

Válasz Pálfy József az MTA rendes tagja

Venczel Márton: „Új fosszilis Lissamphibia, Squamata és Archosauria taxonok a Kárpát-medencéből és azok rendszertani, állatföldrajzi és környezettani értékelése” c. MTA doktori értekezésének **bírálatára**

Köszönettel tartozom a bírálónak az értekezés alapos és részletekbe menő formai és tartalmi értékeléséért és a kritikai észrevételekért. Továbbá megköszönöm a több helyen megejtett helyesbítéseket és tanácsokat, amelyek sokat segíthetnek, ha a későbbiekben sor kerül az értekezés átdolgozására és kiadására.

A bíráló kritikai észrevételeire és kérdéseire (idézőjelben, félkövér betűtípussal kiemelve) az alábbiakban válaszolok:

Válasz a kritikai észrevételekre és kérdésekre

“A Bevezetés után a 2. fejezet a lelőhelyek bemutatását tartalmazza. A leírások némileg egyenetlen színvonalúak és tartalmilag nem elég egységesek, nem mindig hivatkoznak a legfrissebb releváns forrásokra, valamint van, ahol hiányzik az ősmaradvány-tartalmú képződmény litosztratigrafiái besorolása.”

Egyetértek az opponenssel, hogy a lelőhelyek bemutatása nem egységes. Ez amiatt következett be, mert a lelőhelyek többé-kevésbé az eredeti (az új taxonokat leíró) publikációkban tárgyalta formában kerültek bemutatásra. Utólag átolvasva, valóban jobban kellett volna figyelni az azonos szempontrendszer szerinti leírásra és frissíteni a hivatkozásokat, ahol erre lehetőség volt. A fenti észrevételekkel kapcsolatos egyes aspektusokra megpróbálok a továbbiakban válaszolni.

“Iharkútra tágabban „Ausztro-Alpin sziget”-ként hivatkozik: mi ennek a névnek a forrása? Az 5.1. fejezetben használt Iharkúti-sziget jobb, mert kevésbé félreérthetően általánosító megnevezés.”

Egyetértve az opponenssel megfontolandó az Iharkúti-sziget használata. Az „Ausztro-Alpin sziget” elnevezés ötletét Ósi Attila (2012) könyvéből kölcsönöztem, aki viszont abban az „Ausztroalpi” sziget elnevezést használja (Ósi 2012: 140-141. Oldal, 67. ábra). Ez azért szemléletes, mert egyrészt utal az eredetére (az alpi ciklus tektonikai folyamatának nyomán kialakuló alpi takarók ausztroalpikum összeleteire) és ugyanakkor arra a tényre, hogy az Iharkúti-sziget jelentős méretű lehetett (Ósi, 2012), ahol elég hely és idő állt rendelkezésre, hogy annak változatos és nagyrészt endemikus élővilága kifejlődhessen. Egyes szerzők (pl. Rabi et al. 2013, Csiki-Sava et al. 2015) “Austroalpine Block” vagy “Austroalpine landmass” -ként hivatkoznak az adott területre.

Csiki-Sava, Z., Buff et aut, E., Ósi, A., Pereda-Suberbiola, X., Brusatte, S. L. 2015. Island life in the Cretaceous—faunal composition, biogeography, evolution, and extinction of land-living vertebrates on the Late Cretaceous European archipelago. *ZooKeys* 469: 1–161.

Ósi, A. 2012. Dinoszauruszok Magyarországon. *Geoliter*, Szeged, 168 p.

Rabi M, Vremir M, Tong H (2013a) Preliminary overview of Late Cretaceous turtle diversity in Eastern Central Europe (Austria, Hungary, and Romania). In: Brinkman DB, Holroyd PA, Gardner JD (Eds) Morphology and Evolution of Turtles. Springer Science, Dordrecht, 307–336.

“A Sz-6 bázisbreccsa minek a bázisát jelzi?”

A Sz-6 bázisbreccsa a Csehbányai Formáció ciklusos rétegsorában a csonttartalmú rétegek legalját, bázisát jelenti, amely egy eróziós felület mentén ártéri agyagra települt (Tuba et al., 2006; Ósi, 2012: 55).

Ósi, A. 2012. Dinoszauruszok Magyarországon. Geolitera, Szeged, 168 p.
Tuba, Gy., Kiss, P., Pósfai, M., Mindszenty, A. 2006. Diagenesis history studies on the bone material of the Upper Cretaceous dinosaur locality in the Bakony Mts. Földtani közlöny, 136(1): 1-24.

“Ósi et al. (2012) a folyamatosan előkerülő leletanyag fényében nem a legfrissebb áttekintő hivatkozás. Botfalvai (2018) PhD értekezésének eredményei azóta publikálásra kerültek, helyesebb volna azokra a cikkekre hivatkozni.”

Egyetértve az opponenssel, szerencsésebb lett volna egy frissebb hivatkozás az értekezésben, pl. az Ósi & Mészáros (2020), amely a legfontosabb kutatásokat összefoglalja; ugyanakkor szerintem mindkét idevágó Botfalvai által is jegyzett cikk (Botfalvai et al., 2015; Botfalvai, 2018) relevánsnak tekinthető.

Botfalvai, G., 2018. Az iharkúti késő-kréta (santonian) kontinentális gerinces lelőhely szedimentológiai, tafonómiai és paleoökológiai vizsgálata. PhD thesis, ELTE, Budapest.

Botfalvai, G., Ósi, A., Mindszenty, A. 2015. Taphonomic and paleoecologic investigations of the Late Cretaceous (Santonian) Iharkút vertebrate assemblage (Bakony Mts, Northwestern Hungary). Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 417: 379–405.

Ósi, A., Mészáros, L. 2020. Gerinces fossziliák és kutatásuk a Kárpát-medencében. Földtani Közöny 150(3): 375–396.

“Az 1. ábra nem mutatja Süttő és Osztramos lelőhelyeket.”

Az 1. ábrán azért nem ábrázoltam a Süttő és Osztramos lelőhelyeket, mert onnan nem kerültek ki a tudomány számára új taxonok az általam vizsgált gerinces csoportokból. Viszont jobb lett volna, ha valamennyi vizsgált lelőhely felkerül egy átfogó térképre, ezáltal jobb áttekintést biztosítva az olvasó számára (a mű átdolgozott megjelentetése esetén ezt a megoldást fogom választani).

“Az ábraalírásban a bihari korbesorolás eltér a többi lelőhely korszak-szintű adatától.”

Az opponensnek ebben teljesen igaza van, a betfiai vizsgált lelőhelyek korbesorolása helyesen “calabriai” lett volna.

“Tustya leírásában a vetőtükrök észlelését nem szerencsés az elsődleges üledékes bélyegek sorába illeszteni.”

Egyetértek az opponenssel, hogy a vetőtükrök észlelésének felsorolása a dinoszaurusz fészkelőhely elsődleges üledékes bélyegei között nem volt helyes.

“Az Erdélyi-medence oligocén rétegsoráról érdemes lenne az 1970-es éveknél frissebb földtani-rétegtani szakirodalmat idézni.”

Egyetértek az opponenssel, hogy az Erdélyi-medence oligocén rétegsorát tanulmányozó szerzők munkáiból érdemes lett volna frissebb tanulmányokat meghivatkozni, pl. Mészáros (2000).

Mészáros, N. 2000. Correlation of the paleogene and neogene deposits from Northern Transylvania. *Studia Univ. Babeş-Bolyai Geol.* 45(2): 9–12. doi: 10.5038/1937-8602.45.2.1

“A kőaljai lelőhely formációba sorolása hiányzik.”

A kőaljai lelőhelyek Popa (2000) alapján a Borodi (Nagybáród) Formációba sorolhatók.

Popa M. 2000: Lithostratigraphy of the Miocene deposits in the eastern part of Borod Basin (North-Western of Romania). *Stud. Univ. Babeş-Bolyai* 45(2): 93–103.

“Mitől függött a PAUP illetve a TNT szoftverek alkalmazása a kladsztikai analízisben? Volt-e olyan elemzés, melyben mindkét módszert használták?”

Az általunk használt PAUP és TNT szoftverek alkalmazásánál időrendi sorrend tapasztalható. A legelején PAUP szoftvert használtunk az *Albanerpeton* és *Carpathotriton* filogenetikai analízisének, mindkettőt az *Albionbatrachus* esetében, majd kizárólag TNT-t a *Nidophis* madtsoiid kígyó, az *Aprosuchus*, *Diplocynodon* és *Mioproteus* esetében. A korábban megjelent PAUP felhasználóbarát környezetet biztosít, jól tesztelt algoritmusokkal és optimalizációkkal rendelkezik, de nehezen (vagy egyáltalán nem) kezeli a nagy és komplex adathalmazokat (ez a probléma rendszerint a 70-nél magasabb számú OTU esetén jelentkezik). Mindezeket az akadályokat a TNT szoftverprogram jól kezeli (Goloboff et al. 2022).

Goloboff, P. A., Catalano, S. A., Torres, A. 2022. Parsimony analysis of phylogenomic datasets (II): evaluation of PAUP*, MEGA and MPBoot. *Cladistics* 38: 126-146.

“A 4. fejezetben bemutatott törzsfák között egyes taxonoknál a legrövidebb, másoknál a szigorú konszenzuson alapuló törzsfák szerepel, meg lehet-e itt fogalmazni előre azt a szempontrendszert, amit a kladsztikai analízis eredményei közötti választásban alkalmaztak?”

A kereső algoritmus mindig a legrövidebb törzsfát keresi, ezáltal eleget téve a parszimónia elvének (tehát minden esetben a legrövidebb törzsfákról beszélünk). Viszont, ha több egyformán rövid törzsfát talál az algoritmus, akkor második lépésben lehetőség van

konszenzustörzsfa kialakítására (a szoftver négy lehetőséget kínál fel), ez egy úgynevezett leszármaztatott törzsfa (Korsós, 2003). Az analíziseinkben kizárólag a szigorúan konszenzusos (= Nelsen) opciót választottuk.

Korsós, Z. 2003. A fenetikus és kladsztikus osztályozás alapjai. Állattani Közlemények (2003) 88(1): 11–36.

“Hasonlóan hasznos lenne a módszertani fejezetben röviden ismertetni a későbbiekben használt metrikákat (pl. konzisztencia index, retenciós index, Bremer-féle támogatási index).”

Egyetértek az opponenssel, hogy hasznos lett volna röviden ismertetni az egyes metrikákat (azonban sajnos valamilyen kladsztikai előtanulmány nélkül ez sem bizonyul legtöbbször elegendőnek), amelyek a törzsfák megbízhatóságának mértékét és stabilitását mutatják. A konzisztencia index (homoplázia-aránya a kapott legrövidebb törzsfákon), a retenciós index (a szünapomorfiák mértékét mutatja a törzsfákon) és a homoplázia index (a tényleges homopláziák számát mutatja a törzsfákon) a törzsfa megbízhatóságára mutat rá. A program kiszámolja ezeket az értékeket (a felhasználói környezettől függően), de kézileg is kiszámolhatók. A Bremer-féle (bomlási) index számszerűleg mutatja meg, hogy hány extra evolúciós lépésre van szükség, hogy egy-egy nódusz eltűnjön a legrövidebb törzsfákról. A “bootstrap” érték százalékos formában mutatja meg egy-egy nódusz gyakoriságát az adott számú (pl. 1000) törzsfa replikátumban. A magas “bootstrap” érték rendszerint párhuzamosan növekszik a Bremer-féle index értékével. A két utóbbi paraméter a törzsfa egyes nóduszainak (ágainak) stabilitására mutat rá.

“A hosszú történetű Albanerpetontidae család utolsó képviselője a Szerző által bevezetett *Albanerpeton pannonicum*. A 19-20. oldalon két rövid mondat foglalkozik spekuláció szintjén a faj kora pleisztocén kihalásával, ami egyben a jura óta élt család kihalását is jelenti. Mennyire valószínű, hogy egy nem kiemelkedően drasztikus éghajlatváltozás okozta az egész család teljes eltűnését?”

Az Albanerpetontidae kipusztulására nem lehet (egyelőre) egyértelmű magyarázatot adni, mivel számos biológiájukkal kapcsolatos aspektus mindmáig ismeretlen maradt (pl. a szaporodásukról semmit nem tudunk, bár mint minden kétéltű esetében az valami módon vízhez kötődött és nem kerültek elő lárvák; a kaméleonokéra emlékeztető táplálékszerzési technikájukra pedig néhány éve egy szerencsés körülmények között fennmaradt (borostyánkőbe zárt) lelet microCT vizsgálata révén jöttek rá a kutatók) (Daza et al. 2020, Wake 2020). Annyi biztos, hogy Észak Amerikából a paleocénben kipusztultak, de az európai korai oligocénban kezdődő második felvirágzásuk sikeresnek mondható (több mint 40 őslénytani lelőhely többféle üledékes környezetéből kerültek elő leleteik), majd a pliocénban az életterük fokozatosan beszűkül, a legutolsó lelőhelyeik karsztüledékekből ismeretesek (Csarnóta 2 és 3 – pliocén, Magyarország; Rivoli Veronese – kora pleisztocén, Olaszország) (Gardner et al., 2020). Abban teljesen egyetértek az opponenssel, hogy a negyedidőszak elején bekövetkező éghajlat és környezetváltozás kevésnek tűnik egy teljes család kipusztulására. Abban az adott területről kimutatott jóval fejlettebb (hidegre kevésbé érzékeny és komplex szaporodási stratégiával rendelkező) kétéltű csoportokkal való versengés is szerepet játszhatott.

Daza, J. D., Stanley, E. L., Bolet, A., Bauer, A. M., Salvador Arias, J., Čerňanský, A., Bevitt, J. J., Wagner, P., Evans, S. E. 2020. Enigmatic amphibians in mid-Cretaceous amber were chameleon-like ballistic feeders. *Science* 370 (6517): 687–691.

Gardner, J. D., Villa, A., Colombero, S., Venczel, M., Delfino, M. 2021. A Messinian (latest Miocene) occurrence for *Albanerpeton* Estes & Hoffstetter, 1976 (Lissamphibia: Albanerpetontidae) at Moncucco Torinese, Piedmont Basin, northwestern Italy, and a review of the European Cenozoic record for albanerpetontids, in Steyer J.-S., Augé M. L. and G. Métais (eds.), Memorial Jean-Claude Rage: A life of paleo-herpetologist. *Geodiversitas* 43(14): 391-404.

Wake, D. B. 2020. A surprising fossil vertebrate: an ancient amphibian converged on a chameleon-like way of feeding. *Science* 370 (6517): 654–655.

“A kladisztikai elemzés eredményeképp a 6. ábrán bemutatott törzsfán az *A. pannonicum* és közvetlen testvértaxonjainak neogén korú csoportja a kréta *A. nexuosum* testvére. Mennyire általánosítható a leletanyag hézagossága, tényleg nem ismeretesek a csoport maradványai a paleogénből? Ha az ősmaradványrekord ilyen mozaikos, mennyiben érinti ez az ezen alapuló kladisztikai elemzésekbe vetett bizalmat?”

Az Albanerpetontidae család leletanyagai véleményem szerint nagyon jól dokumentáltak Európában és Észak Amerikában, az afrikai és ázsiai előfordulásuk pedig jóval kevésbé. Az eddig dokumentált forgatókönyv szerint Európában a középső jurától (bath) a késő kréta (maastrichti) végéig maradtak fenn (K/T határig), majd eltűntek a kontinensről (valószínűleg kipusztultak) (Gardner & Böhme, 2008). A korai oligocéntól (rupeli) kezdődően azonban újra felbukkannak az európai fosszilis anyagokban pl. Németországban ((Möhren 12 (MP21), Ehrenstein (MP22), Grafenmühle (MP 22-23), Ronheim 1 (MP23) (Gardner & Böhme, 2008) és Törökország európai részén ((Kavakdere (MP25) (Georgalis et al., 2021). Észak Amerikából a kora kréta – késő paleocén közötti időintervallumban kerültek elő, ahol tehát nem haltak ki a K/T határon (Gardner & Böhme, 2008). Ázsiából a kora krétától (barremi) a késő krétáig (coniaci) kerültek elő leleteik (Matsumoto & Evans, 2018), míg Afrikából csak Marokkó kora krétájából (berriasi) ismertek (Gardner & Böhme, 2008). Nagy kérdés, hogy az oligocén legelején honnan kerültek újra Európába. Erre egy lehetséges szárazföldi folyósó Anatólia és a Balkán között húzódott (Georgalis et al., 2021), ami hosszú ázsiai szellem ága(k)at (ghost lineage) feltételez.

A kladisztikai elemzésekbe vetett bizalom szerintem töretlen, mivel az számítástechnikai algoritmusokon alapul és a parszimonia elvét követi, ami különösen jól látszik a genom változásait kladisztikai algoritmusokkal megjelenítő törzsfákon, amelyek elsődlegesek lehetnek a törzsfajlás modellezésében (persze ma még ez egy befejezetlen történet és a hiba rendszerint az emberi tényezőben keresendő). A fosszilis taxonok morfológiai karaktereinek kladisztikai feldolgozásánál jó összehasonlítási támpontot nyújthatnak a mai rokon csoportok genomváltozásai alapján generált törzsfák. Ez azonban lehetetlen olyan csoportoknál (ilyen az Albanerpetontidae család is), amelyek mára kipusztultak és genetikai anyag nem nyerhető belőlük. A másik fennálló probléma, hogy az Albanerpetontidae család hosszú evolúciója során morfológiailag vajmi keveset változott, így a csoporton belül a közösen szerzett jellegek (szünapomorfiák) száma viszonylag alacsony és nehezen feltérképezhető. Így nem meglepő, hogy az *Albanerpeton nexuosum* az analízis nyomán a kainozoikumi *Albanerpeton* klád testvércsoportjaként jelenik meg (Venczel & Gardner, 2005).

Gardner, J. D., Böhme, M. 2008. Review of the Albanerpetontidae (Lissamphibia), with comments on the paleoecological preferences of European Tertiary albanerpetontids; pp. 178–218 in J. T. Sankey and S. Baszio (eds.), Vertebrate Microfossil Assemblages: Their Role in Paleoecology and Paleobiogeography. Indiana University Press, Bloomington and Indianapolis, Indiana.

Georgalis, G. L., Čerňanský, A., Mayda, S. 2021. Late Paleogene herpetofaunas from the crossroads between two continents – new amphibian and reptile remains from the Oligocene of southern Balkans and Anatolia, in Folie A., Buffetaut E., Bardet N., Houssaye A., Gheerbrant E. and M. Laurin (eds.), Palaeobiology and palaeobiogeography of amphibians and reptiles: An homage to Jean-Claude Rage. Comptes Rendus Palevol 20 (15): 253-275.

Matsumoto, R., Evans, S. E. 2018. The first record of albanerpetontid amphibians (Amphibia: Albanerpetontidae) from East Asia. PLoS ONE 13(1): e0189767:1-58.

Venczel, M., Gardner, J. D. 2005. The geologically youngest albanerpetontid amphibian, from the lower Pliocene of Hungary. Palaeontology 48: 1273–1300.

“A vakgóték diszkusziójában említett *Bishara* és *Orthophya* taxonok miért nem szerepeltek a 11. ábrán bemutatott kladsztikai elemzésben?”

A *Bishara* és *Orthophya* taxonok azért nem kerültek be a kladsztikai analízisbe, mert amint azt az eredeti közleményben kifejtettük (Venczel & Codrea, 2018), azokról hiányos vagy ellentmondó információk álltak csak rendelkezésre, amit nem sikerült teljeskörűen tisztázni. A *Bishara backa* holotípusa elveszett és egy újabb gyűjtésű példány (agy izolált atlasz) ugyan hasonló az európai Proteidae fajaihoz, de egy hátcsigolya, amelyet Skutskas (2013) szintén ide sorolt, jelentősen különbözik az előbbi csoportétól. Az *Orthophya* típusanyaga (Oehningen, Német o., MN7/8) 1943-ban megsemmisült és így nem sikerült igazolni a maxilla meglétét vagy hiányát és a törzscsigolyák tövis nyúlványának meglétét vagy hiányát (lásd még Estes, 1981).

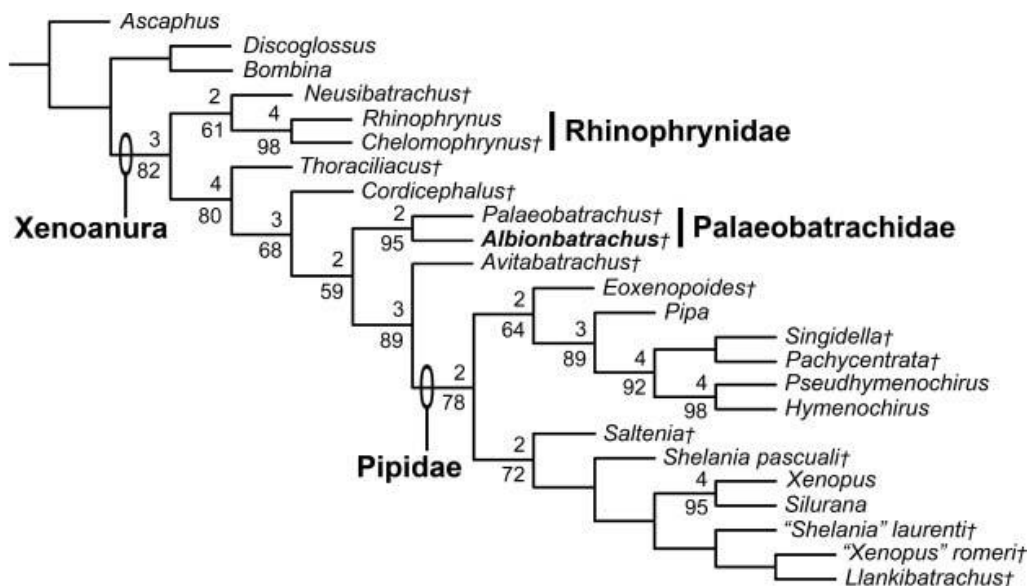
Estes, R. 1981. Gymnophiona, Caudata. Encyclopedia of Paleoherpetology, Part 2. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Germany, 115 pp.

Skutschas, P. P. 2013. Mesozoic salamanders and albanerpetontids of Middle Asia, Kazakhstan, and Siberia. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* 93:441–447.

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.

Az *Albionbatrachus oligocenicus* kladsztikai elemzésének eredményeiről esik szó a szövegben (35. o.) de nem találtam a törzsfát bemutató ábrát.”

Az *Albionbatrachus oligocenicus* filogenetikai helyzetét bemutató törzsfá kimaradt az ábrák közül, azt pótlásként ide illeszttem be:



Az ábra az *Albionbatrachus* Xenooanura taxonok közötti filogenetikai helyzetét mutatja, amely az analízis során kapott 3 legrövidebb törzsfá szigorú konszenzustörzsfája. A nóduszok feletti számok a Bremer féle indexet (Bremer, 1994), a nóduszok alattiak pedig a „bootstrap” százalékos értékeket mutatják. A kipszult taxonokat a nevük mögötti kereszttel jelöltük.

Bremer, K. 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics* 10: 295–304.

“A 17. és 20. ábrán hiányzik a lépték.”

Sajnos ezekről az ábrákról lemaradt a lépték, a két azokon szereplő holotípus léptékkal ellátott digitális képét a 16. és a 19. ábrákon lehet megfigyelni.

“Egyes *Palaeobatrachus* fajok leírásához szinonímlista kapcsolódik. A többi taxonnál ez nem lenne indokolt? Formailag nem szokványos a publikáció címének kezdetét megadni, viszont szükséges lenne az oldalszám, tábla-ábraszám hivatkozása.”

Egyetértek az opponenssel, hogy valamennyi olyan taxonnál indokolt a szinonímlista, ahol az adott taxon már szerepelt (főleg más néven) valamely publikációban. Mivel a legtöbb tárgyalt leírásban az adott taxon először lett, mint a tudomány számára új nem és/vagy faj bevezetve, ezért azoknál nem volt indokolt szinonímlistát megadni. A formai hibával a *Palaeobatrachus* taxonoknál egyetértek, sajnos az eredeti publikációból (Roček et al. 2021), gondolkodás nélkül (újra formázás nélkül) átvettem a szinonímlistát. A helyes minta az értekezésben a *Coronella miocaenica* leírásánál látható.

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.

“A *Hungarobatrachus* rendszertani besorolása a kladisztikai analízis után is *incertae sedis* maradt. Ha a karaktermátrixban az új nemzetség új fajára mindössze a bélyegek 13%-a adható meg, mennyire várható hitelesnek az elemzés eredménye?”

Sajnos a *Hungarobatrachus* rendszertani és kladisztikai szempontból egyes fontos csontvázelem részei még nem kerültek elő, ami megnehezíti a rendszertani besorolást és lerontja a kladisztikai elemzés paramétereit (pl. nem kerültek elő ide sorolható csigolyák, amelyek statisztikailag rendszerint a legnagyobb számban fordulnak elő a fosszilis anyagokban). Viszont a kladisztikai analízis támogatta a *Hungarobatrachus* Neobatrachia besorolását és modellezte az azonosított szünapomorfiák alapján annak potenciális helyét. Ha újabb karaktereket sikerül a jövőben beazonosítani, akkor a *Hungarobatrachus* törzsfán elfoglalt helye is változni fog.

“A Szerző és munkatársai által 2017-ben leírt *Oardasaurus glyphis* többször említésre kerül az értekezésben, de valamiért hiányzik a többi újonnan bevezetett taxonhoz hasonló részletes ismertetése.”

Igen, az ismertetésben bizonyos szempontok miatt kimaradt a BARBATTEIDAE fam. nov. (új család) és *Oardasaurus glyphis* gen. et sp. nov. (új nem és új faj). A leírás ingyenesen olvasható és letölthető az Oxford Academic kiadó weboldaláról az alábbi linkkel: <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlx008>. A későbbiekben (nyomdai kiadás esetén) pótolni szándékozom ezt a hiányt.

“Ugyanakkor a 26. ábrán a Barbatteidae gyíkok törzsfája az első időben kalibrált dendrogram, pedig a korábban bemutatottaknál is igen hasznos lenne a leszármazási kapcsolatok időbeliségének feltüntetése.”

Ahol (és amikor) erre lehetőség adódik, ilyen formában is fel lehet majd tüntetni a leszármazási kapcsolatokat.

“A *Diplocynodon kochi* részletes leírása mellett rövid utalás történik további leletekre, melyek vizsgálatában a Szerző is részt vett (Sabău et al. 2021), de nem világos, hogy erről miért nincs több információ az értekezésben. Annál is inkább, mivel Sabău et al. (2021) is foglalkozik ennek a krokodilnak a tengeri vagy édesvízi alkalmazkodásával.”

Ennek magyarázata röviden, hogy a holotípuson alapuló *Diplocynodon kochi* n. sp. leírásának kéziratát 2020 okt. 27-én nyújtottuk be közlésre, azt 2021 jan. 11-én fogadták el, de a publikálásra csak 2022 máj. 17-én került sor (Venczel & Codrea, 2022). Időközben egy magángyűjteményben további krokodil leletekre bukkantunk, amelyeket a gyűjtő a kolozsvári egyetem múzeumának ajándékozott. A legszebb mintadarab ismertetése korábban jelent meg (2021 jún.), mint a *D. kochi*, így ott csak *Diplocynodon* sp. néven szerepel (Sabău et al., 2021). A teljes anyag feldolgozása az értekezés megírása után fejeződött be, amely szabadon hozzáférhető (Venczel, 2023).

Sabău, I., Venczel, M., Codrea, V. A. 2021. *Diplocynodon*: a salt water eocene crocodile from Transylvania? North-Western Journal of Zoology 17: 117-121.

Venczel, M., Codrea, V. A. 2022. A new late Eocene alligatoroid crocodyliform from Transylvania. *Comptes Rendus Palevol* 21: 411-429.

Venczel, M. 2023. Updating the fossil record of the alligatoroid crocodylian *Diplocynodon* from the late Eocene of Transylvanian Basin. *Front. Amphib. Reptile Sci.* 1:1217025. doi: 10.3389/famrs.2023.1217025

“A 36. és 37. ábrák hasznos összefoglalását adják az itt tárgyalt taxonok időbeli és filogenetikai kapcsolatainak. Az ábraalírásban használt Kárpát-medence a lelőhelyekre ugyan vonatkoztatható, de a földtörténeti kontextusba helyezve nem szerencsés.”

Egyetértek az opponenssel, hogy az ábramagyarázatban félreérthető módon fogalmaztam, elég lett volna csak annyi, hogy: “A kutatásokban vizsgált Lissamphibia kétélűek (Squamata és Archosauria hüllők) vázlatos idő-törzsfája.”

“Hiányolom annak szövegbeli kifejtését, hogy az ábrázolt összefüggések mennyiben járulnak hozzá a globális ismereteinkhez, tartalmaznak-e újonnan felismert vagy módosított kapcsolatokat? Hogyan befolyásolhatja az összképet a leletanyag hézagossága? Vannak-e, s ha igen, melyek a jelentős felismert szellem ágak, „ghost lineage”-ek?”

A globális ismereteinkhez való hozzájárulást itt valóban nem fogalmaztam meg külön, azok lényegében az összefoglalásban vannak felsorolva. Természetesen, mint új szereplők a bevezetett új taxonok tartalmaznak, illetve feltételeznek új kapcsolatokat az egykori ökoszisztémákban és szellem ágakat is feltételeznek. Ez utóbbiak sorában többek között az Albanerpetontidae, Hynobiidae, Bombinatoridae kétélűek vizsgált képviselőit, valamint Blanidae és Scincidae gyíkokat és Aniliidae kígyókat lehetne megemlíteni. A felvázolt összkép egyelőre nagyon hézagos, első nekifutásra ennyit sikerült teljesíteni, a következő generációkra marad ezek kiegészítése.

“Az iharkúti szigetfauna tagjainak többféle paleobiogeográfiai affinitása más szerzők által is tárgyalt kérdés. Az itt vizsgált alakok is ezt támasztják alá, bár az elemzés *ad hoc* jellegű, a Szerző nem próbálkozik a különböző faunaprovinciákból eredeztethető összetevők kvantitatív jellemzésével. Ugyanez mondható el a Hátszegi-szigetről írtak kapcsán is. Érdekes lenne a két késő kréta sziget méretéből adódó különbség hatásának értékelése a vizsgált fauna szempontjából.”

A szigetfaunák fő jellemvonása az elszigeteltségükből adódik és feltételezhető, hogy a fauna gerincét (ha elég hosszú ideig tart a szigetek létezése) a bennszülött fajok teszik ki. A három vizsgált iharkúti kétélű csoportra (Albanerpetontidae, Alytidae és Neobatrachia békák) is igaz lehetett mindez. A Hátszegi-sziget faunáinak is teljes gőzzel folyik a dokumentálása, az alaposabb kvantitatív elemzésekre ezek publikálása után lesz érdemes sort keríteni. A két emlegetett sziget méretére és elszigeteltségére éppen a faunáik diverzitása mutat rá, tehát számomra az a kép rajzolódik ki, hogy az iharkúti sziget jóval elszigeteltebb volt, jóval szegényesebb faunával (talán jóval kisebb mérettel), ahonnan eddig nem sikerült kimutatni pl.

madtsoiid kígyókat és multituberculata emlősöket. A hátszegi sziget diverzitása jóval nagyobb volt és sokkal bonyolultabb ökológiai rendszerekkel rendelkezhetett, ami egyben tükrözi a globális euszatikus szintváltozás csökkenő tendenciáját a santoni és maastrichti között. A szintcsökkenés azt eredményezhette, hogy csökkent a szárazulatok közötti távolság, így nagyobb eséllyel kerülhettek új faunakomponensek az adott területre.

“Vajon a szezonális klíma igazolásának tartott növekedési vonalak a *Nidophis* kígyó csigolyáin alkalmasak-e az állat élethosszának becslésére? Ebben a fejezetben itt és a későbbiekben is felmerül, hogy a csonttani bélyegek paleoautökológiai értelmezése hogyan vethető össze más paleoökológiai értékelésekkel, pl. fogkopás-alapú táplálékpreferencia adatokkal.”

Igen, általánosságban elmondható, hogy a gerincesek csontjain megfigyelhető növekedési vonalak (növekedési zónák és annuluszok, amelyeket sötétebb színű megszakított növekedési vonalak - “lines of arrested growths” – határolnak) vizsgálatával a szkeletokronológia foglalkozik és értelemszerűen a vizsgált példányok életkorának meghatározására szolgálnak (lásd pl., Woodward et al. 2013, Petermann & Gauthier, 2020). Azonban megfigyelték, hogy az egyes növekedési ciklusokat az egyedfejlődés során a fényviszonyok, a csapadék és a hőmérséklet is befolyásolja (Köhler et al., 2012), így azok öskörnyezeti rekonstrukcióra is alkalmasak lehetnek (a megszakított növekedési vonalak a trópusokon a száraz, míg északon a hideg évszaknak felelnek meg). Saját kutatások során a *Nidophis insularis* késő kréta madtsoiid kígyón kívül növekedési vonalakat sikerült beazonosítani a késő eocén *Diplocynodon* csigolya apofízisein (Venczel, 2023) és egy késő miocén siklóféle (*Coluber hungaricus*) alsó állkapcsának coronoid nyúlványán is, amelyek alapján megbecsültem a példányok életkorát (Venczel, 1998). Elvileg a fogkopás vizsgálatok és az életkor megbecslése szkeletokronológiai módszerrel (ideális esetben) akár ugyanazon az egyeden is elvégezhető (ha megfelelő fogfelületek és hosszú vagy akár lapos csontok állnak rendelkezésre, amelyek alkalmasak mintavételezésre és csiszolatokat lehet készíteni belőlük és nagy felbontású, valamint megfelelő kontrasztot lehetővé tevő képalkotó eszközök állnak rendelkezésre).

Köhler, M., Marín-Moratalla, N., Jordana, X., Aanes, R. 2012. Seasonal bone growth and physiology in endotherms shed light on dinosaur physiology. *Nature* 487: 358-361.

Peterman, H., Gauthier, J. A. 2020. Skeletochronology Reconciles Differences in Growth Strategies and Longevity in the Common Chuckwalla (*Sauromalus ater*) with Implications for Squamate Life-History Studies. *Copeia* 108(1): 72-82.

Woodward, H. N., K. Padian, Lee, A. H. 2013. Skeletochronology; pp. 195–215 in *Bone Histology of Fossil Tetrapods*. Padian K. and E.-T. Lamm (eds.). University of California Press, Berkeley.

Venczel, M. 1998. Late Miocene snakes (Reptilia: Serpentes) from Polgárdi (Hungary): a second contribution. *Acta Zoologica Cracoviensia* 41: 1–22: p. 4.

Venczel, M. 2023. Updating the fossil record of the alligatoroid crocodylian *Diplocynodon* from the late Eocene of Transylvanian Basin. *Front. Amphib. Reptile Sci.* 1:1217025.

“A paleogén ősföldrajzát illetően Eurázsia létrejöttét az Uráli-óceán bezáródásával és az Urál orogenezisével a paleozoikum végén kulmináló és a kora jurára lezáródó folyamatnak tekintik, az eocén-oligocén átmenet körüli faunakapcsolatokat ez vélhetően nem befolyásolhatta.”

Az opponens által megfogalmazott tektonikai folyamatokkal egyetértek, ami általam félreérthető módon lett megfogalmazva. Különböző munkákból az az ősföldrajzi kép rajzolódik ki, hogy a Turgai-szoros az eocén végéig létezett, amely a Kazahsztáni magassíkságot (Kazakhstanian High) választotta el az Orosz bloktól (Russian Land) és amely az eocén-oligocén átmenet idején vált átjárhatóvá (pl. eusztatikus szint csökkenés következtében, többek között a déli jégsapka kiépülése miatt), ezáltal létrehozva egy északi szárazföldi folyósót Ázsia és Európa között (Rage & Roček, 2003). Délen is kialakult egy szárazulati útvonal összekötve egy korábban nagyrészt elszigetelt faunaprovinciát („Balkanotolia”) Európa nyugati részével (Licht et al., 2022), ezzel megágyazva a nagy fauna átalakulásnak (“Grand Coupure”).

Rage, J.-C., Roček, Z. 2003. Evolution of anuran assemblages in the Tertiary and Quaternary of Europe, in the context of palaeoclimate and palaeogeography. *Amphibia-Reptilia* 24: 133–167.

Licht, A., Métais, G., Coster, P., İbilioğlu, D., Ocakoğlu, F., Westerweel, J., Mueller, M., Campbell, C., Mattingly, S., Wood, M.C., Beard, K.C., 2022. Balkanotolia: The insular mammalian biogeographic province that partly paved the way to the Grande Coupure. *Earth-Science Reviews* 226, 103929. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2022.103929>.

“Az E-OI határ környéki klímátörténet jellemzéséhez valószínűleg nem elégséges a gerinces leletek időbeli lefedettsége, de hiányolom a források idézését, pl. az oligocénre jellemzőnek tartott éves átlaghőmérséklet megadásánál.”

Teljesen egyetértek az opponenssel, hogy az eocén-oligocén átmenet éghajlat változásait nem lehet csak a gerinces leletek jegyzéke alapján jellemezni. Mivel kevés gerinces adat állt rendelkezésre, ezért csak a krokodilok (amelyek alapján meglehetősen húzni a minimális évi középhőmérsékletet) és a hidegkedvelő farkoskétéltűek (*Mioproteus*) első megjelenése tűnt relevánsnak. A Mérai Formáció kora rupeli (MP 21) babérfélék és egzotikus bükkfélék által uralt növénytakarójának pollen analízise alapján, Petrescu (1972) ott 19-20 °C körüli évi középhőmérsékletet és monszun típusú szubtrópusi éghajlatot feltételezett.

Petrescu, I. 1972. Caracterele generale ale spectrului sporo-polinic din Oligocenul părții de NV a Transilvaniei. *Studia Universitatis Babeş-Bolyai, Ser. Geologie-Mineralogie* 2: 65-69.

“A neogénben a badeni herpetofaunák kapcsán érdemes lenne tárgyalni a középső miocén klímaoptimum és az azt követő klímaátmenet kimutathatóságát. A szarmata éghajlati trendjeinek rekonstrukciója is anekdotikus, felmerül a kérdés, hogy lehetséges-e bármi számszerűsítést végezni a vizsgált faunák segítségével. Hasonlóképpen, a szarmata-pannon átmenet faunasukcesszója is rejthet-e ilyen lehetőséget?”

Az általunk vizsgált badeni és szarmata faunákban a krokodilok megléte vagy hiánya alapján lehet körvonalazni a miocén klíma optimum meglétét. Azonban sajnos a leletanyagokat szolgáltató lelőhelyek csak az európai miocén klímaoptimum (ami nagyjából az MN3-MN6 közötti biosztratigráfiai zónákat jelenti) végszakaszát fedik le, így hazai viszonylatban kevésbé észlelhető annak az amplitúdója. Viszont a késő badeni/kora intervallumban hangsúlyozottan kialakuló észak-déli klíma zonáció (Böhme, 2003) igazolható a krokodil leletek alapján (pl. azok jelen voltak a Sámsonháza 3 badeni lelőhelyen és a délebben fekvő Kőalja 2/1 és 2/2 lelőhelyeken, de már hiányoztak a mátraszőlősi késő badeniben; É-Magyarország egyetlen

szarmata korú lelőhelyéről sem került elő krokodil lelet, de azok még előfordultak a délebben fekvő tasádi és vércsorogi kora szarmata lelőhelyeken (Hír et al., 2016, 2017).

A szarmata-pannon átmenetet a herpetofaunában az új faunaelemek megjelenésével bekövetkező diverzifikáció jelentette, amelyet a felsőtárkányi medence legfelső rétegsorában (3/10-es lelőhely) figyeltünk meg (Hír & Venczel, 2013), ami összhangban van az észlelhető csapadékosabbá váló éghajlattal. Az éves csapadékátlagot a herpetofauna alapján egy Böhme et al. (2006) által kidolgozott képlet segítségével számoltuk ki (Hír & Venczel, 2013). Az alábbi táblázatban a “MAP” az éves átlagcsapadékot jelenti.

Table 1. Ecophysiological index of selected fossil taxa and MAP of some FF-FT localities.

	FF2/3	FT1	FT2	FT3/2	FT3/10
1					0.0917
2					0.513
3					0.9768
4					0.3918
5		0.9768			
6		0.3918	0.3918	0.3918	0.3918
7					0.513
8	0.3918	0.3918	0.3918	0.3918	0.3918
9	1				1
10					
11	0.3918	0.3918	0.3918	0.3918	0.3918
12			0		0
13	0.3918	0.3918	0.3918		0.3918
14	0.513		0.513	0.513	0.513
15	1	1	1		
16		0.0917	0.0917		
17	0.0917	0.0917	0.0917	0.0917	
18	0	0	0	0	0
19	0			0	0
20	0	0		0	
21	0	0	0	0	0
22		0			
23	0				0
24		0			
25			0		
26	0.0917	0.0917	0.0917		0.0917
27			+		
28			+	+	+
29		+			
30				+	+
31	+				
32		+			
33			+		
34		+			+
35					+
36			+	+	
37		+	+		+
38	+				+
39	+	+	+	+	
Σ	3.8718	3.8191	3.3553	1.7801	5.6582
Ecophysiological index	0.298	0.273	0.258	0.198	0.333
MAP± 250-280 mm	680	620	584	440	764

Böhme, M. 2003. The Miocene Climatic Optimum: evidence from ectothermic vertebrates of Central Europe. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 195: 389-401.

Böhme, M., Ilg, A., Ossig, A., Küchenhoff, H. 2006. New method to estimate paleoprecipitation using fossil amphibians and reptiles and the middle and late Miocene precipitation gradients in Europe. *Geology* 34: 425-428.

Venczel, M., Hír, J. 2013. Amphibians and Squamates from the Miocene of Felsőtárkány Basin, N-Hungary. *Palaeontographica Abteilung A* 300: 117-158.

Hír, J., Venczel, M., Codrea, V., Rössner, G. E., Angelone, C., Hoek Ostende, L. W., van den Rosina, V. V., Kirscher, U., Prieto, J. 2016. Badenian and Sarmatian s. str. from the Carpathian area: Overview and ongoing research on Hungarian and Romanian small vertebrate evolution. *Comptes Rendus Palevol* 15: 863-875.

Hír, J., Venczel, M., Codrea, V., Rössner, G. E., Angelone, C., Hoek Ostende, L. W., van den Rosina, V. V., Kirscher, U., Prieto, J. 2017. Badenian and Sarmatian s. str. from the Carpathian area: Taxonomical notes concerning the Hungarian and Romanian small vertebrates and report on the ruminants from the Felsőtárkány Basin. *Comptes Rendus Palevol* 16: 312–332.

“A paleogén és neogén alfejezetek kapcsán némileg zavaró a globális és a regionális Paratethys kronosztratigráfiai skálák egységeinek kevert használata a szárazföldi faunák tárgyalásában. Itt jegyzem meg, de akár az értekezésben korábban is segíthetné az olvasót egy rétegtani táblázat a használt kronosztratigráfiai (globális és regionális) és a biosztratigráfiai (pl. MN zónák) korrelációjának szemléltetésével.”

Teljesen egyetértek az opponenssel, hogy jobb lett volna elkerülni a globális és regionális kronosztratigráfiai skálák kevert használatát és az eligazodásban sokat segíthetett volna egy idevágó kronosztratigráfiai és biosztratigráfiai összefoglaló táblázat. Ezt a későbbiekben (pl. nyomdai megjelentetés esetén) mindenképpen pótolni fogom.

Budapest, 2024 augusztus 6-án

A handwritten signature in blue ink, appearing to read 'Venczel', with a long horizontal flourish underneath.