemcsak a hátsó végtag fejlettsége, de a mellsők szinte teljes elcsökevényesedése is (csak a felkarcsont maradványa található meg náluk), valamint a váll- és mellizomzat feleslegessé válása következtében a melltaraj eltűnése is. A késő kréta alkajaik már igen nagy termetűek, de kimutatható leszármazottak nélkül kihálnak a kréta végén. A mai lábbal evező madarakra is jellemző, hogy inkább a sekélyebb vizekben halásznak, feltehető tehát, hogy a *Hesperornisok* esetében sem volt ez másképpen, és az is feltételezhető, hogy a

tengeri mélyvizekről a sekélyebb parti vagy szárazföldi vizekre való környezetcsere váltotta ki az átállást a szárnyakkal való evezésről a lábakkal valóra. Minden következményével együtt. Kihalásuk is magyarázható azzal, hogy a kréta végi környezetváltozást nem tudták elviselni, de alkatuk miatt elmenekülni sem tudtak a hatása alól. Ezt repülőképeségük nyilvánvaló hiánya és az evezőlábak feltehetően nem túl nagy hatékonysága is okozhatta.

A hipotetikus ősmadárból tehát nem jelent különösebb nehézséget a fenti két valódi madárcsoport levezetése. Sokkal bonyolultabb viszont a futó és a repülő madarak leszármaztatása.

Valamivel könnyebb eset a futómadaraké. Náluk a vízi környezetből a szárazföldre való visszatérés jelenthette a külalakváltozás okát. A szárazföldön ugyanis ismét megnő a hátsó lábak szerepe egy repülésképtelen, madárszerű lénynél. A szelekció nyilvánvalóan nyílt terepen a természetesebb, de leggyorsabban, legfürgébben járó, leghosszabb lábakkal rendelkezőket, míg a sűrűbb növényzetben a kisebb termetű, de szintén hosszú lábú változatokat favorizálta. Így elsősorban a lábak és a nyak hossza növekedett meg, a tollazat is változott, mivel vízhatlanító funkciója jelentősen lecsökkent. A szárny evező szerepének elvesztése következtében pedig elcsökevényesedett a mellcsont taraja. Kialakulásuk idejét eléggé jól behatárolja a Pangea, illetve a Gondwana feldarabolódásának kora. Ugyanakkor semmi sem bizonyítja a különböző futómadártípusok feltételezett egykori repülőképeségét, illetve elvesztésének folyamatát, amelyre az ismert elméletek alapján okvetlenül sor kellett volna kerülni valamikor. Hasonlóképpen nehezen magyarázható ezen hipotézisekkel az egykori Gondwana őskontinens darabjaiból kialakult szárazföldeken élő futómadarak

nagyméretű hasonlósága, azután, hogy ezek a szárazföldek már korán elváltak egymástól.

Legnehezebb a repülésre való átállást levezetni a pingvinszerű ősmadárból. De lehetséges.

Az ősek elsősorban a megfelelő szárnyfelülete hiányzott a repüléshez. A szárnyakat mozgó izomzat már rendelkezésre áll. A madarak szárnyfelületét az evezőtollak biztosítják legnagyobb részben. Ezek kialakulása szükséges tehát a repüléshez. Ha valamilyen szelekciós nyomás favorizálni tudta a hosszabb tollazattal rendelkező szárnyakkal evező változatokat az eredeti típussal szemben, akkor ez számos generáció során elvezethetett a megfelelő szárnymérethez is. Elvégre a mai alkák és egyes récefélék repülésre alkalmas szárnyfelülettel is képesek víz alatti evezésre. Ami meg a vízből való kiemelkedési próbálkozásokat illeti, ezeket egyrészt a ragadozók támadásai is kikényszeríthették, másrészt, a vízből kiemelkedve, s a vizet taposva a visszacsúszás nem okoz problémát az állatnak, ellenében a fáról vagy szikláról való elrugaszkodás utáni földhöz csapódással. A mai nagyobb testű vízimadarak (gödények, hatyúk, ludak stb.) ma is ilyen módon szállnak fel a víztől! A rövidebb sikeres próbálkozásokat generációról generációra az egyre hosszabb táv megtétele követhette, míg megjelenhettek az első aktívan repülő, a vízi környezethez egyre kevésbé kötődő, valódi szárazföldi repülő madarak, amelyek már életmódjuknak, táplálkozásmódjuknak, környezetüknek megfelelően specializálódhattak a tízmillió évek alatt. Elterjedésüknek, fennmaradásuknak sem az éghajlatváltozások, sem a környezetváltozások, a természeti katasztrófák nem képezhet-

tek akadályt. Melegvérűségük, repülőképeségük lehetővé tette, hogy gyorsan kivonhassák magukat a káros környezeti hatások alól. Ezért lehetséges, hogy a kihalt *Hesperornisokkal*, a déli félgömb tengereire, sőt az Antarktisz jégmezőire kényszerült pingvinekkel, és a szárazföldet elhagyni képtelen futómadarakkal ellentétben a repülésre képes madárfajok az egész Földet benépesítik majd 9000 recens fajjal. Hozzájuk képest a pingvin- és a futómadárfajok száma elenyésző hányad.

Összefoglalásként megismételhetjük: valamennyi felsorolt valódi madártípus csontváza azonos jellegeket mutat. Szárnyszerkezetük hasonló (bár a *Hesperornisoknál* csak a felső része ismert). Minden, valamikor is repülő alaknál megvannak a szekunder evezőtollak rögzülésére szolgáló csontszemölcsök a singcsonton, sőt egyes fajoknál a kézközépcsonton is. Valamennyiük csontváza könnyűszerrel megkülönböztethető – még részleges, töredékes fennmaradás mellett is – a *Theropodák*, *Archaeornithesek* vagy *Enantiornithesek* megfelelő maradványaitól. Ez az egyöntetűség csak a valódi madarak közös eredetével magyarázható, s valószínűleg a fentebb leírt módhoz hasonló folyamatok révén. Természetesen, amint már jeleztük, ennek a kialakulási folyamatnak csak a kezdetét és az eredményét ismerjük konkrétan, leletek révén. Nem állítható, hogy másként és máshogy nem történhetett meg, viszont egy a lehetséges utak közül. Az igazságot csak a jurabeli leletek valamikori esetleges felfedezése fogja teljesen kibontani.

Kulcsszavak: *madáredet, evolúció, mezozoikum, Sauriurae, Ornithurae*

IRODALOM

- Feduccia, Alan (1980): *The Age of Birds*. Harvard University Press, Cambridge
- Feduccia, Alan (1999): *The Origin and Evolution of Birds* (Second Edition). Yale University Press, New Haven–London
- Hoyle, Fred – Wicramasinghe, Chandra (1986): *Archaeopteryx, the Primordial Bird: A Case of Fossil Forgery*. Christopher Davis, London
- Kessler Jenő (2009): Madárevolúció: fajképződés, fajöltő, kihalás vagy változás? Magyar Tudomány. 5, 586–595.
- Kurochkin, Evgeny N. (1995): Synopsis and Evolution of Mesozoic Birds and Early Evolution of Class Aves. *Archaeopteryx*. 13, 47–66.
- Kurochkin, Evgeny N. (2006): Parallel Evolution of the Theropod Dinosaurs and Birds. *Entomological Review*. 86, Suppl. 1, 45–58.
- Lowe, Percy Roycroft (1933): On the Primitive Characters of the Penguins and Their Bearing on the Phylogeny of Birds, *Proceedings of the Zoological Society of London*. Part 2, 483–538.
- Nopcsa Ferenc [Franz] (1923): On the Origin of Flight in Birds. *Proceedings of the Zoological Society of London*. 463–477.
- Ostrom, John H. (1986): The Cursorial Origin of Avian Flight. In: Padian, Kevin (ed.) *Origin of Birds and Evolution of Flight*. 73–81.
- Palm, Sven (1997): *The Origin of Flapping Flight in Birds. A Theory on the Origin of Birds and the Power of Flapping Flight*. Online.
- Williston, Samuel Wendell (1879): Are Birds Derived from Dinosaurs? *Kansas City Review of Sciences*. 3, 457–460.



LAPOK A KÁRPÁT-MEDENCE ETNIKAI TÉRKÉPEZÉSÉNEK TÖRTÉNETÉBŐL

Klinghammer István Gercsák Gábor

az MTA levelező tagja, egyetemi tanár,
ELTE Térképtudományi és Geoinformatikai Tanszék
klinghammer@ludens.elte.hu

egyetemi docens,
ELTE Térképtudományi és Geoinformatikai Tanszék
gercsak@ludens.elte.hu

Történeti-földrajzi bevezető

A Kárpátok íve egybeöleli a két magyar alföldet és Erdély zárt medencéjét, és kialakítja ezzel a Kárpát-medence együttesét. Ezek együttes területe 300–350 ezer km², aszerint, hogy déli határát hol húzzuk meg. Kiterjedésre a medence nagyobb, mint a Brit-szigetek, és nagyobb Itália félszigeténél is.

A terület központi nagy kamrájában a magyar állam alakult ki a 10. században, és megmaradt ott a mai napig. Határa olyan állandóságot mutatott ez idő alatt, mint egyetlen más államé sem ilyen hosszú ideig a kontinensen. Európában a Kárpátok ívén futó országhatárhoz hasonlót csak a Pireneusok hegyvidéke alkotott Spanyolország és Franciaország között. Tizenegy évszázad távlatában a magyar állam jelentette a Kárpát-medence határait. A Kárpát-medence területe a magyar államalapítás óta jó hétszáz éven keresztül egyetlen ország politikai szervezetébe tartozott, és csak az oszmán birodalom terjeszkedése során szakadt három részre, majd létezett megfelelően. A 19. század közepén újra összetartozott nagy tájként, és egyetlen politikai testté egyesült, ám 1920-ban öt

részre szakadt. A központi területtől elhatárolt részei egyikeből sem lett önálló állam: a Kárpát-medencén túli területekhez csatolták őket.

A Kárpát-medence és környéke mértani középhelyet foglal el Európa kontinensén. Olyan tájegység, amely Európa néprajzi tájainak érintkezési vonalában fekszik. Itt szomszédol a kontinensen megtelepedett három nagy nyelvcsalád, a *germán*, a *latin* és a *szláv* a közbeszorult kisebbségekkel. E nyelv- és népcsaládok képviselői között egy mind-egyikkel szemben idegen származású nép, a magyarság lakja Belső-Európa magterületét. A magyarság különleges színt jelent a Kárpát-medencében.

Az etnikai (nemzetiségi) térképezés kezdetei

1784-ben II. József népszámlálást rendelt el Magyarországon, és ugyanígy Erdélyben és Horvátországban is. A népszámlálást a központi hatóságok 1784 és 1787 között a katonaság segítségével hajtották végre. Magyarországon a lakosság száma 6,5 millió, Erdélyé 1,5 millió és Horvátországé 650 ezer, összesen több mint 8,5 millió fő volt. Ez a szám meghaladta a korabeli becsléseket.