

**Új fosszilis Lissamphibia, Squamata és Archosauria  
taxonok a Kárpát-medencéből és azok rendszertani,  
állatföldrajzi és környezettani értékelése**

**MTA doktori értekezés  
tézisei**

**Venczel Márton**



**Budapest  
2023**

## **Bevezetés, célkitűzések**

A kutatások kezdetén a késő-kréta és paleogén Lissamphibia és Squamata faunák még teljesen ismeretlenek voltak a Kárpát-medencében, ugyanakkor a neogén faunákról is alig rendelkezünk ismeretekkel. Az iharkúti késő kréta (santoni) lelőhelyek feltárása a kétezres évek elején kezdődött (Ősi et al. 2012), míg a Hátszegi-medencéből a legelső késő kréta (maastrichti) herpetofaunát taglaló közlemény a múlt század kilencvenes éveinek a végére született meg (Grigorescu et al. 1999). Később kiderült, hogy az erdélyi késő kréta lelőhelyek száma jóval számosabb és azok messze túlnyúlnak a Hátszegi-medence határain. A kétezres évek elejétől kezdve az Erdélyi-medencéből több paleogén (késő paleocén - korai oligocén) lelőhelyről kerültek elő farkos kétlélű, béka, pikkelyes hüllő és krokodil leletek (Venczel et al. 2013; Venczel és Codrea 2018, 2022; Venczel et al. 2021a). A késő miocén és a korai pleisztocén közötti időszak herpetofaunáit részben Bolkay (1913), majd Fejérváry (1917), Fejérváry-Lángh (1923), és Szunyoghi (1932) tanulmányozta, azonban rendszeres kutatások az adott területen csak a múlt század kilencvenes éveinek elején kezdődtek.

A doktori mű az elmúlt 30 év Kárpát-medencére kiterjedő, fosszilis kétlélű- és hüllőkre vonatkozó, munkatársaimmal közösen végzett kutatások fontosabb eredményeit mutatja be. A munka legfontosabb célkitűzései: 1) a Kárpát-medencéből az általunk leírt, a tudomány számára új Lissamphibiák, Squamaták és Archosauriák taxonómiai, rendszertani és filogenetikai értékelése, 2) az azonosított taxonok származási helyének és lehetséges őszállatföldrajzi kapcsolatainak megállapítása és 3) az őskörnyezeti adatok fényében a faunaváltozások lehetséges okainak feltárása.

## Módszerek

Az izapolásos módszerrel begyűjtött és kiválogatott - rendszerint izolált csontokból álló - aprógerinces anyagot és a gyűjteményi anyagokat nagyító vagy sztereó mikroszkóp segítségével, taxonómiai kritériumok alapján azonosítottuk. Ehhez recens és fosszilis összehasonlítható anyagot, tudományos közleményekben fellelhető leírásokat és digitális képi anyagot használtunk fel, morfometriai méréseket és mikroCT vizsgálatokat végeztünk. Az Allocaudata esetében a nemek és fajok elkülönítése egyes koponyatetői csontok (pl. homlokcsont) és az állközti csontok (premaxillare) alapján volt lehetséges. A farkos kétélűeknél diagnosztikus bélyeget hordoznak egyes koponyacsontok (prootico-occipitale, homlokcsont, állközti csontok, az állcsont és az alsó állkapocs csontjai), a csigolyák (pl. fontos a csigolyacentrum jellege, a haránt- és tövisnyúlványok típusai, a gerincvelői idegek kilépési helye), egyes végtagcsontok és a függesztő övek csontjai (pl. felkarcsont, combcsont, scapulocoracoideum). A béka taxonok azonosítására a frontoparietale, az angulospleniale, a keresztcsigolya, a farkcsíkcson, a vállöv- és a mellső végtag egyes csontjai (lapockacsont, felkarcsont), valamint a csípőcsont voltak alkalmasak. A gyíkoknál egyes fejtetői csontoknak (parietale, frontale), a suspensorium csontelemeinek és az állkapcsoknak van diagnosztikus jelentősége. A kigyóknál leggyakrabban a csigolyák, a basioccipitale, baziparasphenoideum, prooticum, négyszögcsont és az állkapocs egyes csontjai (pl. állcsont) használhatók fel az egyes taxonok azonosítására. A krokodiloknál a koponya rosztruma, a külső orrnyílások, a halántéklablakokat és a szemüregeket határoló csontok jellege, azok egymáshoz viszonyított helyzete és méretaránya, a másodlagos choanák

típusa és helyzete, az állkapcsok csontjai és az azokon található fogazat morfológiája volt irányadó a taxonok elkülönítésénél.

A taxonok leszármazási vonalainak feltárására kladisztikai vizsgálatokat végeztünk (amennyiben erre elegendő adat állt rendelkezésre), amelyeknél először taxon-karakter matrixot hoztunk létre, egy vagy több kulcsoportot jelöltünk ki és azonosítottuk a vizsgált taxon egyedülálló jellegeit (autapomorfiák) és a közösen szerzett jellegeket (szinapomorfiák). A kladisztikai (parszímónia) elemzésekhez PAUP\* (Swofford 2002) és TNT (Goloboff et al. 2008) szoftvercsomagokat használtunk.

## Új tudományos eredmények

1) Csarnóta 2. pliocén lelőhelyről a geológiailag legfiatalabb Allocaudata (szalamandraszerű ősi kétéltű) fajt írtuk le (*Albanerpeton pannonicum*) és tártuk fel filogenetikai kapcsolatrendszerét (Venczel és Gardner 2005). Részben ízesült és izolált koponyacsontok alapján állapítottuk meg a diagnosztikus jellegekkel bíró egyes koponyacsontok (állközti csont, orrcsont, előhomlokcsont, homlokcsont, könnycsont) morfológiáját és rekonstruáltuk, korábbi próbálkozásoktól eltérően, azok megfelelő illeszkedését a koponyában.

2) A ma élő legprimitívebb tetrapodák közé sorolt és jelenleg ázsiai elterjedésű szögletes fogsorú gőték (Hynobiidae) új nemét (*Parahynobius*) és két új faját írtuk le (*Parahynobius kordosi* és *P. betfianus*) (Venczel 1999, 2000) a Polgárdi 4 (késő miocén) és Betfia 9 (korai pleisztocén) lelőhelyekről. A *Parahynobius* nemet állközti csont, csigolyák és végtagsontok alapján a Kárpát-medence több lelőhelyéről

azonosítottuk (Felsőtárkány 3/10, Tardosbánya 3, Polgárdi 4, Osztramos 1C, Betfia 9/C) és kimutattuk, hogy a késő szarmatától kezdődően (MN 7/8 biozóna), mérsékelt meleg és csapadékos időjárási feltételek közepette terjedhetett el Közép Európa keleti részén (Venczel és Hír 2013), ahonnan a korai pleisztocénben pusztult ki (utolsó dokumentált észlelése a Betfia 9/C lelőhelyről ismeretes).

3) A geológiailag legidősebb európai vakgőte-félét (*Mioproteus gardneri*) ekecsont, alsó állkapocs, csigolya és felkarcsonti leletek alapján azonosítottuk és írtuk le a kolozsvári Fellegvár és a Szucság 1. korai oligocén (rupeli) lelőhelyekről (Venczel és Codrea 2018). Az európai vakgőte-félék kláduzában (*Mioproteus+Proteus*) egyetlen színapomorfiát azonosítottunk (az atlasz centrumának elülső ízesülési felszínei egymással 225°-os szöget zárnak be), míg a *Mioproteus* kláduzst is egy színapomorf karakter támogatja (a csigolyacentrumokon hátulsó bazapofízisek találhatóak). Az eocén-oligocén határon bekövetkező mélyreható éghajlatváltozás (csökkenő évi középhőmérséklettel) kedvezhetett egyes farkos kétlélűek, így a *Mioproteus* kifejlődésének (vizes élőhely preferencia) és déli irányú terjeszkedésének.

4) A középső miocénből leírt *Carpathotriton matraensis* szalamandraféle, testfelépítése alapján (magas tövisnyúlványok a törzscsigolyákon, megnyúlt és vékony végtagsontok), szorosan kapcsolódhatott a vizes élőhelyekhez és sajátos táplálékszerzési stratégiája lehetett (rövid fogsor az alsó állkapcson) (Venczel 2008). A középső miocénből azonosított farkoskétlélűek (pl. *Salamandrina*, *Salamandra*, *Mertensiella*, *Chelotriton*, *Carpathotriton*, *Ommatotriton*, *Triturus* és *Speleomantes*) sokfélesége jóval meghaladta mind a korábbi (oligocén)

mind a geológiailag fiatalabb (késő miocén-pliocén) leletanyagokból feltárt diverzitást. Egyes ma is élő nemek első megjelenése is a miocénre tehető (*Salamandrina*, *Salamandra*, *Mertensiella*, *Ommatotriton*, *Triturus* és *Speleomantes*).

5) Az erdélyi késő krétából (maastrichti) csontmorfológiai jellegek alapján leírt *Paralatonia transylvanica* mérete jóval elmaradt a mai korongnyelvű békákétól (Alytidae) és az azonosított koponyacsontokon (pl. állcsont) nem alakult ki másodlagos csontmintázat. A fejlett csípőcsonti taraj megléte alapján feltételezhető, hogy a mai korongnyelvű békákhoz hasonlóan a késő kréta alytid békák élőhelye folyóvizekben vagy azok mentén lehetett, ahol különböző ízeltlábúakkal táplálkozhattak.

6) Az erdélyi késő krétából (maastrichti) az általunk leírt geológiailag legidősebb unkabéka-félének (*Hatzegobatrachus grigorescui* Venczel et Csiki, 2003), a mai unkabékákhoz hasonlóan, a csigolyák centruma hátul vájt, a csípőcsont nem rendelkezett csípőcsonti tarajjal, a keresztcsonti-farkcsíkcsoni ízesülés egyfejű és a csigolyákon sajátos, zygosphene-zygantrum típusú másodlagos ízesülés alakult ki (Venczel et al. 2016). Ez utóbbi karakter a védekező "unka-reflexszel", a kizárólag csak az unkabékákra jellemző magatartással, hozható összefüggésbe (az állat homorít és a hasi oldalát mutatja), ami alapján feltételezhető, hogy a hasi oldaluk már akkor is feltűnő színű lehetett és amivel a bőrükben termelődő méreganyagra hívták fel a figyelmet.

7) A frontoparietale diagnosztikus karakterei alapján három új Paleobatrachidae békafajt írtunk le: az *Albionbatrachus oligocenicus* a szucsági (Kolozs megye, Románia) korai oligocénből (rupeli) (Venczel et

al. 2013), a *Palaeobatrachus codreanladit* a kőaljai (Bihar megye, Románia) (Venczel 2021) és a *Palaeobatrachus hirit* a mátraszőlősi (É-Magyarország) késő bádéniből (MN 6) (Venczel 2004). A *Palaeobatrachus* (= *Pliobatrachus*) *langhae* típusanyagának megsemmisülése miatt, a betfiai korai pleisztocén típuslelőhelyről begyűjtött új leletanyag alapján (frontoparietale, synsacrum, angulospleniale), neotípust jelöltünk ki és javított diagnózist állítottunk fel, amelyhez felhasználtuk az egykori syntípus eredeti rajzait is (Roček et al. 2021). A Palaeobatrachidae fajok hasonlóan az afrikai karmosbékákhoz szorosan kötődtek a vízi élőhelyekhez (elsősorban tavimocsári környezetbe). A frontoparietale lakunáris csontfelépítése, a gerincoszlop egyes csigolyáinak összenövése (I-II, VIII-IX) és a nagyméretű csípőcsontközi bütykök kifejlődése a vízi életmódhoz való alkalmazkodás következményének tekinthető.

8) A középső miocénből leírt új ásóbékafaj (*Pelobates sanchizyi*) morfológiai jegyei átmenetet képeznek az ősi (oligo-miocénből ismeretes) *P. decheni* (amelynél széles frontoparietale-squamosum csonttá alakult ki) és a mai modern zöld ásóbékák (*P. syriacus* és *P. balcanicus*) között (amelyeknél a frontoparietale-squamosum csonttá keskeny) (Venczel 2004). Ugyanakkor néhány megfigyelt csonttani bélyeg (pl. a presacralis csigolyákon a gerincvelői idegek leggyakrabban intravertebrálisan lépnek ki, míg a legtöbb példányon a keresztcsonti csigolyák nem nőttek össze a farkcsikcsonttal) irányultsága bizonytalan.

9) Az Iharkútról leírt *Hungarobatrachus szukacsi* Szentesi et Venczel, 2010 béka újabb leletei megerősítették, hogy az a Neobatrachia alakkörébe sorolható és kladisztikai elemzéssel kimutattuk, hogy a hylóid békák fejlődési vonalához tartozik. A *Hungarobatrachus* ősei minden

valószínűség szerint gondwanai területről (Afrikából) kerülhettek a santonit megelőző időszakban Európába és onnan az iharkúti szárazulatra (Venczel et al. 2021b).

10) Az erdélyi késő krétából (maastrichti) az általunk leírt *Barbatteius vremiri* jól jellemezhető a koponyatető csontjaival összeforradt csontlemezek jellegzetes rajzolata alapján (pileusz), átmenetet képezve a teju gyíkok (Teiidae) rendezetlen, sok elemből álló pileusza és a nyakörvös gyíkok (Lacertidae) rendezett, kevés elemből álló pileusza között (Venczel és Codrea 2016). A *Barbatteius* mérete meghaladta egyes ott előforduló atopusaurid krokodilokét is, ami az egykori szigeti ökoszisztémák táplálékláncába való sikeres beilleszkedésének tekinthető.

11) Az erdélyi késő krétából leírt kisméretű madtsoiid kígyó (*Nidophis insularis*), a gondwanai eredetű ősi kígyó család (Madtsoiidae) nagyméretű képviselőivel ellentétben, nem dinoszaurusz tojásokkal, hanem testméretének megfelelően jóval kisebb zsákmányállatokkal táplálkozhatott (ízeltlábúak, kétéltűek, gyíkok és azok tojásai és apró emlősök)(Venczel et al. 2015). Az alacsony tövisnyúlványokat viselő csigolyái arra utalnak, hogy rejtőzködő (szemifosszoriális) életmódot folytathatott. A csigolyák apofízisein megfigyelt növekedési vonalak és az azokat határoló sötétebb vonalak a növekedés időszakos szünetelését mutatják, ami közvetve az időjárás évszakos jellegére utal (szubtrópusi-trópusi, váltakozó csapadékos és száraz időszakokkal).

12) Igazoltuk, hogy az apró termetű atopusaurid krokodilok egészen a kréta időszak végéig fennmaradtak a Hátszegi-medencében. Az *Aprosuchus ghirai* a jura időszakból ismeretes *Knoetschesuchus*-al, a kréta időszakból ismeretes *Theriosuchus*-al és *Sabresuchus*-al képez monofiletikus



egységet (Venczel és Codrea 2019). A kladisztikai analízis egyik eredménye, hogy az *Aprosuchus ghirai* és a *Sabresuchus sympiestodon* testvértaxonok lehettek, míg a közöttük fennálló méretbeli és morfológiai különbségek a szigeti feltételek közepette kialakult szimpatikus fajképződés következményének tekinthetők.

13) A kolozsmonostori egykori mészkőfejtőből 130 éve begyűjtött késő eocén (priabonai) kisméretű krokodilról megállapítottuk, hogy az a *Diplocynodontidae* családba sorolható és egy új fajt képvisel. A *Diplocynodon kochi* különlegessége, hogy a család többi tagjával ellentétben tengeri üledékből került elő (Kolozsvári Mészkő Formáció), de az alligatoroid krokodilokhoz hasonlóan feltételezhető, hogy mérsékelt sótoleranciával rendelkezhetett (Venczel és Codrea 2022). A koponya morfológiájából kiindulva (keskeny, hát-hasi irányban lapított rosztrum, oldalról lapított hátsó fogak, egyes állkapcsi záró izmok nagy izomtapadási felszíne) a *D. kochi* aktívan vadászhatott, akár tengeri sekélyvízi környezetben is.

### **Felhasznált irodalom**

- Bolkay, S. J. 1913. Additions to the fossil herpetology of Hungary from the Pannonian and Praeglacial periode. *Mitteilungen aus dem Jahrbuche der königlich ungarischen Geologischen Reichsanstalt* **21**: 217–230.
- Fejérváry, G. J. von. 1917. Annoures fossiles des couches préglaciaires de Püspöckfürdő en Hongrie. *Földtanyi Közlemény* **47**: 141–172.
- Fejérváry-Lángh, A. 1923. Beiträge zu einer Monographie der fossilen Ophisaurier. *Palaeontologia Hungarica* **1**: 123–220.

- Goloboff, P. A., Farris, J. S., Nixon, K. C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* **24**: 774–786.
- Grigorescu, D., Venczel, M., Csiki Z., Limborea, R. 1999. New latest Cretaceous microvertebrate fossil assemblages from the Hațeg Basin (Romania). *Geologie en Mijnbouw* **78**: 301–314.
- Ősi, A., Rabi, M., Makádi, L., Szentesi, Z., Botfalvai, G., Gulyás, P. 2012. The Late Cretaceous continental vertebrate fauna from Iharkút (western Hungary, Central Europe): a review. In: Godefroit, P. (Eds.), *Bernissart dinosaurs and Early Cretaceous terrestrial ecosystems*. Indiana University Press, Bloomington, pp. 532–569.
- Roček, Z., Rage, J.-C., Venczel, M. 2021. Fossil frogs of the genus *Palaeobatrachus* (Amphibia: Anura). *Abhandlungen der Senckenberg Gesellschaft für Naturforschung* **575**: 1-151.
- Swofford, D. L. 2002. PAUP\*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (\*And Other Methods), version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Szentesi, Z., Venczel, M. 2010. An advanced anuran from the Late Cretaceous (Santonian) of Hungary. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* **256**(3): 291–302.
- Szunyoghy, J. von. 1932. Beiträge zur vergleichenden Formenlehre des Colubridenschädels, nebst einer kranialogischen Synopsis der fossilen Schlangen ungarns mit nomenklatorischen, sytematischen und phyletischen Bemerkungen. *Acta Zoologica* **13**: 1–56.
- Venczel, M. 1999. Land salamanders of the family Hynobiidae from the Neogene and Quaternary of Europe. *Amphibia-Reptilia* **20**: 401–412.

- Venczel, M. 2000. Fossil land salamanders (Caudata, Hynobiidae) from the Carpathian Basin: relation between extinct and extant genera. *Acta Palaeontologica Romaniaae* **2**: 489–492.
- Venczel, M. 2004. Middle Miocene anurans from the Carpathian Basin. *Palaeontographica abteilung A* **271**: 151–174.
- Venczel, M. 2008. A new salamandrid amphibian from the Middle Miocene of Hungary and its phylogenetic relationships. *Journal of Systematic Palaeontology* **6**: 41–59.
- Venczel, M. 2021. *Palaeobatrachus codreanladi*. In: Roček, Z., Rage, J-C., Venczel, M. Fossil frogs of the genus *Palaeobatrachus* (Amphibia: Anura) *Abhandlungen der Senckenberg Gesellschaft für Naturforschung* **575**: 1-151.
- Venczel, M., Codrea, V. A. 2016. A new teiid lizard from the Late Cretaceous of the Hațeg Basin, Romania and its phylogenetic and palaeobiogeographical relationships. *Journal of Systematic Palaeontology* **14**(3): 219-237.
- Venczel, M., Codrea, V. A. 2018. A new proteid salamander from the early Oligocene of Romania with notes on the paleobiogeography of Eurasian proteids. *Journal of Vertebrate Paleontology* **38**: 5, e1508027.
- Venczel, M., Codrea, V. A. 2019. A new *Theriosuchus*-like crocodyliform from the Maastrichtian of Romania. *Cretaceous Research* **100**: 24–38.
- Venczel, M., Codrea, V. A. 2022. A new late Eocene alligatoroid crocodyliform from Transylvania. *Comptes Rendus Palevol* **21**(20): 411-429.
- Venczel, M., Csiki, Z. 2003. New frogs from the latest Cretaceous of Hațeg Basin, Romania. *Acta Paleontologica Polonica* **48**: 609–616.

- Venczel, M., Gardner, J. D. 2005. The geologically youngest albanerpetontid amphibian, from the lower Pliocene of Hungary. *Palaeontology* **48**: 1273–1300.
- Venczel, M., Hír, J. 2013. Amphibians and Squamates from the Miocene of Felsőtárkány Basin, N-Hungary. *Palaeontographica Abteilung A* **300**: 117–158.
- Venczel, M., Codrea, V. A., Fărcaș, C. 2013. A new palaeobatrachid frog from the early Oligocene of Suceag, Romania. *Journal of Systematic Palaeontology* **11**: 179–189.
- Venczel, M., Sabău, I., Codrea, V. A. 2021a. Crocodylian remains from the late Paleocene of Jibou, Romania. *Nymphaea Folia Naturae Bibariae* **48**: 77–108.
- Venczel, M., Szentesi, Z., Gardner, J. D. 2021b. New material of the frog *Hungarobatrachus szukacsi* Szentesi & Venczel, 2010, from the Santonian of Hungary, supports its neobatrachian affinities and reveals a Gondwanan influence on the European Late Cretaceous anuran fauna *Geodiversitas* **43**: 187–207.
- Venczel, M., Vasile, Ș., Csiki-Sava, Z. 2015. A Late Cretaceous madtsoiid snake from Romania associated with a megaloolithid egg nest–Paleoecological inferences. *Cretaceous Research* **55**: 152–163.
- Venczel, M., Gardner, J. D., Codrea, V. A., Csiki-Sava, Z., Vasile, S., Solomon, A. A. 2016. New insights into Europe's most diverse Late Cretaceous anuran assemblage from the Maastrichtian of western Romania. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* **96**: 61–95.