

Venczel Márton

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



MTA doktori értekezés
Budapest
2023

TARTALOM

1. BEVEZETÉS.....	5
2. ÚJ TAXONOKAT SZOLGÁLTATÓ LELŐHELYEK.....	6
2.1. Késő-kréta „Ausztro-Alpin sziget”	6
2.1.1. <i>Ibarkút</i>	6
2.2. Késő-kréta „Hátszeg-sziget”	6
2.2.1. <i>Puj (= Pui)</i>	7
2.2.2. <i>Valiora (Vălioara-Fântânele és Vălioara-Budurone)</i>	8
2.2.3. <i>Tustya (= Tuștea) - dinoszaurusz fészkelő hely</i>	10
2.2.4. <i>Alsó Váradszék (= Oarda de Jos)</i>	10
2.3. Eocén lelőhely.....	10
2.3.1. <i>Kolozsmonostori mészkőfejtő</i>	10
2.4. Oligocén lelőhelyek.....	10
2.4.1. <i>Szucság 1 (Suceag 1)</i>	11
2.4.2. <i>Kolozsvár – Fellegvár (Cetățuia)</i>	11
2.5. Középső miocén lelőhelyek Észak Magyarországról és a Partiumból.....	12
2.5.1. <i>Kőalja 2/2 (Subpiatră)</i>	12
2.5.2. <i>Mátraszőlős 2</i>	12
2.6. Késő miocén lelőhely – Dunántúli-középhegység.....	12
2.6.1. <i>Polgárdi 4</i>	12
2.7. Pliocén lelőhely - Villányi hegység.....	13
2.7.1. <i>Csarnóta 2</i>	13
2.8. Korai pleisztocén lelőhely - Királyerdő hegység.....	13
2.8.1. <i>Betfia 2 (= Betfia 9)</i>	13
3. ANYAG ÉS MÓDSZEREK.....	13
4. VIZSGÁLT TAXONOK A KÁRPÁT-MEDENCÉBŐL.....	15
4.1. Albanerpetonfélék.....	15
4.1.1. Rendszerező öslénytan.....	15
<i>Albanerpeton pannonicum</i> Venczel & Gardner, 2005.....	16
4.1.2. <i>Diszkusszió</i>	19
4.2. Szögletes fogsorú gőték.....	20
4.2.1. Rendszerező öslénytan.....	20
<i>Parahynobius betfianus</i> Venczel, 1999a.....	22
<i>Parahynobius kordosi</i> Venczel, 1999a.....	24
4.2.2. <i>Diszkusszió</i>	24
4.3. Vakgötefélék.....	24
4.3.1. Rendszerező öslénytan.....	24
<i>Mioproteus gardneri</i> Venczel & Codrea, 2018.....	25
4.3.2. <i>Diszkusszió</i>	26
4.4. Szalamandrafélék.....	27
4.4.1. Rendszerező öslénytan.....	27
<i>Carpathotriton matraensis</i> Venczel, 2008.....	28
4.4.2. <i>Diszkusszió</i>	30
4.5. Dajkabékafélék.....	30
4.5.1. Rendszerező öslénytan.....	30
<i>Paralatonia transylvanica</i> Venczel & Csiki, 2003.....	30
4.5.2. <i>Diszkusszió</i>	31
4.6. Unkabékák.....	32
4.6.1. Rendszerező öslénytan.....	32
<i>Hatzegobatrachus grigorescui</i> Venczel & Csiki, 2003.....	32
4.6.2. <i>Diszkusszió</i>	33
4.7. Palaeobatrachida békák.....	34
4.7.1. Rendszerező öslénytan.....	34
<i>Albionbatrachus oligocenicus</i> Venczel, Codrea & Fărcaș, 2013.....	34
4.7.2. <i>Diszkusszió</i>	36

4.8. További Palaeobatrachida békák.....	37
4.8.1. Rendszerező öslénytan.....	37
<i>Palaeobatrachus hiri</i> Venczel, 2004.....	37
<i>Palaeobatrachus codreavlahi</i> Venczel, 2021.....	39
<i>Palaeobatrachus langhae</i> (Fejérváry, 1917).....	41
4.8.2. Diszkusszió.....	42
4.9. Ásóbékák.....	44
4.9.1. Rendszerező öslénytan.....	44
<i>Pelobates sanchizi</i> Venczel, 2004.....	45
4.9.2. Diszkusszió.....	45
4.10. Neobatrachia békák.....	46
4.10.1. Rendszerező öslénytan.....	46
<i>Hungarobatrachus szukacsi</i> Szentesi & Venczel, 2010.....	46
4.10.2. Diszkusszió.....	50
4.11. Tejuszerű gyíkok.....	51
4.11.1. Rendszerező öslénytan.....	51
<i>Barbatteius vremiri</i> Venczel & Codrea, 2016.....	51
4.11.2. Diszkusszió.....	53
4.12. Kígyók.....	55
4.12.1. Rendszerező öslénytan.....	55
<i>Coronella miocaenica</i> Venczel, 1998.....	56
4.12.2. Diszkusszió.....	56
<i>Zamenis praelongissimus</i> (Venczel, 1994).....	56
<i>Zamenis szymdlari</i> (Venczel, 1998).....	59
4.12.3. Diszkusszió.....	60
4.13. Atoposaurid krokodilok.....	61
4.13.1. Rendszerező öslénytan.....	61
<i>Aprosuchus ghirai</i> Venczel & Codrea, 2019.....	62
4.13.2. Diszkusszió.....	68
4.14. Alligatoroid krokodilok.....	71
4.14.1. Rendszerező öslénytan.....	71
<i>Diplocynodon kochi</i> Venczel & Codrea, 2022.....	71
4.14.2. Diszkusszió.....	75
5. KÉTÉLTŰ- ÉS HÜLLŐ FAUNÁK VÁLTOZÁSAI A KÁRPÁT-MEDENCÉBEN. ŐSÁLLATFÖLDRAJZI KAPCSOLATOK - ŐSKÖRNYEZETI ÉRTÉKELÉS.....	76
5.1. Késő kréta „Szigetfaunák”.....	76
5.1.1. Ibarkút.....	76
5.1.2. „Hátság-sziget”.....	78
5.2. Paleogén időszak.....	81
5.3. Neogén időszak.....	83
5.3.1. Badeni korszak.....	83
5.3.2. Szarmata korszak.....	84
5.3.3. Szarmata - pannon átmeneti fauna.....	85
5.3.4. Messinai (pontuszi) korszak.....	86
5.3.5. Pliocén.....	88
5.4. Negyedkor.....	89
5.4.1. Korai pleisztocén.....	89
6. ÖSSZEFOGLALÁS.....	90
7. A KUTATÁSOK TÁVLATI IRÁNYAI.....	92
8. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS.....	93
9. ENGLISH ABSTRACT.....	94
10. FELHASZNÁLT IRODALOM.....	97

Címlapon a *Diplocynodon kochi* koponyája, a háttérben nilusi
krokodil

1. BEVEZETÉS

Jelen munka a Kárpát-medence mintegy 55 fontosabb gerinces őslénytani lelőhelyéről származó leletanyag vizsgálatának eredményeit összegzi, különös tekintettel az általam és munkatársaimmal közösen leírt új Lissamphibia (modern kétéltűek), Squamata (pikkelyes hüllők) és Archosauria (krokodilok) taxonokra. A kutatások a késő kréta (santoni-maastrichti) - korai pleisztocén közötti időintervallumra terjedtek ki és főként az általunk feltárt lelőhelyek gerinces anyagaira támaszkodtak, de több esetben bizonyult hasznosnak a feldolgozatlan gyűjteményi anyagok átvizsgálata is.

A kutatások kezdetén (az 1980-as évek vége) a késő-kréta és paleogén Lissamphibia és Squamata faunák még teljesen ismeretlenek voltak a Kárpát-medencében, míg a neogén és negyedkor eleji faunákról is vajmi keveset tudtunk. A Hátszegi-medencéből a legelső késő kréta herpetofaunát is taglaló publikáció a múlt század kilencvenes éveinek a végén jelent meg (Grigorescu et al. 1999). Később az is kiderült, hogy az erdélyi késő kréta lelőhelyek száma jóval magasabb és azok messze túlnyúlnak a Hátszegi-medence határán. Az iharkúti lelőhelyek feltárása, amelyek szintén szolgáltatott Lissamphibia kétéltűeket és pikkelyes hüllőket, a kétezres évek elején kezdődött (Ősi et al. 2012). Kolozsvár környékéről a kétezres évek elején két korai oligocén (rupeli) lelőhelyről kerültek elő jelentősebb kétéltű és hüllő leletek, amelyek vizsgálata és az anyag publikálása még folyamatban van (Venczel et al. 2013, Venczel & Codrea 2018). A középső miocén kétéltűeket, pikkelyes hüllőket és krokodilokat is szolgáltató lelőhelyek alaposabb feltárása Észak-Magyarországon a kilencvenes évek végén kezdődött (Hír et al. 1998), míg a Partiumban a kétezres évek elején (Hír et al. 2002). A késő miocén és az alsó pleisztocén közötti intervallum fosszilis herpetofaunáit részben Bolkay (1913), majd Fejérváry (1917), Fejérváry-Lángh (1923), és Szunyoghi (1932) tanulmányozta, azonban az adott területen rendszeres kutatás csak a múlt

század kilencvenes éveinek elejétől kezdődött (Venczel 1991, 1992, 1994, 1998, 1999a-b, 2000a-c, 2001, 2004, 2006, 2007, 2008; Venczel & Gardner 2005; Venczel & Sanchiz 2005; Venczel & Ştiucă 2008; Venczel & Hír 2013, 2015). Ennek az egyik következménye, hogy az adott gerinces csoportokat taglaló monográfiákból [pl. farkos kétéltűek - Estes (1981), farkatlan kétéltűek - Sanchiz (1998), gyíkok - Estes (1983), kígyók - Rage (1984)] a Kárpát-medence területe jórészt kimaradt.

A fosszilis herpetofaunák kutatásában nagyrészt az a tendencia érvényesült, hogy az fokozatosan haladt a geológiai fiatalabb lelőhelyektől az idősebbek felé (a késő pleisztocéntól a késő krétáig), így vissza az időben szinte lépésről lépésre lehetett követni a jelentősebb fauna változásokat. Az adott lelőhelyek vizsgálatánál a fő szempont a fauna összetételének lehető legalaposabb dokumentálása volt. A fauna diverzitásából pedig az egykori ökoszisztémák komplexitására, az állatföldrajzi kapcsolatokra, valamint a térben és időben bekövetkező környezeti változásokra is lehetett következtetni. A lelőhelyekről leírt néhány csoport mára már család szinten is kipusztult (Albanerpetontidae ősi kétéltűek, Palaeobatrachidae békák, Paramacellodidae, Barbatteidae és Borioteiidae gyíkok, Madtsoiidae kígyók, Atoposauridae és Diplocynodontidae krokodilok), míg mások korai képviselői kipusztultak ugyan, de később megjelent alakjaik mind a mai napig fennmaradtak (pl. szögletes fogsorú gőték, vakgőtefélek, unkabéka-félék).

A szárazföldi faunák kialakulását és fejlődését alapvetően befolyásolták a globális tektonikai folyamatok, amelyek meghatározták az egykori kontinensek mozgását és a közöttük megszűnő vagy újra kialakuló szárazulati kapcsolatokat (pl. a tengerszint-ingadozások révén), valamint a klíma- és az ezzel szorosan összefüggő környezetváltozások, amelyek szintén rányomták bélyegüket egy adott időszak faunáinak összetételére. Mivel a kutatott csoportok valamennyien ektotermek, ezért bizonyos fajok együttes jelenléte vagy hiánya sokat elárulhat az egykori környezeti viszonyokról.

Az állatföldrajzi kapcsolatok feltárása nyomán érthetővé válik az egyes csoportok kialakulása és elterjedése az egyes kontinenseken. Ugyanakkor a szigetfaunák esetében feltételezhető (pl. az iharkúti „Ausztro-Alpin sziget” és a „Hátszeg-sziget”), hogy az ott előforduló fajok más módon (uszadékfákon, úszó „szigeteken” sodródva, vagy csak rövid ideig létrejövő szárazföldi folyósókon haladva) „hódították meg” az adott élőhelyeket és ott sajátos módon alkalmazkodtak a helyi viszonyokhoz és fejlődtek tovább. Így az onnan feltárt faunák nagyban különbözhetnek a stabil szárazulatok (kratonok) faunáitól, vagyis a szigetfaunákat nagyfokú endemizmus jellemezhetette.

A munka fontosabb célkitűzései a következők: 1) a Kárpát-medencéből az általunk leírt új Lissamphibia, Squamata és Archosauria taxonok rendszertani, taxonómiai és filogenetikai értékelése, 2) a felfedezett taxonok ősszárazföldrajzi kapcsolatainak megállapítása és 3) az őskörnyezeti adatok tükrében a fauna változások lehetséges okainak megállapítása.

2. ÚJ TAXONOKAT SZOLGÁLTATÓ LELŐHELYEK

2.1. Késő-kréta, „Ausztro-Alpin sziget”

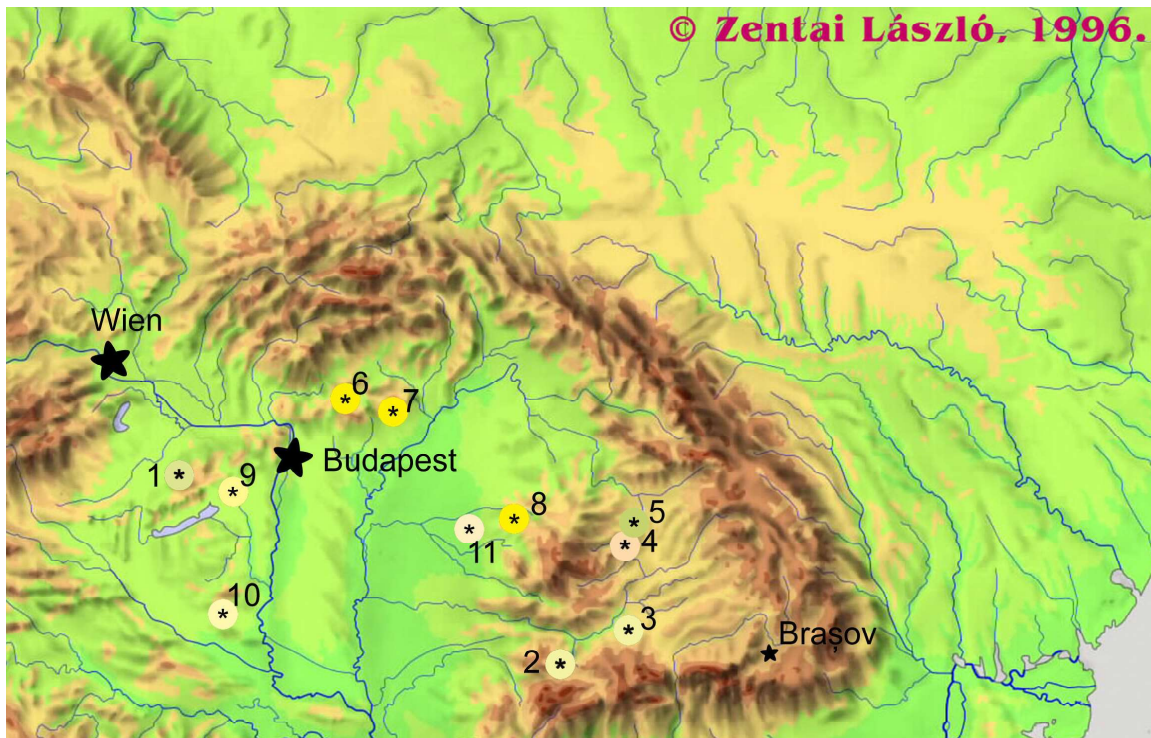
2.1.1. Iharkút

Az iharkúti felső-kréta (santoni) lelőhelyek az Északi-Bakonyban, az egykori Iharkút település közelében (Bakonyjától 3 km-re keletre, Németbányától 2 km-re északra), a Bakonyi Bauxitbánya Zrt. egykori külfejtés bauxitbányájában található (1. ábra). A feltárt 50–60 méter vastag, gerinces fossziliákban gazdag rétegsor a Csehányai Formációba tartozik, amely a felső-triász Fődolomit karsztos töbreiben felhalmozódott bauxitot fedi. A pollen vizsgálatok alapján (Knauer & Siegl-Farkas 1992, Siegl-Farkas 1993, Siegl-Farkas & Wägrich 1996, Bodor & Baranyi 2012) a felhalmozódott leletek kora a késő-santonira tehető. Az izolált csontleletek legnagyobb része az Sz-6 lelőhely, borostyán darabokban és tojásbélyegzőkben gazdag (Szentesi 2007,

Prondvai et al. 2017) magas szervesanyag-tartalmú bázisbreccsa rétegekből (Unit 1) került elő. A békák mellett halak, albanerpetontidék, teknősök, pikkelyes hüllők, krokodilok, dinoszauruszok, pteroszauruszok és madár leletek kerültek elő (Ósi et al. 2012). A felfelé finomodó szemcseméret alapján az Sz-6 lelőhely egy mederkitöltésnek tekinthető (Botfalvai et al. 2015), míg a bázisbreccsa leletanyagát kitevő különböző méretű, gyakran vertikális orientációjú és osztályozatlan csontanyag egy nagysűrűségű villámárvíz üledékeként azonosítható (Botfalvai 2018). A csontok jó megtartásúak, szállítódási nyomok általában nem figyelhető meg rajtuk (pl. koptatás, lekerekített csontszélek) de gyakran töredeztettek és a törésvonalak egymáshoz képest elmozdulhattak; a csontfelszíneken és a csonthézagokban gyakran piritesedés figyelhető meg. A szárazföldi aprógerinces faunában a kétélűeket az albanerpetontidék (töredékes állkötzi csont, felső- és alsó állkapocs maradványok, amelyek feltehetően egy eddig ismeretlen új fajhoz tartoznak) (Szentesi et al. 2013), békák (*Bakonybatrachus fedori* Szentesi & Venczel, 2012, dajkabéka-féle és a *Neobatrachia* alakkörébe tartozó *Hungarobatrachus szukacsi* Szentesi & Venczel, 2010), míg a pikkelyes hüllőket különféle gyíkok [pl. *Pelsochamops infrequens* (Chamopsiidae), *Bicuspidon* aff. *hatzegiensis*, *Chromatogenys tiliquoides* (Polyglyphanodontinae), *Distortodon rhomboideus* (Scincomorpha)] (Makádi 2006, 2013a, 2013b; Makádi & Nydam, 2015) és egy édesvízi moszasaurusz (*Pannoniasaurus inexpectatus* Makádi, Caldwell & Ósi, 2012) (Makádi et al. 2012) képviselték. Az iharkúti lelőhelyekről eddig farkos kétélűeket és kígyókat nem sikerült kimutatni.

2.2. Késő-kréta „Hátszeg-sziget”

Erdély északnyugati részétől (a Szamos völgyétől Zsibó környékén és a Sebes Körös völgyétől a Bárdi medencében) a déli részéig (a Maros és a Sebes völgyétől a Hátszeg és a Ruszka intramontán medencéig), egy mintegy 300



1. ábra. Új taxonokat szolgáltató lelőhelyek a Kárpát-medencéből. 1. Iharkút (santoni), 2. Hátszegi-medence (maastrichti), 3. Alsó Váradja (= Oarda de Jos, maastrichti), 4. Kolozsvár - Fellegvár (rupeli), 5. Kolozsmonostor (priabonai), 6. Mátraszőlős (késő badeni), 7. Felsőtárkány - Felnémet (szarmata), 8. Kőalja (= Subpiatră, badeni), 9. Polgárdi (messinai), 10. Csarnóta 2 (piacenzai), 11. Betfia (bihari).

km hosszú és 150 km széles területen (megközelítőleg 80.000 km²) elszórta bukkannak a felszínre szárazulati aprógerinces fossziliákat is szolgáltató késő-kréta (maastrichti) lelőhelyek. Az üledékek nagy részét posztorogén fázisban feltöltődött konglomerátum, homokkő és agyapala teszik ki (Krézsek & Bali 2006, Therrien 2006). Helyileg a kontinentális üledékek paralikus-delta típusú sorozatokra települtek (Codrea et al. 2010, Vremir et al. 2015).

2.2.1. Puj (= Pui)

A Borbát folyó meder bevágásaiban és a mederágyban megfigyelhető Puj rétegek a Szentpéterfalvi (= Sânpetru) Formáció (vastagsága eléri a 2500 métert) alsó részével korrelálhatók (Nopcsa 1905; Grigorescu et al. 1985, 1999). Paleomágneses vizsgálatok alapján (Panaiotu & Panaiotu 2010) a Szentpéterfalvi Formáció rétegsora mintegy 72-67,8 millió éve képződött és azokban hidromorf őstalajok vannak túlsúlyban, míg a Puj rétegekre az

ártéri környezetben kialakult, gyökérnyomokban gazdag (Therrien 2005), érett őstalajok jellemzőek. A rétegsor kis dőlésszögű, helyenként jól megfigyelhető oldalsó gyarapodással, amelyet egy kelet-északkeleti - nyugat-délnyugati irányú folyórendszer alakíthatott ki (Van Itterbeek et al. 2004). A csillámban gazdag vörös aleuritban (szmektit, illit, valamint kevesebb klorit és kaolinit) a mészkéreg rétegszint is jelen van, helyenként zöld konglomerátum és homokkő betelepüléssel (Codrea & Solomon 2012). A mészkéreg feletti rétegekben gyakoriak a csiga fedőlemezek (Pană et al. 2001) és az aprógerinces maradványok (Grigorescu et al. 1985; Van Itterbeek et al. 2004; Folie & Codrea 2005; Csiki et al. 2005; Venczel & Codrea 2016). Az innen kikerült fossziliák gyakran fehéres színűek, vörös agyagos kitöltéssel és a csontvázakba behatoló gyökérnyomokkal [pl. a *Barbatteius vremiri* gyík esetében (Venczel & Codrea 2016)]. A Puj melletti fűrészmalom közeléből Codrea



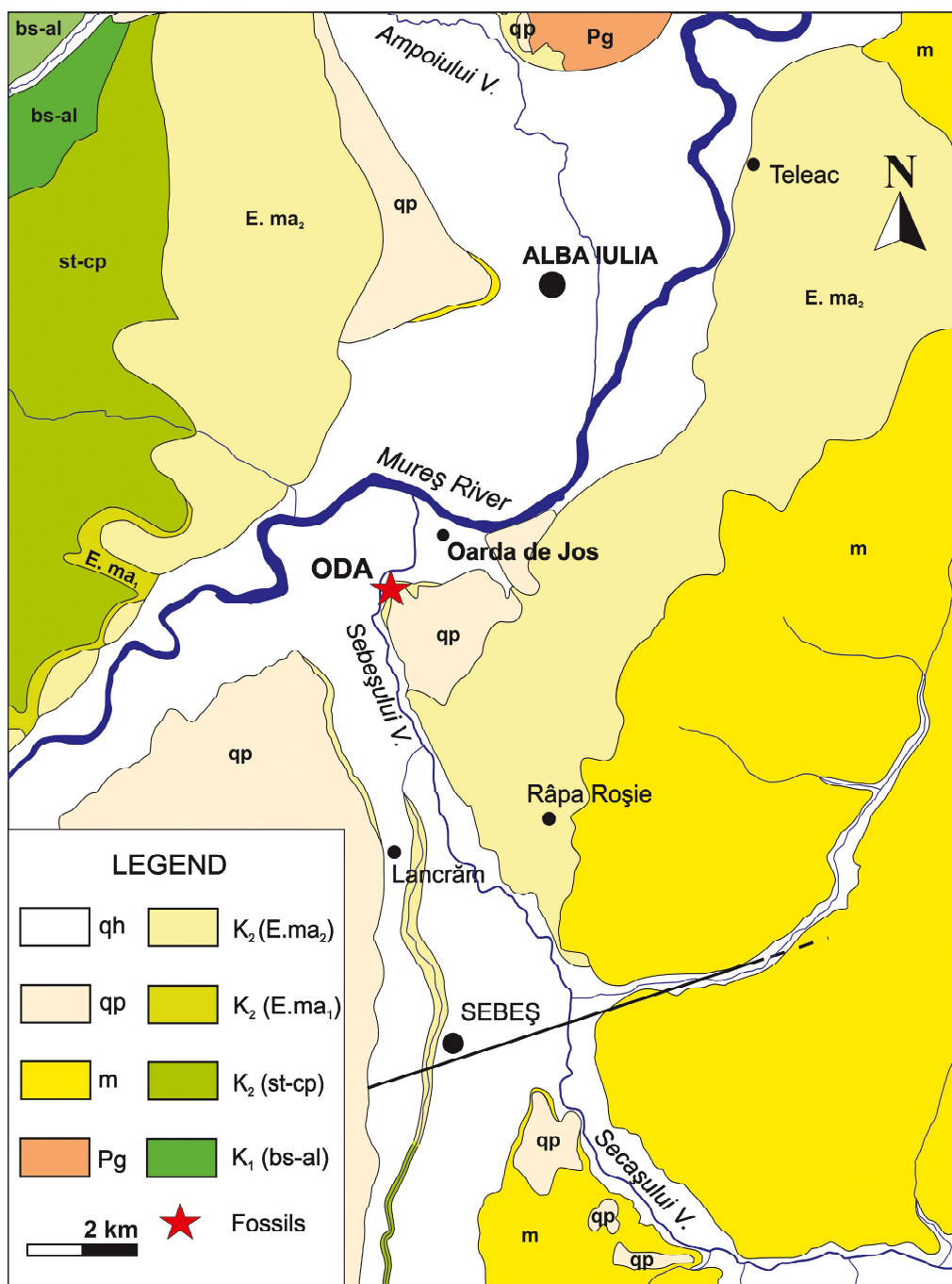
2. ábra. A Hátszegi-medence fontosabb késő kréta lelőhelyei (Venczel et al. 2015 nyomán). 1. Valiora-Fântânele 1; 2. Valiora-Budurone; 3. Valiora-Fântânele 2; 4. Tustya; 5. Szentpéterfalva "Scoabă"; 6. Puj "Islaz"; 7. Puj "Depozit"; 8. Puj "Gater". Színmagyarázat: 1. kristályos alapkőzet, 2. banatitok, 3. pre-maastrichti üledékes kőzetek, 4. maastrichti kontinentális üledékek, 5. paleogén-neogén összletek, 6. negyedkori üledékek.

& Solomon (2012) a fenti vörös rétegsorok mellett három további rétegszintet is kimutattott (2. ábra). Ezekben a fekete aleurit csillámban gazdag, gyakori piritesedéssel, amely az oxigénben szegény állóvizekre, morotvákra jellemző. Az innen kikerült fossziliák szürkésbarnák vagy feketék, nagyon gyakori pirites lerakódásokkal. A „Pui Islaz” lelőhelyről albanerpetontidákat (*Albanerpeton* sp.), korongnyelvű békákat (cf. *Eodiscoglossus* sp., cf. *Paradiscoglossus* sp.), borioteioid- (*Bicuspidon hatszegiensis* Folie & Codrea, 2005) és paramacellodid gyíkokat *Becklesius* (*Becklesius nopcsai* Folie & Codrea, 2005, *Becklesius* cf. *B. hoffstetteri*) és madtsoiid kígyókat mutattak ki (Folie & Codrea 2005). A középső rétegszintből („Pui Depozit”) Lepisosteidae indet. halakat, *Albanerpeton* sp. kétélűteket, paramacellodid (*Becklesius* cf. *nopcsai*) gyíkokat, Dortokidae indet. és cf. *Kallokibotion bajazidi* teknősöket, *Allodaposuchus precedens*, ?*Acynodon* sp. és *Doratodon* sp. krokodilokat, Dromeosauridae theropodákat, Titanosauria indet. sauropodákat és *Telmatosaurus transylvanicus* és *Zalmoxes* sp. ornithopodákat is kimutattak (Codrea & Solomon 2012). A leletanyagban kevésbé gazdag „Pui Gater” lelőhely különlegessége az

onnan kikerült apróméretű, majdnem teljes egészében megőrződött atoposaurid krokodil koponyalelet (*Aprosuchus ghirai* Venczel & Codrea, 2019), amelyben mindkét alsó állkapocs is fennmaradt (Venczel & Codrea 2019). A „Pui Islaz” közeli vörös rétegekből egy részleges gyík koponya került ki (ennek megfelelően a koponyacsontok fehéres színűek), amely a *Barbatteius vremiri* Venczel & Codrea, 2016 barbatteid gyík holotípusa és egyben a Barbatteidae Codrea, Venczel & Solomon, 2017 teju gyíkokkal rokon gyíkcsalád típusfaja (Codrea et al. 2017).

2.2.2. Valiora (*Vălioara-Fântânele* és *Vălioara-Budurone*)

A Hátszegi medence északnyugati részén található azok a korábban fiatalabbnak hitt kontinentális eredetű üledéksorok (Valiora falu közelében) (Nopcsa 1905), amelyek a Densuş-Ciula Formáció (főleg a magas vulkanoklaszt tartalom alapján) középső tagozathoz tartoznak (2. ábra)(Grigorescu 1992). Radiometrikus adatok alapján a középső tagozat alsó részének a kora (a Kis Csula melletti vulkáni tufából vett minták alapján) alsó maastrichti ($71,3 \pm 1,6$ millió év) (Bojar et al.



3. ábra. Alsó Váradsza (= Oarda de Jos) környékének geológiai térképe (Codrea et al. 2017 nyomán). Rövidítések: K1(bs-al), korai kréta (berriasi-albai, tengeri); K2(st-cp), késő kréta (santoni-campani, tengeri); K2(E.ma1), késő kréta (kora maastrichti, szárazföldi-tengeri); K2 (E.ma2), késő kréta (kora maastrichti, szárazföldi); Pg, paleogén (tengeri és szárazföldi); m, miocén (tengeri); qp, pleisztocén; qh, holocén; ODA - Alsó Váradsza fosszilis lelőhely.

2011). A mintegy 1100-1800 m vastagságban lerakódott rétegsort (Csiki-Sava et al. 2015) egy fonatos, helyenként kisebb nagyobb csatornákkal tűzdelt folyórendszer hozhatta létre.

Az üledéksorban masszív agyagkővet találunk, amely jellemzően szürkészöld (helyenként csíkozott), jelentős vulkanoklaszt tartalommal (Grigorescu & Csiki 2002, Csiki-Sava et al.

2015). Vălioara-Fântânele a típus-lelőhelye a *Hatzegobatrachus grigorescui* Venczel & Csiki, 2003 unkabéka-félének (Bombinatoridae), míg Vălioara-Budurone a *Paralatonia transylvanica* Venczel & Csiki, 2003 dajkabéka-félének (Alytidae) (Venczel et al. 2016).

2.2.3. Tustya (= Tuștea) - dinoszaurusz fészkelő hely

A Valiorai lelőhelyektől délkeletre található és ugyancsak a Densuș-Ciula Formáció középső tagozatához tartozik (2. ábra). Bojar et al. (2005) szerint a Tustya körüli középső tagozat sorozata jellemzően a Szentpéterfalvi Formáció alsó-középső részével korrelálható és ennek megfelelően a Valiorai lelőhelyekhez hasonlóan szintén alsó maastrichti korú. A dinoszaurusz fészkelőhely üledéksorát mintegy három méter vastag masszív vöröses csillámos agyagkő alkotja helyenként mészkéregszintekkel, gyökérnyomokkal, vetőtükrökkel. Erre egy eróziófelszín mentén gyengén konszolidált konglomerátum és homokkő települt, helyenként kivehető mederkifejlődéssel és lokálisan előforduló agyagkőklasztokkal, amely ártéri üledék lerakódásaként értelmezhető (Venczel et al. 2015, Botfalvai et al. 2017). Tustya a típus-lelőhelye a *Nidophis insularis* Vasile, Csiki-Sava & Venczel, 2013 ősi kígyófélének (Madtsiidae) (Vasile et al. 2013, Venczel et al. 2015).

2.2.4. Alsó Váradja (= Oarda de Jos)

A Sárd (= Sebes) Formáció felső kréta szárazulati rétegei mintegy 50 méter hosszúságban és 17-19 méter vastagságban bukkannak a felszínre a Sebes folyó (a Maros baloldali mellékfolyója) jobb partján (ODA A) és a folyómederben (ODA B) (3. ábra). Az üledéksort egy fonatos folyórendszer hozhatta létre helyenként csatorna- és tavi jellegű üledékekkel, részben feketésszürke aleuritos agyagokkal (Codrea et al. 2001, 2012, 2017). Az innen feltárt fosszilis állategyüttesből szép számmal kerültek ki halak, albanerpetontidék, békák, teknősök, gyíkok, krokodilok, dinoszauruszok, pteroszauruszok, madarak és multituberculata

ősemlősök (Codrea et al. 2010, 2012, 2014). Alsó Váradja a típus-lelőhelye az *Oardasaurus glyphis* Codrea, Venczel & Solomon, 2017 barbatteid gyíknak és a *Barbatodon oardaensis* Codrea, Solomon, Venczel & Smith, 2014 multituberculata ősemlősnek (Codrea et al. 2014).

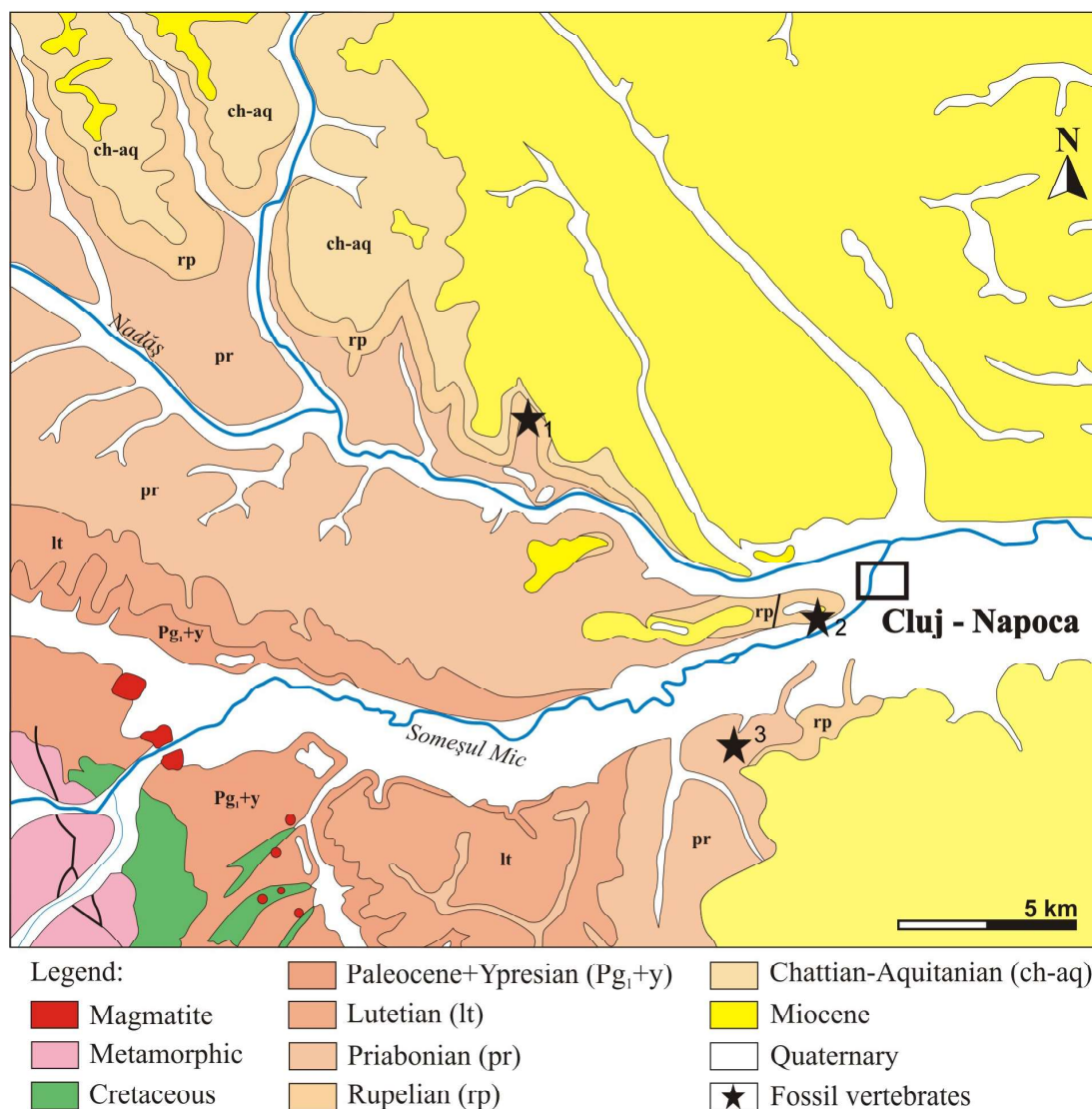
2.3. Eocén lelőhely

2.3.1. Kolozsmonostori mészkőfejtő (= Cluj-Mănăștur)

A szórványleleteket szolgáltató lelőhely az egykori kolozsmonostori mészkőfejtőben (mára lezárt, beépített terület) található, amelyet Koch Antal (1894) „felső durvamész-rétegek” néven írt le és amelyek a késő eocén (priabonai) során sekélytengeri környezetben kialakuló karbonát-platform részét képezték. Újabban ezt Mészáros (2000) Kolozsvári Mészke Formáció néven tárgyalja, amelyben az uralkodó rétegcsoporthoz durvamészke képezi, benne tömegesen előforduló mészalagokkal, osztrakodákkal, puhatestű héjakkal (többek között *Anomia tenuistriata*) és ritka gerinces vázakkal ('*Trionyx*' *clavatomarginatus*, *Eostega lebedinskyi*, szirénfélék). A mészkőfejtőből 1890-ben egy kisebb méretű részleges krokodil koponya került elő (ma a Babeș-Bolyai Tudományegyetem gyűjteményében található), amely Koch (1894) szerint a '*Crocodylus communis*' alakjára emlékeztetett. Az általam kipreparált háromdimenziós koponyát új fajként, *Diplocynodon kochi* Venczel & Codrea, 2022 néven írtuk le.

2.4. Oligocén lelőhelyek

A Kolozsvár környéki egyik legjelentősebb gerinces leleteket szolgáltató Danki Formáció rétegsorai tavi-mocsári üledékképződési környezetben keletkeztek. Ezek helyenként üledékhézaggal települnek a brakkvízi környezetben keletkezett Mojgrádi Formáció rétegsoraira (Rusu 1970). A Danki Formáció nyugati irányban fokozatosan vastagszik: a kolozsvári Fellegvárnál néhány deciméter - Egeres kör-



4. ábra. Kolozsvár környékének geológiai térképe. 1. Szucság, 2. Kolozsvár - Fellegvár és 3. Kolozs-Monostor. (Venczel & Codrea 2018 nyomán, módosítva).

nyékén 14-17 méter vastag (Moisescu 1975). A rétegekben váltakozva agyag, márga és homokkő található, helyenként lumachell-padokkal és kőszén beékelődéssel. Az aprógerinces faunát szolgáltató rétegeket a formáció felső részén találjuk, közel a rátelepülő Fellegvári Homokkő (= Gruia) Formáció kontakt zónájához (Venczel et al. 2013). A két legjelentősebb lelőhelyről (Szucság 1 és Kolozsvár-Fellegvár) kikerült fosszilis faunák korai oligocén (rupeli, MP23-24) korúak.

2.4.1. Szucság 1 (Suceag 1)

A lelőhelyet a Csipkés patak (a Nădas folyó mellékága) völgyében találjuk (4. ábra). A fa-

unában a molluszkák mellett, halak, farkos- és farkatlan kétélűek, kígyók, gyíkok, krokodilok (*Diplocynodon* sp.), madarak és emlősök is előfordulnak (Reichenbacher & Codrea 1999, Codrea & Fărcaș 2002, Fărcaș & Codrea 2008). Szucság 1. a típus-lelőhelye az *Albionbatrachus oligocenicus* Venczel, Codrea & Fărcaș, 2013 palaeobatrachida békának (Palaeobatrachidae) (Venczel et al. 2013).

2.4.2. Kolozsvár – Fellegvár (Cetățuia)

A lelőhelyet a kolozsvári Fellegvár oldalában találjuk (4. ábra). Ez a típus-lelőhelye a *Mioproteus gardneri* Venczel & Codrea, 2018 vakgötefélenek, a *Chinemys strandi* (Szalai,

1934) vízi teknősnek (Młynarski & Mészáros 1963) és a *Rallicrox kolozsvarensis* Lambrecht, 1933 ősguvatnak.

2.5. Középső miocén lelőhelyek Észak Magyarországról és a Partiumból

2.5.1. Kőalja 2/2 (Subpiatră)

A kőaljai középső miocén lelőhelyeket 2004 nyarán a Sebes Körös egyik mellékvölgyében terepbejárás során azonosítottuk (Venczel et al. 2005). A 2/1. számú lelőhely a Hideg (Recea) völgyben egy vízmosás által kialakított bevágásban található, amelynek az üledékes rétegsorai édesvízi környezetben keletkeztek. A rétegsort homok-agyag-márga sorozata alkotja, amely nagyon gazdag helcidákban, otolitokban és részben kovásodott uszadékfa darabokban. A gerinces faunában a kétélűek, gyíkok (izolált varánusz fogak), kígyók és krokodilok mellett (Venczel et al. 2005) madarak (Kessler & Venczel 2009) és kisemlősök is előfordultak. Ez utóbbiak alapján az állategyüttes a késő badenivel (MN 6) korrelálható (Venczel & Hír 2008, Hír et al. 2017). A 2/2. számú lelőhely az előbbitől mintegy 25 m-re található, amelyben feltűnően magas a mocsári planorbida csigák száma, valamint az erdei állattársulásokra jellemző mókusfélék és pelék aránya (Venczel & Hír 2008). A Kőalja 2/2-es lelőhely a típus-lelőhelye a *Palaeobatrachus codreavladii* Venczel, 2021 palaeobatrachida békának (Roček et al. 2021).

2.5.2. Mátraszőlős 2

A mátraszőlősi aprógerinces lelőhelyek a Rákóczi-kápolna alatti útbevágás kavics, homok, zöld- és zöldesszürke agyag sorozatát tárják fel, helyenként lignit és okkersárga vagy vörösbarna kovaföldes agyag betelepüléssel; a sorozat az alsó badeni lajtamészköre települ (Gál et al. 1999, 2000). Az innen ismeretes tavi-mocsári üledékeket szarmata teresztrikus képződményeknek tekintik és a Sajóvölgyi Formáció néven kerültek közetregégtani egységbe (Hámor 1985). Az innen feltárt puhatestű fauna faji összetétele (Hír & Kókai

2004, 2011) a késő badenire jellemző, míg a kisemlős fauna Hír et al. (2016, 2017) nyomán szintén a késő badenivel (MN 6) korrelálható. A Mátraszőlős 2. lelőhely az 1.-től mintegy 45 méterre található Mátraszőlős irányában és az 1. lelőhely rétegsora fölött helyezkedik el, míg legfelül a 3. lelőhely gerinces faunát szolgáltató rétegsort találjuk (Hír et al. 2017). A Mátraszőlős 2. a típus-lelőhelye a *Carpathotriton matraensis* Venczel, 2008 götének (Salamandridae), a *Palaeobatrachus hiri* Venczel, 2004 palaeobatrachida békának (Palaeobatrachidae) és a *Pelobates sanchizi* Venczel, 2004 ásóbéka-félének (Pelobatidae).

2.6. Késő miocén lelőhely – Dunántúli-középhegység

2.6.1. Polgárdi 4

A Polgárdi melletti Somlyó- és Kőszár-hegyi devon korú, sekélytengeri környezetben képződött, enyhén metamorf mészkövet régóta fejtik. A mészkő repedésekben, üregekben felhalmozódott agyagban 1909-ben emlőscsontokat találtak, majd a rákövetkező évben Kormos Tivadar ásatást szervezett és jelentős mennyiségű csontanyagot gyűjtött be (Polgárdi 1. és 2. számú lelőhely), amelyben nagy- és kisemlősök, madarak, gyíkok, kígyók, békák csontváz anyaga is előfordult (Kormos 1911). A további lelőhelyek főleg aprógerincesekben gazdag anyagát 1971-ben (Polgárdi 3. számú lelőhely), majd 1984-ben (Polgárdi 4. „alsó” és „felső” lelőhely) és végül 1988-ban (Polgárdi 5. számú lelőhely) azonosították és gyűjtötték be (Freudenthal & Kordos 1989). A fauna kora késő miocén (MN 13). A herpetofaunát Bolkay (1913), Fejérváry-Lángh (1923), Szunyoghy (1932), Szalai (1934), Młynarski (1966) és Szyndlar (1991a, 1991b) tanulmányozta. A klasszikus lelőhely (Polgárdi 2.) kígyóit Venczel (1994) revidálta, majd a Polgárdi 4. lelőhelyek béka- (Venczel 1997a), kígyó- (Venczel 1994, 1998) és gyík anyagát is tanulmányozta (Venczel 2006). Polgárdi 2. a típus-lelőhelye a *Macrovipera* (= *Vipera*) *gedulyi* (Bolkay, 1913) nagytestű viperának

(Codrea et al. 2017a), míg Polgárdi 4. „alsó” a típus-lelőhelye a *Zamenis praelongissimus* (Venczel, 1994), a *Zamenis szynclari* (Venczel, 1998) és a *Coronella miocaenica* Venczel, 1998 siklóféleknek (Venczel 1994, 1998).

2.7. Pliocén lelőhely - Villányi hegység

2.7.1. Csarnóta 2

A lelőhely a Villányi hegység nyugati részén, Csarnótától mintegy másfél kilométerre délre a Kiscserhegy lapos gerincén a csúcs közelében, az egykori triász mészkő kőfejtőjében található (Jánossy 1979, 1986). A mészkő karszthatadékeit kitöltő meddőként ottmaradt üledék sötétmeggypiros színű agyagoszlopaiból az első jelentősebb gyűjtéseket Kormos Tivadar végezte, majd Kretzoi Miklós és Jánossy Dénes 25 rétegben mintegy 3 m mélységben emelte ki az aprógerinces anyagot (Jánossy 1979, 1986). Az állategyüttes kora korai-késő Pliocén (MN 15-16A); a felső szintek faunája a hozzá közel elhelyezkedő Csarnóta 3-as lelőhely faunájával (MN 16A) korrelálható (Szentesi et al. 2015). Csarnóta 2. a típuslelőhelye az *Albanerpeton panonicum* Venczel & Gardner, 2005 albanerpetontida kétélűnek (Allocaudata: Albanerpetontidae), amely egyben a család geológiailag legfiatalabb és legutolsó tagja (Venczel & Gardner 2003, Venczel & Gardner 2005, Gardner & Böhme 2008, Szentesi et al. 2015, Gardner et al. 2021).

2.8. Korai pleisztocén lelőhely - Királyerdő hegység

2.8.1. Betfia 2

A századfordulón Dr. Tóth Mihály a Nagyváradtól mintegy 9 km-re DK-re elterülő Somlyóhegy karsztüregeiben gazdag ősgerinces-maradványokra bukkant. Az ő biztatására kereste fel először a lelőhelyet Kormos Tivadar, aki erről futólag említést tesz a püspökfürdői hévízi csigafaunát taglaló dolgozatában (Kormos 1905). A klasszikus lelőhelyek közül az első négy a ma is létező betfiai "zsomboly" felett helyezkedett el, az ötödik az előzőektől

mintegy 80-100 m-re délkeletre, míg a hatodik az 1.-4. és az 5. számú lelőhely között közepén, azokhoz képest valamivel lejjebb helyezkedett el. 1904-1918 között Kormos, részben Éhik Gyula társaságában végzett itt gyűjtéseket (Kormos 1914, 1930). Kretzoi Miklós az 5. számú lelőhelyen végzett újabb eredményes ásatást (1941). A legfontosabb lelőhely továbbra is az egykori klasszikus 2. számú lelőhelynek topográfiailag megfelelő gyűjtési pont „à proximité de l’aven dit Hudra Bradii” (Terzea 1988), amelyet Elena Terzea indoklás nélkül Betfia 9. lelőhelynek nevezett át (Terzea 1988) és ahonnan a későbbi gyűjtéseket (1994-1998) Venczel Márton, Hír János közreműködésével végezte. A Terzea és Jurcsák féle gyűjtésektől megkülönböztetendő a leletanyagot Betfia 9/B (breccsásodott leletanyag) és Betfia 9/C (vörösagyag kitöltés) nevekkkel jelölték (Hír & Venczel 1997, Venczel 2000c). Betfia 2. a típus-lelőhelye a *Palaeobatrachus langhae* (Fejérváry, 1917) palaeobatrachida békának. Mivel a faj típusanyaga az 1956-os forradalom idején megsemmisült, ezért az újabb gyűjtések során a Betfia 2 (9/B) lelőhelyről előkerült leletanyagból (MTC. No. 20429, jobb angulospleniale) neotípust jelöltünk ki (Roček et al. 2021). Továbbá Betfia 2. (9/C.) a típuslelőhelye a *Parahynobius betfianus* Venczel, 1999a szögletes fogsorú götének (Hynobiidae) (Venczel 1999a, 2000a).

3. ANYAG ÉS MÓDSZEREK

A leggyakrabban iszapolásos módszerrel begyűjtött és elkülönített aprógerinces anyagot, nagyító vagy sztereómikroszkóp segítségével, taxonómiai kritériumok alapján azonosítottuk és csoportosítottuk. Szükség esetén a begyűjtött példányok további tisztításon estek át (esenként híg ecetsavas vagy hidrogén-peroxidos kezeléssel, amelyet alapos vízzel való átmosás és szárítás követett) és azokat híg műgyanta oldattal (pl. ethyl-methacrylat copolymer) impregnáltuk. Néhány ösleletet közvetlenül a lelőhelyen sikerült azonosítani (pl. *Albionbatrachus*

oligocenicus palaeobatrachid béka holotípusa, *Aprosuchus ghirai* atoposaurid krokodil holotípusa). A taxonok azonosításához a legtöbb esetben recens és fosszilis összehasonlítható anyagot, a tudományos közleményekben fellelhető leírásokat, digitális képi anyagot használtunk fel adatbázisokból és morfometriai méréseket végeztünk. A szakirodalomban az egyes csoportok azonosításához és az új fajok differenciál diagnosztikájához ideális esetben a teljes csontvázat, ennek hiányában különböző vázelemeket használnak, de jól használhatók a statisztikailag gyakrabban előkerülő és diagnosztikus értékkel bíró vázelemek. Az albanerpetontidék esetében a legtöbb taxont egyes koponyatetői csontok (pl. homlokcsont) és az állközti csontok (premaxillare) alapján diagnosztizálták. A farkos kétéltűeknél diagnosztikus bélyegeket hordozhatnak egyes koponyacsontok (prooticooccipitale, 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, scapulocoracoideum). A békáknál gyakran használják a taxonok azonosítására a frontoparietalet, az alsó állkapocsból az angulospleniale, a keresztcsigolyát, a farkcsíkcsontot, a vállöv és a mellső végtag egyes csontjait (lapockacsont, felkarcsont) és a csípőcsontot. A gyíkoknál egyes fejtetői csontoknak (parietale, frontale), a suspensorium csontelemeinek és az állkapocsoknak van diagnosztikus jelentősége. A kígyóknál leggyakrabban a csigolyákat, a baziparafenoidumot és az állkapocs egyes csontjait (pl. állcsontot) használták az egyes taxonok azonosítására. A krokodiloknál legtöbbször a koponya rozstruma, a külső orrnyílásokat, halántéklablakokat és szemüregeket határoló csontok, azok egymáshoz viszonyított helyzete és méretaránya, a másodlagos choanák helyzete és jellege, az állkapocs és az azokon található fogazat morfológiája az irányadó. A kladisztikai szemléletnek megfelelően az új taxonok leírásánál alapvető kritérium az egyedülálló jellegek (autapomorfiák) és a közösen

szerezett jellegek (szinapomorfiák) azonosítása és a differenciál diagnosztika felállítására.

Az öskörnyezeti rekonstrukcióhoz az adott fosszilis fajok mai közeli rokonainak a környezeti igényét vettük figyelembe, vagy egyes anatómiai jellegek alapján következtettünk bizonyos környezeti tényezőkhöz való alkalmazkodási képességekre. Néhány esetben a öskörnyezeti értékeléshez a Böhme et al. (2006) által kidolgozott évi átlagos csapadékmennyiség (MAP = mean annual precipitation) számítási képletét alkalmaztuk.

Az új taxonok feltételezett leszármazási vonalait, amennyiben elegendő morfológiai karakter állt rendelkezésre, kladisztikai (parszimónia) analízissel vizsgáltuk (pl. *Albanerpeton pannonicum*, *Carpathotriton matraensis*, *Albionbatrachus oligocenicus*, *Hungarobatrachus szukacsi*, *Barbatteius vremiri*, *Aprosuchus ghirai*, *Diplocynodon kochi*). A parszimónia analízisekhez PAUP* 4.0b10 (Swofford 2002) és TNT 1.0 (Goloboff 2008) kladisztikai szoftver-csomagot használtunk. Az operacionális taxonómiai egységeket (OTU - operational taxonomic units) taxon-karakter mátrixba rendeztük (CTM - character taxon matrix) és kijelöltünk egy vagy több kulcsoportot (lásd lennebb).

A morfometriai méréseket mm-ben adtuk meg, a képi megjelenítésre digitális fényképezőgépet és makró- vagy perspektíva kontrollos (tilt-shift) objektívet, a fókuszsorozatok (focus stacking) képfeldolgozására pedig Alan Hadley CombineZP ingyenes szoftver-csomagját használtuk. Kisméretű anatómiai struktúrák megjelenítésére pásztázó elektronmikroszkópos (SEM) felvételeket, néhány esetben pedig komputertomográfias (Micro-CT) képalkotó eljárást alkalmaztunk (pl. *Albanerpeton pannonicum* agykoponya vizsgálata, *Albionbatrachus oligocenicus* és *Palaeobatrachus codreavladi* frontoparietale vizsgálata). A kézzel készült rajzok sztereómikroszkópra rögzített világoskamra segítségével készültek.

Az anatómiai nevezéktanban a nemzetközi szakirodalomban használatos csontmorfológiai kifejezéseket, illetve azok magyar megfelelőit használtam: az albanerpetontidékénél Gardner

(1999, 2000), a farkos kétéltűeknél Estes (1981), a békáknál Roček (1981) és Sanchíz (1998), a gyíkoknál Gautier et al. (2012); a kígyóknál Szynldar (1984), míg a krokodiloknál Turner (2015) közleményeire támaszkodtam.

Intézmények rövidítése:

BMNH: British Museum of Natural History, London; **CAMSM:** Sedgwick Museum, Cambridge, Egyesült Királyság; **FMNH:** Field Museum of Natural History, Chicago; **LPB(FGGUB):** Laboratorul de Paleontologie a Facultății de Geologie și Geofizică, Universitatea București, Bukarest; **MCDRD:** Muzeul Civilizației Dacice și Romane, Déva; **MFGI:** Magyar Földtani és Geofizikai Intézet, Budapest; **MTC:** Körösvidéki Múzeum, Nagyvárad; **MTM:** Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest; **MMP:** Pásztói Múzeum, Pásztó; **PSMUBB:** Babeș-Bolyai Egyetem Őslénytani Rétegtani Múzeum, Kolozsvár; **MNHN:** Museum National d'Histoire Naturelle, Paris; **RTMP:** Royal Tyrell Museum of Paleontology, Drumheller; **MNCN:** Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid; **ZFMK:** Zoologisches Forschungsmuseum Alexander Koenig, Bonn.

4. VIZSGÁLT TAXONOK A KÁRPÁT-MEDENCÉBŐL

Az általunk tanulmányozott fosszilis faunának egy részét a Lissamphibia Haeckel, 1866 (modern kétéltűek) képviselői képezték, ahová az aktuális tudományos felfogás szerint az albanerpetontidék (Allocaudata), a farkos kétéltűek (Urodela) és a farkatlan kétéltűek (Anura) tartoznak. A Lissamphibia egyes csoportjainak megjelenése mélyen visszanyúlik a földtörténeti középidőbe és törzsfajlásuk összefüggésbe hozható a Pangea szuperkontinens feldarabolódásával.

A csoport legősibb tagjai az albanerpetontidék, amelyeknek az eredete eddig még nem tisztázott, de valamelyik paleozoikumi két-

éltű csoportban keresendő. Az első albanerpetontidék az angliai középső jurából ismertek (Gardner & Böhme 2008), míg a geológiaiilag legfiatalabb fajt (és egyben legutolsót) a csarnótai pliocénből mutattuk ki (Venczel & Gardner 2005).

Az első farkos kétéltűek (Caudata) az angliai és közép-ázsiai középső jura rétegekből kerültek elő (*Marmorerpeton*, *Karaurus*, *Kokartus*) (Skutschas 2013). Az általunk vizsgált faunában egy korai oligocénből kimutatott vakgőte-féle (Proteidae) bizonyult a geológiaiilag legidősebbnek (Venczel & Codrea 2018).

Az alsó triászból (indusi) ismeretes Proanura (*Triadobatrachus* - Madagaszkár, *Czatkobatrachus* - Lengyelország) a farkatlan kétéltűek előfutárai, míg az első valódi farkatlan kétéltűek (Anura) az arizonai alsó jurából ismertek (*Prosalirus bitis* Shubin & Jenkins, 1995). Az erdélyi késő krétából (maastrichti) a dajkabéka-félék mellett a geológiaiilag legidősebb unkábéka-félét írtuk le (Venczel et al. 2016), míg a korai oligocénből (rupeli) és a középső miocénből (badeni) új palaeobatrachida és ásólábú békákat mutattunk ki (Venczel 2004; Venczel et al. 2013; Roček et al. 2021).

A hüllők osztályában az általunk kimutatott új taxonok a tejú-félékkel rokon késő kréta Barbatteidae gyíkok (Venczel & Codrea 2016; Codrea et al. 2017), gondwanai eredetű ősi kígyók (Madtsoiidae) (Vasile et al. 2013), fejlett valódi siklófélék (Colubridae) (Venczel 1994, 1998) és Eusuchia krokodilok (Atoposauridae és Diplocynodontidae) közül kerültek ki (Venczel & Codrea 2019, 2022).

4.1. Albanerpetonfélék

4.1.1. Rendszerező őslénytan

ALLOCAUDATA Fox & Naylor, 1982

ALBANERPETONTIDAE Fox & Naylor, 1982

Szalamandraszerű, a középső jurától az alsó pleisztocénig előforduló aprótermetű (10 cm-nél rövidebb testhosszú) ősi kétéltűeket tömörítő csoport. Testük farokban végződik és a két

pár végtagjuk közel azonos hosszúságú; az elülső végtagpár 4, a hátsó öt ujjban végződik, az ujjpercek pedig karmot viselnek; a testfelszín apró csontpikkelyek borítják; könnycsontjuk fejlett és jelen van a járomcsont és az epipterygoideum; a nyelvcsont erőteljes entoglossalis nyúlványt visel, ami sajátos táplálékszerzési módra utal (McGowan & Evans 1995; Matsumoto & Evans 2018; Daza et al. 2020; Wake 2020). Leszármazási vonalaik még tisztázatlanok, őseik valamelyik paleozoikumai temnospondyl vagy lepospondyl kétélű csoportokban keresendők (Marjanović & Laurin 2008; Daza et al. 2020). Csontmaradványaik főleg Laurázsia (Észak Amerika, Európa, Ázsia) és Észak Afrika területéről kerültek elő (Gardner & Böhme 2008, Matsumoto & Evans 2018). A legtöbb lelet izolált csontokból áll, amelyeket néhány kétdimenzióssá összepréselődött teljes csontváz és borostyánkőben megőrződött háromdimenziós koponya és csontvázrész egészít ki (Gardner & Böhme 2008, Matsumoto & Evans 2018; Daza et al. 2020). Bár legelső leleteik már több mint százötven éve előkerültek, azokat gótéknak tartották, amint az az olaszországi alsó-krétából (Pietrarroia) származó maradványok legelső leírásából (Costa 1864) is kiderült (t.i. *Triton megacephalus* = nagyfejű góte). Kuhn (1938) azokat *Heteroclitotriton*-ként, később pedig *Triturus*-ként azonosította (Kuhn 1960). Új fordulatra a múlt század hatvanas éveiben került sor, amikor Estes (1964, 1969) néhány új farkos kétélű nemet írt le (pl. *Prodesmodon* és *Prosiren*) és azokat egy új alrendbe (Prosirenoidea) és új családba (Prosirenidae) sorolta (Estes 1981). Újabb fontos leleteket a franciaországi középső miocénből mutattak ki (Estes & Hoffstetter 1976), amelyek lehetővé tették az *Albanerpeton inexpectatum* Estes & Hoffstetter, 1976 koponya rekonstrukcióját. Naylor (1979) és Fox & Naylor (1982) további észak-amerikai leletek alapján (pl. *Albanerpeton arthridion*, *A. galaktion*) viszont felismerték, hogy a korábban leírt *Prodesmodon* és *Prosiren* leletek is az *Albanerpeton* nembe sorolhatók, illetve, hogy ez a csoport nem a farkos kétélűekhez

(Caudata, Urodela), hanem egy külön leszármazási ághoz tartozik. Fox & Naylor (1982) a fenti taxonokat az új Allocaudata rendbe sorolta, ahová egyetlen család tartozik, az *Albanerpetontidae*.

Az egyes nemek és fajok differenciál diagnosizais főleg a páratlan homlokcsont, az állközti csontok és az állkapcsok eltérő jellegein alapulnak. Az eddig ismeretes nemek: *Anoualerpeton* (*A. unicus* - alsó kréta, Marokkó; *A. priscus* - középső jura, Anglia), *Celtdens* (*C. ibericus* - alsó kréta, Spanyolország; *C. megacephalus* - alsó kréta, Olaszország), *Wesserpeton* (*W. evansae* - alsó kréta, Anglia), *Shirerpeton* (*S. isajii* - alsó kréta, Japán), *Yakhsa* (*Y. perettii* - felső kréta, Burma) és *Albanerpeton* (*A. arthridion* - alsó kréta, Oklahoma és Texas; *A. galaktion* - felső kréta, Alberta, Utah és Wyoming; *A. nexuosum* - felső kréta, Alberta, Colorado, Montana, New Mexico, Texas, Utah és Wyoming; *A. cifelii* - felső kréta, Utah; *A. gracile* - Alberta, Utah és Texas; *A. inexpectatum* - alsó és középső miocén, Franciaország, Ausztria, Németország, Csehország; *A. pannonicum* - pliocén, Magyarország, Olaszország, ?Szerbia) (Gardner & Böhme 2008, Sweetman & Gardner 2013, Matsumoto & Evans 2018, Daza et al. 2020, Gardner et al. 2021).

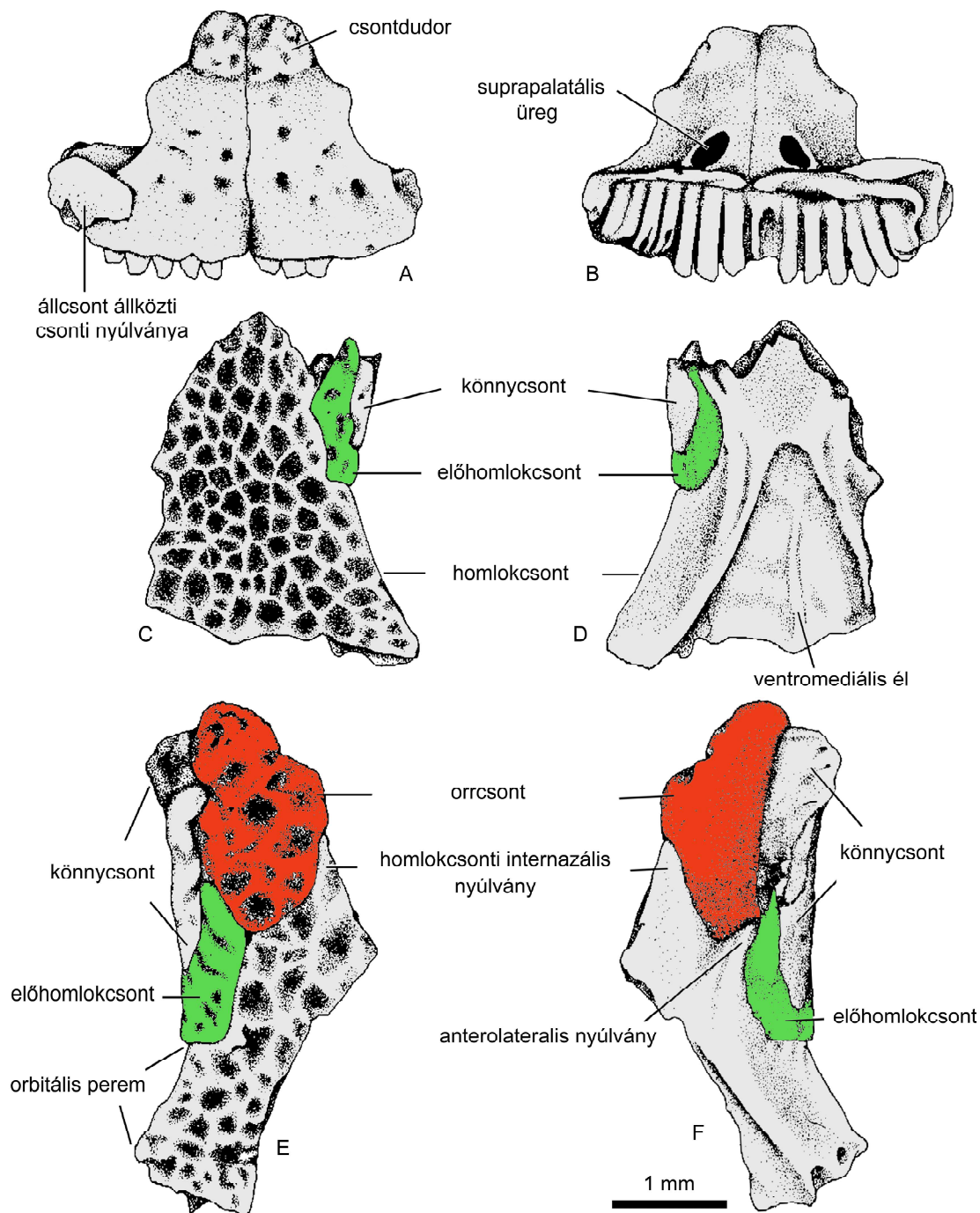
Genus *Albanerpeton* Estes & Hoffstetter, 1976

Típus faj: *Albanerpeton inexpectatum* Estes & Hoffstetter, 1976

Albanerpeton pannonicum Venczel & Gardner, 2005 (5. ábra: A-F)

Holotípus: MFGI V. 22000, páros állközti csont, amely a jobboldali állcsont elülső végével ízesült (5. ábra: A, B).

Hivatkozott példányok: MFGI V. 22001-22114 (24 db. töredékes koponya maradvány, ahol az állcsont+járomcsont+könnycsont+előhomlokcsont, szájpadcsonatok vagy homlokcsont+előhomlokcsont+könnycsont és orrcsont valamilyen kombinációja fordul elő (5. ábra: C-F); 6 páros és 38 egyik oldali állközti csont; 50 állcsont; 39 homlokcsont; 20 alsó állkapocs; 302 dentale; 10 hátcsigolya; 16 felkarcsont; MFGI

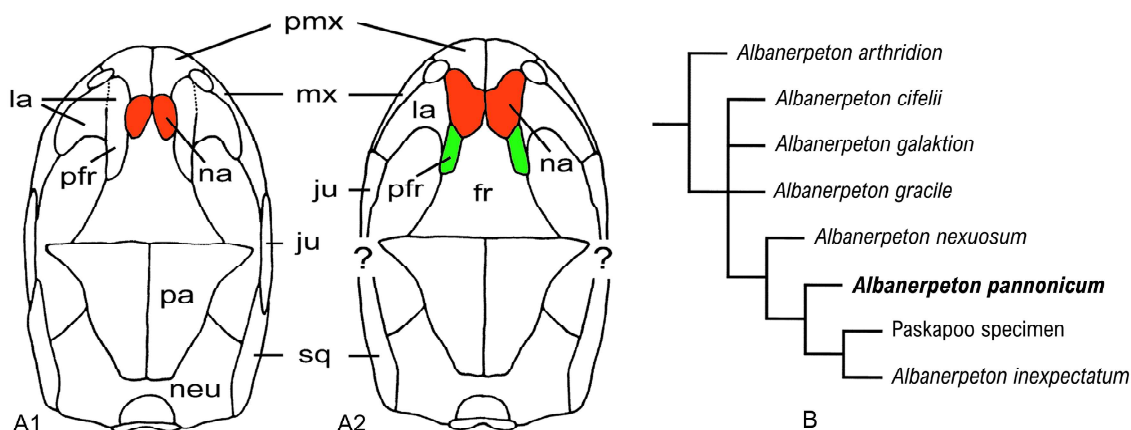


5. ábra. *Albanerpeton pannonicum* Venczel & Gardner, 2005 típusanyaga (Csarnóta 2). A, B - páros állközti csont, holtípust (MFGI V. 22000) labiális (A) és linguális (B) nézetben; C, D - MFGI V. 22094, részleges koponyacsont (páros homlokcsont, jobboldali elő homlokcsont és könnyecsont dorzális vége) felül- és alulnézetben; E, F - MFGI V. 22015, részleges koponyacsont (páros homlokcsont baloldali része, baloldali elő homlokcsont, könnyecsont dorzális vége és orrcsont).

V.11.132.1, 1 részleges agykoponya (részletes leltári lista: Venczel & Gardner 2005, Maddin et al. 2013).

Típuslelőhely: Csarnóta 2, D-Magyarország, pliocén (MN 15-16A).

Előfordulás: MN15–MN17: Csarnóta 2, Dél-



6. ábra. *Albanerpeton pannonicum* Venczel & Gardner, 2005 koponya rekonstrukciója és filogenetikai helyzete. A1, A2 - *Albanerpeton* koponya rekonstrukciója Estes & Hoffstetter (1976) (A1) és a csarnótai anyag alapján (A2). B - *A. pannonicum* filogenetikai helyzete Venczel & Gardner (2005) kladisztikai analízise alapján létrehozott törzsfán. Rövidítések: fr, homlokcsont; ju, járomcsont; la, könnycsont; mx, állcsont; na, orrcsont; neu, neurocranium; pa, falcsont; pfr, előhomlokcsont; pmx, állközti csont; sq, pikkelycsont.

Magyarország; Rivoli Veronese, Olaszország (villányi, korai pleisztocén).

Leírás: A holotípus és a típus-lelőhelyről származó állközti csontok abban különböznek a miocén időszakból ismert fajától (*A. inexpectatum*), hogy az állközti csont pars dorsalisán kiugró csontdudor van (*A. inexpectatum*-nál ez hiányzik) és az állközti csont mintázata csak a csontdudorra korlátozódik (*A. inexpectatum*-nál ez befedi a teljes pars dorsalist). A többi *Albanerpeton* fajtól egyetlen autapomorf jellegben különbözik: a páratlan homlokcsont hasi oldalán a középvonalban egy gyengén kiemelkedő csontélet visel. Az *A. inexpectatum*-tól még 5 további jellegben különbözik: 1) mérete kb. 20 %-al kisebb (az orrcsúctól a kloáka tájáig mért hossz kb. 45 mm); 2) az egyes koponyacsontokat borító csontmintázatot szabálytalan gödörkék és az azokat határoló csonttarajok hálózata alkotja (az *A. inexpectatum*-nál a mintázat pusztulákból áll); 3) az állcsont és a dentale labiális felülete sima (*A. inexpectatum* kifejlett példányait csontmintázat borítja); 4) a dentale-n a fogsor mögött nincs kiugró coronoid nyúlvány (az *A. inexpectatum*-nál kiugró coronoid nyúlvány van). További fontos jelleg, hogy az orr- és homloktájék csontjai szilárdan ízesültek, a fogazat erőteljes, vésőszerű, (tehát nem mozgatható

fogkoronájú, mint a többi Lissamphibia-nál), a fogkorona labiolingualisan összenyomott és enyhén tricuspid végű. A dentale szimfizisén két erőteljes csontnyúlvány van, amely „hornyoltan” tartja össze a két dentalet. Az alsó állkapocs négyszögcsonttal való ízesülése egyedülálló módon történik: az articulare és az angulare teljesen összeforrít és az ízesülési felszín merőlegesen hátrafelé néz. A hátságolyák morfológiája szintén egyedülálló a Lissamphibia körében: a csigolyacentrum elől-hátul vágjt és egyfejű harántnyúlvány kapcsolódik kétfelől hozzá (a békáknál szintén egyfejű-, a farkos kétélűeknél rendszerint kétfejű a harántnyúlvány); a prezigapofízisek félhenger alakúak és majdnem teljesen közre fogják az előző csigolya postzigapofíziseit; a csigolyaív lapított és a tövisnyúlvány egy fejletlen csontgerincre korlátozódik.

A részben ízesült koponyacsontokból álló néhány példányon (pl. MFGI V. 22012/1, 22034, 22076/1) látható a járomcsont, az állcsont és a könnycsont pontos ízesülése, de bizonytalan a járomcsontnak a koponya hátsó részéhez való ízesülési helye. Ez a *Shirerpeton* teljesen megőrződött járomcsontja esetében sem derült ki, de Matsumoto & Evans (2018) szerint az valószínűleg ízületi szalaggal kapcsolódhatott a falcsont oldalsó nyúlványához.

A csarnótai *A. pannonicum* anyag két példánya (MFGI V. 22015 és MFGI V.11.132.1) további fontos információval szolgált az albanerpetontidék koponya morfológiájához: az MFGI V. 22015 példányon eredeti pozícióban találjuk a baloldali teljes orrcsontot, a könnycsont (lacrimale) felső részét, az előhomlokcsontot és a homlokcsont balfelét (5. ábra: E, F), amely alapján rekonstruálni lehetett a csontok pontos illeszkedését (6. ábra: A1, A2). Mivel korábban az orrcsont morfológiája és pontos helyzete nem volt ismert (csak a *Celtedens ibericus* kétdimenzióssá összepréselődött koponyáján maradt meg), így az új lelet alapján kiderült, hogy az orrcsont elülső része az állkőzti csont *pars dorsalis*-ának oldalsó beöblösödésébe illeszkedik, míg a hátsó része az előhomlokcsonttal, középen pedig a homlokcsont *processus internasalis*-ával ízesül (Venczel & Gardner 2005: figs. 7C, D; 8D).

Az MFGI V.11.132.1 példányt (egy háromdimenziós neurocranium hátulsó része), amelynek a felületét breccsás-vörös agyagos üledékbevonat borította, a gyűjteményi anyagban ismertük fel. Pontos azonosítása azonban az *A. inexpectatum* neurocraniumairól készült fotók (Estes & Hofstetter 1976) alapján vált lehetővé. Ez utóbbi példányok közelebbi tanulmányozására azonban nem került sor, mivel az anyag a Párizsi Természettudományi Múzeum gyűjteményéből időközben eltűnt (Maddin et al. 2013). A neurocranium hát-hasi irányban kissé lapított és teljesen egybeforrt, így a csonthatárok nem látszanak (Maddin et al. 2013). A többi Lissamphibia-hoz hasonlóan az öreglyuk két oldalán találjuk az ízületi bütyköket. A külső hallójárat alakja rombusz alakú (emlékeztet a szögletes fogsorú gőték külső hallójáratára), míg a félkörös ívjáratok alakja inkább a békákéra és a lábatlan kétélűkére (Apoda) emlékeztet (Maddin et al. 2013). *Kladisztikai analízis*: Az analízishez a Gardner (2002) által korábban összeállított taxon-karakter mátrixot (CTM) és operacionális taxonómiai egységeket (OTU) használtuk, amelyhez hozzáadtuk az *A. pannonicum* azonosított karaktereit (összesen 11 taxon 31 karaktere);

külcsoportnak hipotetikus „mind 0” őst választottunk (Venczel & Gardner 2005). A PAUP algoritmus által megjelenített törzsfán az *A. pannonicum* a „robusztus-orru” kláduszban, mint a Paskapoo-faj + *A. inexpectatum* testvértaxonja jelenik meg (6. ábra: B). Ezt a csomópontot (nóduszt) legalább három szinapomorfia támogatja mindkét optimizáció (ACCTRAN és DELTRAN) esetén: 1.(1) az állkőzti csont robusztus felépítésű, 2.(1) az állkőzti csonton a *pars dorsalis* alacsony és 3.(1) az állkőzti csontok közepén (medialisan) néha összeforrnak (Venczel & Gardner 2005). A csoport testvértaxonja az *A. nexuosum*, amely szintén a „robusztus-orru” kládusz tagjaként jelenik meg.

4.1.2. Diszkusszió

A Csarnóta 2-ről előkerült *Albanerpeton pannonicum* koponyacsontjai alapján feltételezhető volt, hogy a csoport tagjai földalatti ásó életmódot folytattak, esetleg karsztrepedésekben szereztek élelmet (Estes & Hoffstetter 1976). Az erőteljes ízesülésű koponyatetői csontok és az állkapcsok, a teljesen egybeforrt neurocranium, valamint a csigolyák sajátos ízesülése legalábbis ezt látszottak alátámasztani. Egy borostyánkőben felfedezett *Yakhsa* példány (Mianmar, cenomani) fejlett nyelvcsonti nyúlványa viszont arra utal, hogy kaméleonokra emlékeztető (fán lakó, rejtőzködő) élelemszerzési stratégiájuk lehetett (Daza et al. 2020, Wake 2020). Legutolsó leleteik viszont kizárólag karsztüledékekből kerültek elő (La Grive - Franciaország, Csarnóta 2 és 3 - Magyarország, Rivoli Veronese - Olaszország), amelyek alapján feltételezhető, hogy akár karsztüregekben, sziklahasadékokban is előfordulhattak (Delfino & Sala 2007).

Eddig még semmi nem derült ki az Albanerpetontidae család őseiről, így csak feltételezhető, hogy azok valamelyik paleozoikumi temnospondyl vagy lepospondyl csoportban keresendők (Daza et al. 2020). Az is bizonytalan, hogy mi okozhatta a csoport végleges kipusztulását, mivel a Rivoli Veronese lelőhelyen az *A. pannonicum* már a ma is ott előforduló

kétéltűekkel együtt került elő. Delfino & Sala (2007) szerint 2,3 millió éve az éghajlat hirtelen szárazra fordult, ami feltételezhetően a kihalásukhoz vezethetett.

4.2. Szögletes fogsorú gőték

4.2.1. Rendszerező öslénytan

CAUDATA Scopoli, 1777

A Caudata a primitív és fejlett farkos kétéltűeket egyaránt magába foglalja (Evans & Milner 1996). Eddigi ismereteink szerint a *Karaurus* a legősibb és egyben a geológiailag legidősebb farkos kétéltű, amely Kazahsztán középső jura rétegeiből ismeretes (Ivachnenko 1978, Estes 1981, Evans & Milner 1996). Ez utóbbi koponyája sok tekintetben eltér a fejlettebb farkos kétéltűekétől (pl. a koponyán az *adductor mandibulae internus* izom nem nyúlik hátra az exoccipitale-ra és a békákhoz hasonlóan a quadratojugale jelen van) (Ivachnenko 1978, Estes 1981).

URODELA Duméril, 1806

A ma élő legősibb tetrapodákat foglalja magába. Legkorábbi fosszilis maradványaik a középső jurától kezdődően ismeretesek és feltételezhető, hogy a család szintű diverzifikáció már a campanit megelőző időszakban elkezdődött. Külalakjuk az ősi kétéltűekére emlékeztet, de koponyájuk és függesztőveik számos apomorfiát hordoznak: a fülgödri bemetszés és a középfül hiányzik, az *adductor mandibulae internus superficialis* izom az exoccipitalen ered és számos koponyacsont eltűnik (pl. postorbitale, jugale, quadratojugale, postfrontale, postparietale, tabulare, supratemporale, supraoccipitale, basioccipitale, ectopterygoideum) (Estes 1981). A csigolyákon rendszerint kétféjű hársnyúlványokat és bazapofíziseket találunk. Az ide sorolt két alrend (Cryptobranchoidea és Salamandroidea) jól elkülöníthető egymástól mivel az elsőbe külső megtermékenyítésű, míg a másodikba belső megtermékenyítésű családok tartoznak és amelyek molekuláris és morfológiai bélyegekkkel egyaránt jellemezhetőek (Zhang & Wake 2009).

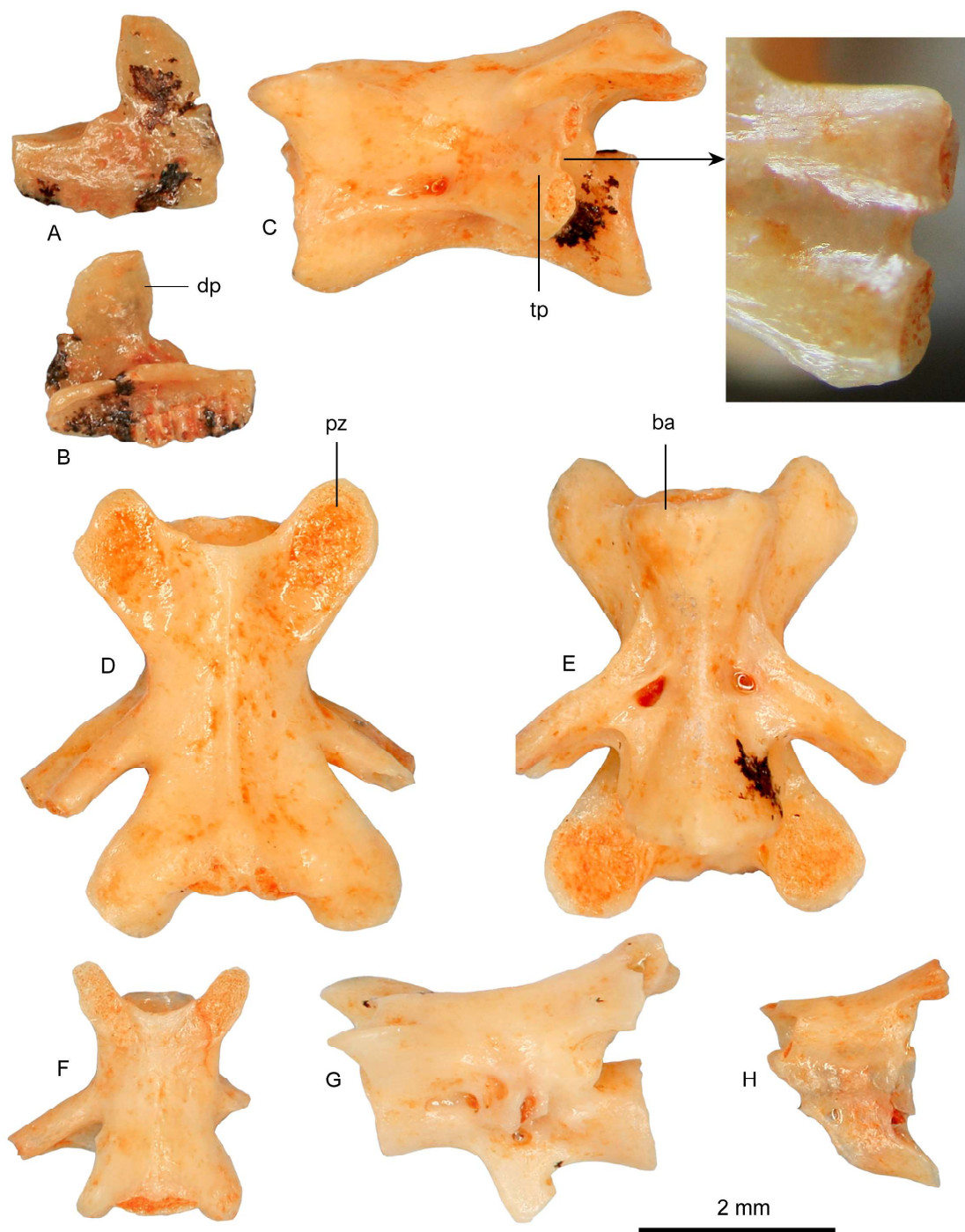
CRYPTOBRANCHOIDEA Dunn, 1922

Két külső megtermékenyítésű család tartozik ide a Cryptobranchoidea (óriássalamandrák) és a Hynobiidae (szögletes fogsorú gőték). A Cryptobranchoidea legkorábbi előfordulása a középső jurára tehető (Gao & Shubin 2003, Skutschas 2016: fig. 2), a *Chunerpeton* pedig, amely a kínai Haifanggou Formációból egy teljes egészében fennmaradt csontvázon alapul, az első óriássalamandrák közé sorolt taxon (Gao & Shubin 2003). Euráziából és Észak-Amerikából további 12 fosszilis fajuk ismeretes (Estes 1981, Vasilyan & Böhme 2012, Vasilyan et al. 2013). Ezzel szemben a Hynobiidae fosszilis képviselői meglehetősen ritkák, a legkorábbi ide sorolható lelet egy törzscsigolya az oroszországi korai miocén Khalagay Formációból, amelyet Syromyatnikova (2014) *Salamandrella* sp.-ként azonosított. Néhány további, késő pliocén (MN 16) és holocén fosszilis leletet a *Salamandrella* és a *Ranodon* genusokba soroltak (Khozatski 1982, Averianov & Tjutkova 1995).

HYNOBIIDAE Cope, 1859

Az ekecsonti fogak jellegzetes „M” alakú elrendeződéséről kapták nevüket. Koponyájukon a könnyecsont (os lacrimale) még jelen van (Estes 1981) és az alsó állkapocsban az angulare és a prearticulare nem forrt össze (Hecht & Edwards 1977). A gerincvelői idegek az atlasz kivételével a csigolyák között (intervertebralis) lépnek ki a gerincvelőből (Edwards 1976). A kromoszómaszám magas és emellett nagyszámú mikro kromoszómájuk van (Hecht & Edwards 1977). Szaporodásuk külső megtermékenyítéssel történik. Az óriássalamandráktól (Cryptobranchoidea) eltérően rájuk teljes átalakulás (metamorfózis) jellemző és a lárvánkon 4 kopoltyúrést találunk. Valamennyi ma élő fajuk ázsiai elterjedésű, de a *Salamandrella keyserlingii* legnyugatibb elterjedési határa az Uraltól nyugatra elterülő Arhangelszk tartományban eléri Európa területét.

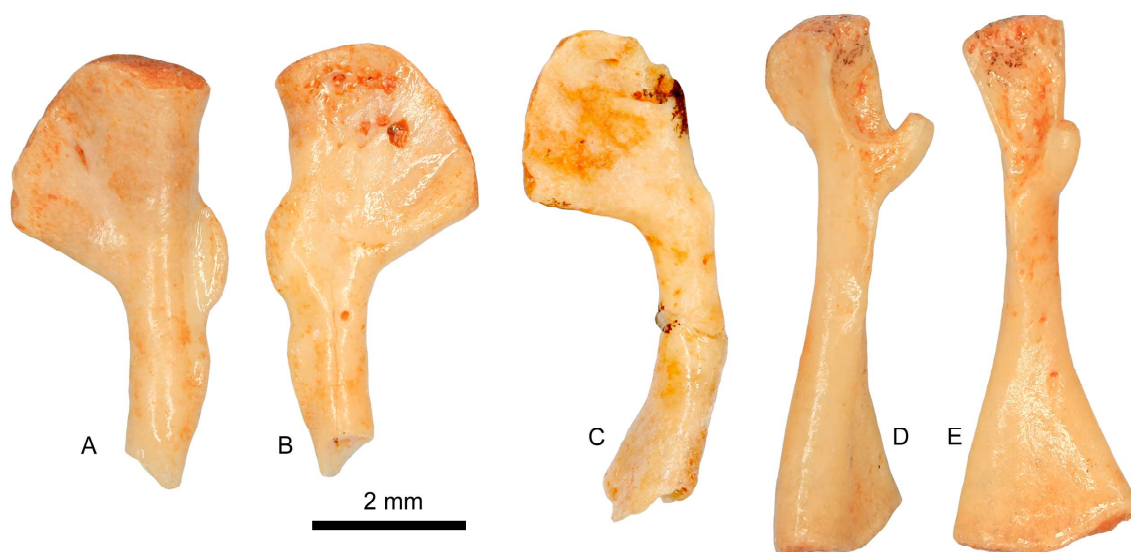
A szögletes fogsorú gőtéket hagyományosan két jól elkülöníthető „természetes” csoportra osztották, a *Hynobius* (tavi típus:



7. ábra. *Parahynobius betfianus* Venczel, 1999a típusanyaga (Betfia 9/C). A-B - MTC. No. 19913, jobb állközti csont (holotípus) labiális (A) és linguális (B) nézetben. C-E - MTC. No. 19910, törzscsigolya (paratípus) oldal- (C), felül- (D) és alulnézetben (E). F - MTC. No. 19916/5, törzscsigolya felülnézetben. G - MTC. No. 19917/3, elülső farokcsigolya oldalnézetben. H - MTC. No. 19917/9, hátulsó farokcsigolya oldalnézetben. Rövidítések: ba, bazapofízis; dp, dorzális nyúlvány; pz, prezigapofízis; tp, harántnyúlvány.

Hynobius, *Pachyhynobius* és *Salamandrella*) és a *Ranodon* (pataki-típus: *Batrachuperus*, *Liua*, *Onychodactylus* és *Ranodon*) csoportra (Zhao

& Hu 1983, 1984), ami egyben jelzi az élőhely preferenciát és a szaporodási stratégiát is. Később Zhang et al. (2006) kombinált mor-



8. ábra. *Parahynobius betfianus* Venczel, 1999a végtagcsontjai. A-C - felkarcsontok (MTC. 19912/2 és 20391) proximális végei. D, E - combcsont (MTC. 19915/3) oldal- (D) és alulnézetben (E).

fológiai és molekuláris biológiai vizsgálatai rámutattak, hogy a *Hynobius* csoport tagjainál az ősi jellegnek tartott állközti csonti kutacs hiánya utólagos elcsontosodásnak tudható be, vagyis fejlett jellegnek tekinthető, akárcsak a tavi-mocsári szaporodási preferencia.

Eddigi adatok alapján a szögletes fogsorú gőtéek európai elterjedésének legnyugatibb pontja a Kárpát-medencében, a mai Gerecse hegység területén lehetett (Tardosbánya 3.). Legkorábbi előfordulásuk a Felsőtárkány 3/10. késő szarmata (MN 7+8) lelőhelyről ismeretes (Venczel & Hír 2013, Hír et al. 2017), míg a geológiailag legfiatalabb leleteik a Betfia 2. (9/C.) lelőhelyről kerültek elő (Venczel 1999a, 2000a, 2000b).

Genus *Parahynobius* Venczel, 1999a

Típus faj: *Parahynobius betfianus* Venczel, 1999a

Kis és közepes méretű szögletes fogsorú gőtéek legfeljebb 160 mm-es becsült testhosszal. Csigolyacentrumaik elől-hátul vájtak, a törzscsigolyák tövisnyúlványa alacsony csonttarajra redukálódott, a csigolyacentrum bazapofízisei aprók, anteroventrolateralis helyzetűek és a csigolyacentrumon nincs hemális él. A közső-hátsó törzscsigolyák harántnyúlványai

kétfejűek; a postsacralis bordák jelen vannak.

Parahynobius betfianus Venczel, 1999a
(7. ábra: A-H, 8. ábra: A-E)

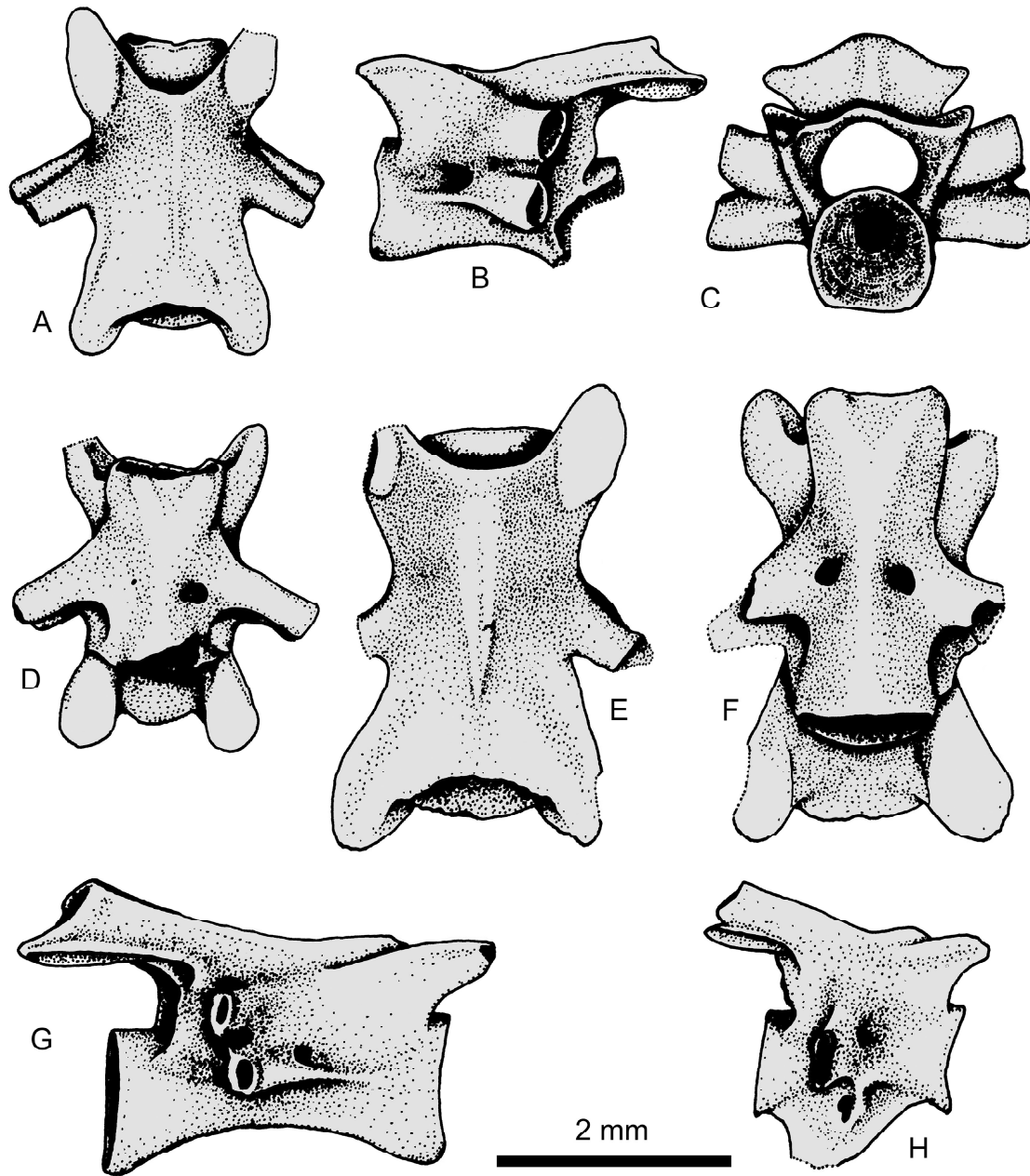
Holotípus: jobboldali állközti csont, MTC. 19913 (7. ábra: A, B).

Paratípus: törzscsigolya, MTC. 19910.

Hivatkozott anyag: 112 csigolya, 2 scapulocoracoideum, 4 felkarcsont, 7 combcsont (részletes leltár: Venczel 2018).

Diagnózis: Közepes méretű szögletes fogsorú gőtéek legfeljebb 160 mm-es becsült testhosszal. A páros állközti csont háti nyúlványa viszonylag széles és rövid és ennek megfelelően közöttük nem alakul ki csonthézag vagy csontkutacs (szinapomorfia a *Hynobius* és *Salamandrella* nemekkel). A hátcsigolyák diapofízisei és parapofízisei közel helyezkednek el egymáshoz, jellegzetes csontdudorokkal a háti- illetve hasi végük közelében. A prezigapofízisek mediálisan közel helyezkednek el egymáshoz.

Leírás: A típus-lelőhelyről legalább hét különböző méretű példány izolált csontmaradványai kerültek elő (a becslés a combcsontok alapján történt). Az állközti csont (holotípus) legfontosabb szinapomorf bélyege a széles dorzális nyúlvány, amely a *Hynobius*-csoport



9. ábra. *Parahynobius kordosi* Venczel, 1999a típusanyaga (Polgárdi 4 "alsó"). A-D - MFGI V. 20780, hátszigolya (holotípus) felül- (A), oldal- (B), elől- (C) és alulnézetben (D). E, F - MFGI V. 20781/1, hátszigolya felül- (E), alul- (F) és oldalnézetben (G). H - MFGI V. 20782, fark csigolya oldalnézetben.

többi tagjaihoz hasonló. Ennek megfelelően mediálisan nem alakult ki csontkutacs az állközti csontok között. Az elől-hátul vájt törzscsigolyák centrumának hasi elülső oldalán jellegzetes lapított bazapofíziseket találunk, míg a viszonylag hosszú és hátra hajló harántnyúlványok kétféjűek (felül a diapofízis, alul

a parapofízis helyezkedik el) és a rajtuk található csontdudorok miatt a végük kiszélesedő; az atlasz mögötti csigolyák harántnyúlványaihoz bordák ízesülnek. Az elülső törzscsigolyák centruma viszonylag rövid, neurális csonttársa magasabb és a harántnyúlványok egyfejűek (ennek megfelelően a hozzájuk ízesülő bordák

is egyfejúek). A keresztcsigolya utáni néhány farkcsigolyához szintén bordák ízesülnek; a farkcsigolyák vérívszárai ventrálisan teljesen összeforrtak (7. ábra: H). A prezigapofízisek ízületi felszíne ovális, enyhén domború és középírányban lejt, míg a postzigapofízisek felülete enyhén konkáv; a prezigapofízisek közötti neurális lemez egyenes (az elülső törzscsigolyáknál) vagy félkör alakú (a középső törzscsigolyáknál). A postzigapofízisek közötti neurális lemezen a hiperapofízisek kettős ízesülési felszíne látható, egyes példányokon itt kiugró csontdudorok is kialakulhatnak (pl. a hátsó törzscsigolyáknál és a farkcsigolyáknál). A két ide sorolt scapulocoracoideum töredékes, de mindkettőn jelen van a foramen procoracoideum és a lapockacsonti rész felületén a *Salamandrella* nemhez hasonló csontgerinc fejlődött ki. A végtagcsontok erőteljesebbek (8. ábra: A-E), ami szárazföldi életmódra utal.

Parahynobius kordosi Venczel, 1999a
(9. ábra: A-H)

Holotípus: törzscsigolya (MFGI V. 20780, 9. ábra: A-D).

Hivatkozott anyag: 3 törzscsigolya (MFGI V. 20781/1-3; 1 farkcsigolya (MFGI V. 20782).

Diagnózis: A *Parahynobius* típusfajnál kisebb méretű szögletes fogsorú götte. A törzscsigolyák diapofízisei és parapofízisei viszonylag rövidék és távol helyezkednek el egymástól.

Leírás: A csigolyacentrumok elől-hátul vájtak a centrum elülső hasi részén apró bazapofízisekkel. A prezigapofízisek hosszúkásak és távol esnek egymástól. A csigolyák tövisnyúlványai alacsony csonttarajként vannak jelen, vagy a neurális ív hátsó részén hiányoznak. A hiperapofízisek lenyomatai nem különülnek el teljesen. A gerincvelői idegek kilépési nyílásai a törzs- és farkcsigolyák idegívszárairól egyaránt hiányoznak (9. ábra: B, G, H).

4.2.2. *Diszkusszió*

Feltételezhető, hogy a *Parahynobius* egy számára kedvező időszakban Ázsia irányából nyugati irányba terjeszkedett és a késő szarvatában elérte a Kárpát-medence szárazulati területeit. A család legkorábbi előfordulását a

Felsőtárkány 3/10. lelőhely legfelső szintjéből mutattuk ki (Venczel & Hír 2013, Hír et al. 2017). Ha feltételezzük, hogy a *Parahynobius* a *Hynobius*-csoport többi tagjának (*Hynobius*, *Salamandrella*) más sajátosságaival is rendelkező (pl. nagyszámú peterakás tavi-mocsári környezetben), akkor a korai pannon időszak csapadékgazdag időjárása valóban előnyt jelenthetett számára. A *Parahynobius* minden előfordulási helyén vizes élőhelyet igénylő fajok is előfordultak: a Felsőtárkány 3/10. lelőhelyen *Mertensiella* cf. *caucasica*, *Triturus* cf. *marmoratus*, *Lissotriton* cf. *rohrsi*, *Latonia seyfriedi*, *Palaeobatrachus* cf. *hiri*, *Pelophylax* sp. (Venczel & Hír 2013), a Polgárdi 4. „alsó” lelőhelyen *Latonia* cf. *seyfriedi* és *Pelophylax* cf. *esculentus* (Venczel 1997a), a Tardosbánya 3. lelőhelyen *Latonia* sp., *Triturus* sp., az Esztramos 1. lelőhelyen *Latonia seyfriedi*, *Bombina* sp., *Palaeobatrachus* cf. *langhae* és *Pelophylax* sp. (Venczel 2001), a Betfia 2. (= 9/B) lelőhelyen pedig *Lissotriton* cf. *vulgaris*, *Triturus* cf. *cris-tatus*, *Bombina* cf. *bombina*, *Palaeobatrachus* cf. *langhae* és *Pelophylax* sp. (Venczel 2000b). Kihalásukat feltehetően a negyedkori klíma- és környezetváltozások okozhatták.

4.3. Vakgötefélék

4.3.1. *Rendszerező őslénytan*

SALAMANDROIDEA Noble, 1931

Belső megtermékenyítésű farkoskétlétű családok tartoznak ide két jól elkülöníthető kládusszal: az egyikbe az Ambystomatidae, Dicamptodontidae és Salamandridae, a másikba a Proteidae, Rhyacotritonidae, Amphiumidae és Plethodontidae tartozik (Zhang & Wake 2009).

Az eddig előkerült legkorábbi képviselőjük, a *Beiyanerpeton jianpingensis* Gao & Shubin, 2012, a kínai késő jura Liaoning tartomány Tiaoijshan Formációjából ismeretes (Gao & Shubin 2012). A kiváló megtartású példányokon megfigyelhető néhány Salamandroidea színalomorfia, például a páros orrcsontokat anterodorzális kutacs választja el, az angulare és a prearticulare összeforrt, a törzscsigolyák-

hoz kétféjű bordák kapcsolódnak (Gao & Shubin 2012). A többi Salamandroidea-nál már hiányzó könnycsont a *Beiyanerpeton*-nál még jelen van, akárcsak a fogazott szápadcsont, amely a fejlettebb csoportoknál csak az egyedfejlődés korai fázisában figyelhető meg (Gao & Shubin 2012).

A Kárpát-medencéből eddig Proteidae (vakgöte-félék), Salamandridae (szalamandra-félék) és Plethodontidae (tüdőtlen szalamandrák) fossziliák kerültek elő.

PROTEIDAE Hogg, 1838

Korábban külön alrendbe sorolták (Proteoidea Estes, 1981), de később molekuláris biológiai bélyegek (Zhang & Wake 2009, Blackburn & Wake 2011), illetve kombinált molekuláris és morfológiai bélyegek alapján (Wiens et al. 2005, Frost et al. 2006) a szalamandra-szerűekhez sorolták át. A geológiailag legidősebb Proteidae leletek a kazahsztáni késő kréta Bostope Formáció (santoni-campani) Shakh-Shakh lelőhelyéről (Skutschas 2013) és É-Amerikából (maastrichti-paleocén) ismertek (Estes 1981, DeMar 2013, Gardner & DeMar 2013).

Genus *Mioproteus* Estes & Darevsky, 1977

Típus faj: *Mioproteus caucasicus* Estes & Darevsky, 1977

A *Mioproteus* nem többek között abban különbözik a barlangi vakgötétől (*Proteus*), hogy csigolyái jóval robusztusabbak és amelyeken hátsó bazapofíziseket, jóval szélesebb csigolyáivet, kiugró és hátrafelé elágazó tövisnyúlványt találunk (Estes 1981).

Mioproteus gardneri Venczel & Codrea, 2018 (10. ábra: A-M)

Holotípus: UBB. V. 521, jobb ekecsont, amelyről a fogkoronák letörtek és a palatális lemez posteromediális széle hiányzik (10. ábra: A-D).

Típus lelőhely: Kolozsvár-Fellegvár, Románia, Danki Formáció, korai-oligocén (MP 23-24).

Hivatkozott anyag: Kolozsvár-Fellegvár és Szucság 1. lelőhelyek: 1 ekecsont, 7 dentale, 1 atlasz, 14 csigolya, 1 felkarcsont disztális része (UBB V. 522-530).

Diagnózis: Az ekecsont (holotípus) palatális lemeze a *Mioproteus caucasicus*-éval szemben szélesebb, horizontális lefutású, a középső varrat hosszabb, az ekecsonti fogak száma magasabb (*M. gardneri*: 12, *M. caucasicus*: 9); a *Proteus anguinus*-al szemben az ekecsonti fogsor nagyobb szögben hajlik oldalra (kb. 70° vs. 30-54°) és az ekecsonti fogak száma alacsonyabb (*M. gardneri*: 12, *Proteus*: 16-30); a *M. caucasicus*-hoz és a *P. anguinus*-hoz képest a dentale szimfizise anteroposterior irányban hosszabb, az atlasz centruma hasonló a *M. caucasicus*-éhoz, de jóval rövidebb és szélesebb mint a *P. anguinus*-nál; a törzscsigolyák lényegesen kisebbek és a neurális csonttaraj jóval rövidebb és alacsonyabb mint a *M. caucasicus* és *M. wezei* esetében (Venczel & Codrea 2018).

Leírás: A *Mioproteus gardneri* kisméretű faj, amely már magán hordozza a Proteidae számos jellegét (pl. az állcsont hiányzik és annak a szerepét az ekecsont és az állközi csont veszi át), a csigolyacentrumok elől-hátul vájtak, az anterolaterális irányú és hát-hasi irányban lapított atlasz centrumának ízületi vájatai nagyon sekélyek (majdnem lapos felületűek) és az általuk bezárt szög megközelítőleg 225° (10. ábra: H-K). A *M. caucasicus*-hoz hasonlóan a csigolyacentrum hasoldali felülete kiugró csontot visel, amely a hátsó részén kiszélesedik és bazapofízisekben végződik. A *Proteus*-hoz hasonlóan a csigolyákhoz egyfejű harántnyúlványok kapcsolódnak, szemben az észak-amerikai alakokkal (*Necturus*, *Paranecturus*), amelyek kétfejű harántnyúlványokat találunk.

Kladisztikai analízis: A parszimónia analízishez TNT szoftvercsomagot (Goloboff et al. 2008) és a DeMar (2013) által összeállított taxon-karakter mátrixot (CTM) használtuk. A CTM 15 operacionális taxonómiai egységet (OTU) tartalmazott, amelyben a külcsoportot a *Cryptobranchus alleganiensis* képviselte.

Az analízis eredményeként a *Mioproteus gardneri* a Proteidae tagjaként jelenik meg (11. ábra) (Venczel & Codrea 2018). Az európai vakgötétfélék kláduszát (*Mioproteus-Proteus*) egy szinapomorfa támogatja [14(1) az atlasz centrumának elülső ízesülési felszínei 225°



10. ábra. *Mioproteus gardneri* Venczel & Codrea, 2018 típus anyaga. A-D - UBB V. 521, jobb ekecsont (holotípus) alul- (A), felül-(B), labiális (C) és linguális (D) nézetben. E-G - UBB V. 524/2 (E), UBB V. 523 (F) és UBB V. 524/1 (G) részleges dentale-k felülnézetben. H-K - UBB V. 527, atlasz centrum felül- (H), elől- (I), alul- (J) és oldalnézetben (K). L, M - UBB V.528/1, hátsigolya felül- (L) és alulnézetben (M). A mérce = 2 mm.

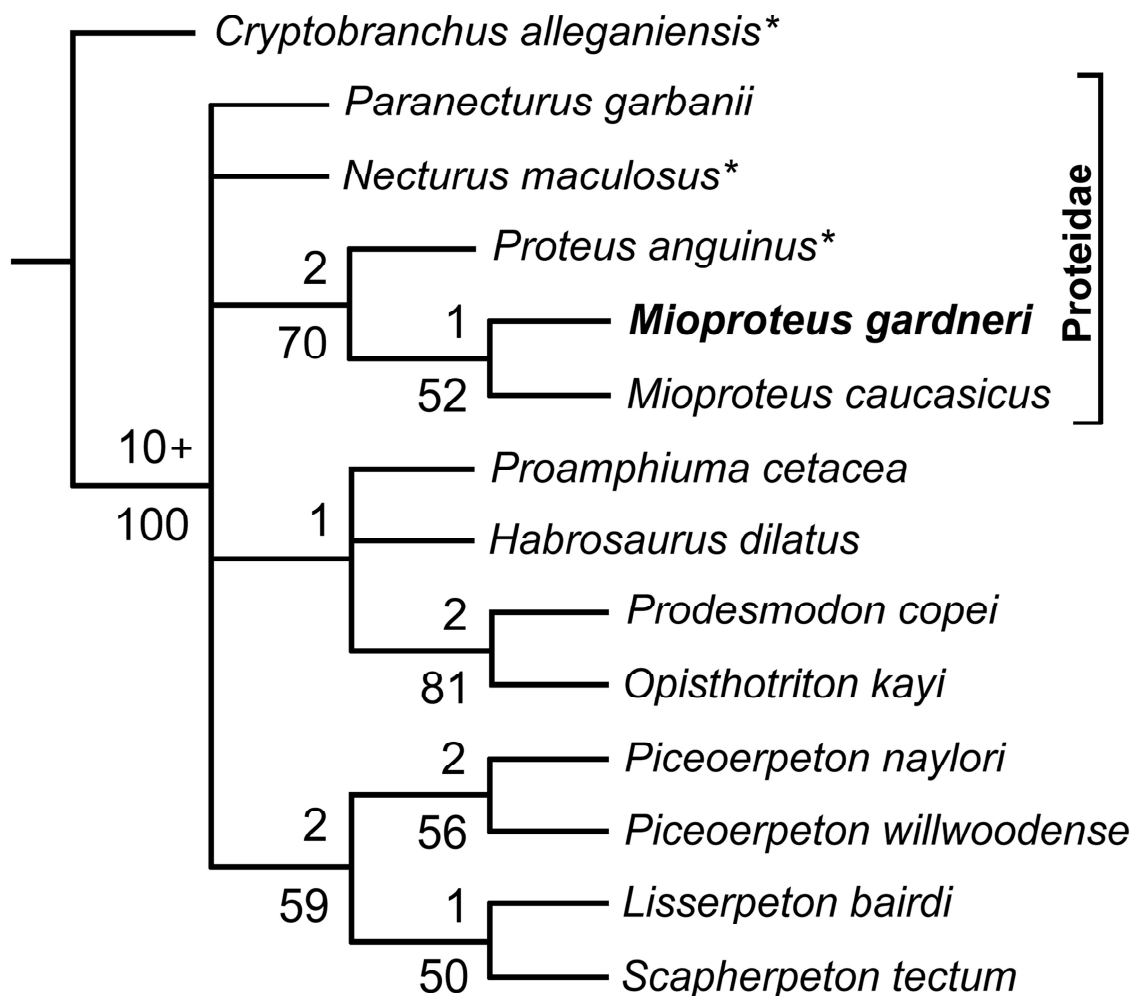
szöget zárnak be], míg a *Mioproteus* kláduszt szintén egy szinapomorf karakter támogatja: 16(1) a hátsó bazapofízisek jelen vannak.

4.3.2. Diskusszió

Az európai vakgőtefélékre jellemző szinapomorf bélyeg az atlasz centrumának az ízesülési felszínei között kialakult 225° szög (az atlasz ezáltal mélyebben ékelődik az agykoponyába). A többi szalamandra félénél és a kül csoport

esetében is az atlasz ízesülési felszínei által bezárt szög 180° .

Az eurázsiai vakgőtefélék legkorábbi előfordulása a kazahsztáni késő kréta Bostope Formáció (santoni - campani) Shakh-Shakh lelőhelyről ismeretes (Skutschas 2013), ahonnan Nessov (1997) *Bishara backa* (Albanerpetontidae) néven egy új fajt írt le, amelyet Gardner & Averianov (1998) meghatározatlan szalamandra-félének nyilvánított. Időközben a taxon



11. ábra. A *Mioproteus gardneri* Venczel & Codrea, 2018 filogenetikai helyzete a szigorúan konszenzusos törzsfán. A recens taxonok csillaggal jelölve. Az ágak fölötti értékek a Bremer-féle támogatási indexet, az ágak alatt az 1000 replikátumból származó, százalékban kifejezett 'bootstrap' értékeket jelölik.

holotípusa elveszett, de egy új gyűjtés révén sikerült tisztázni, hogy a "*Bishara backa*" atlasza hasonló a *Necturus*-éhoz és ezért a Proteidae-ba sorolható (Skutschas 2013).

A *Mioproteus*-tól eltérően az *Orthophyia* egy teljes csontvázon alapuló genus, amely az oehningeni középső miocénből (MN 7+8) ismeretes. Ez a *Proteus*-éhoz képest rövidebb koponyával, megnyúlt gerincoszloppal és fejletlen vagy hiányzó végtagokkal rendelkezett (Estes 1981). Az *Orthophyia* viszonylag rövid koponyája a szintén rövid fogsorú *Mioproteus*-éra emlékeztet, viszont a fejletlen vagy hiányzó végtagvázak különböznek a *Mioproteus* erőteljesen fejlett végtag vázaitól

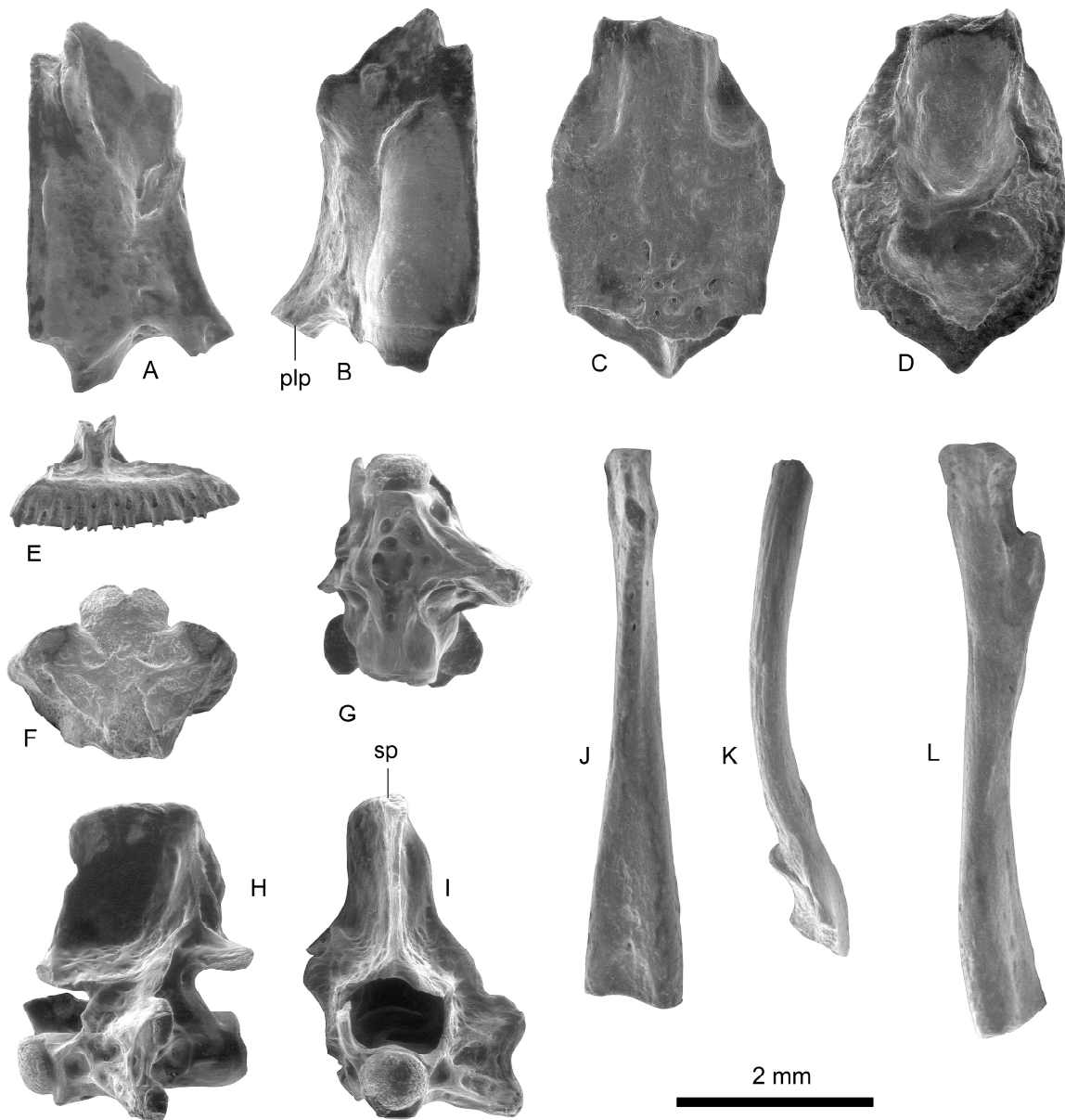
(Estes 1984). Mivel az *Orthophyia* típus anyaga megsemmisült, ezért néhány csonttani karakter (pl. az állcsont megléte vagy hiánya) nem ellenőrizhető (Estes 1981).

4.4. Szalamandrafélék

4.4.1. Rendszerező őslénytan

SALAMANDRIDAE Goldfuss, 1820

Belső megtermékenyítésűek, ínyfogaik az ekecsonton kétoldalt hosszan hátra nyúlnak, a szögletcsont (angulare), a könnycsont, a szeptomaxilla és a második epibranchiale hiányzik; csigolyáik hátul vájtak (Estes 1981). A második gerincvelői ideg inter-



12. ábra. *Carpathotriton matraensis* típusanyaga. A, B - MMP. 2005.361 homlokcsont (holotípus) felül (A) és alulnézetben (B). C, D - MMP. 2005.390/1 részleges parasphenoideum alul (C) és felülnézetben (D). E - MMP. 2005.392/1 állközti csont linguális nézetben. F - MMP. 2005.395/1 atlasz centrum alulnézetben. G-I - MMP. 2005.382/1 törzscsigolya alul (G), oldal (H) és előlnézetben (I). J - MMP. 2005.398/2 felkarcsont alulnézetben. K - MMP. 2005.401/1 csípőcsont felülnézetben. L - MMP. 2005.405/1 combcsont oldalnézetben. Rövidítések: plp, poszterolaterális nyúlvány; sp, tövisnyúlvány.

vertebrálisan, az összes többi intravertebrálisan lép ki a gerincvelőből (Edwards 1976).

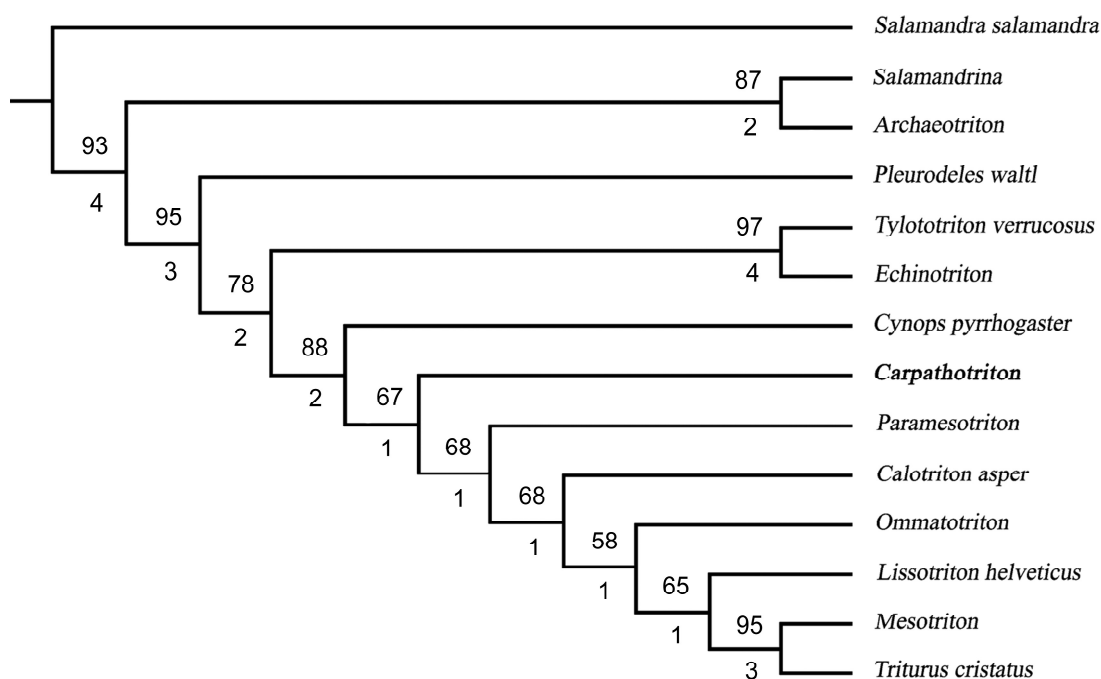
Genus *Carpathotriton* Venczel, 2008

Típus faj: *Carpathotriton matraensis* Venczel, 2008

Carpathotriton matraensis Venczel, 2008
(12. ábra: A-L)

Holotípus: MMP. 2005.361, jobboldali homlokcsont, amelyről a posterolaterális nyúlvány vége hiányzik (12. ábra: A-B).

Típus-lelőhely: Mátraszőlős 2, É-Magyarország.
Differenciál diagnózis: A *Carpathotriton matraensis* holotípusa abban különbözik az *Ichthyosaura*, *Neurergus*, *Oligosemia*, *Lissotriton montandoni*, *L. vulgaris* és a *Triturus* hom-



13. ábra. *Carpathotriton matraensis* Venczel, 2008 filogenetikai helyzete a szalamandrafélék között. A legrövidebb törzsfá 35 jelleg alapján. Az ágak alatti értékek a Bremer-féle támogatási indexet, az ágak felett a 2000 replikátumból kiszámolt 'bootstrap' százalékban kifejezett értékét jelölik.

lokcsontjától, hogy azon jól fejlett posterolaterális nyúlvány van. A *Calotriton*, *Cynops*, *Echinotriton*, *Euproctus*, *Notophtalmus*, *Pachytriton*, *Paramesotriton*, *Pleurodeles* és *Taricha* nemekhez képest a *Carpathotriton* homlokcsontja rövidebb és kiemelkedő supraorbitális taraja van. Továbbá különbözik a *Cynops*, *Echinotriton* és *Paramesotriton* nemektől, hogy a homlokcsont felszíne csontmintázat nélküli, valamint a *Lissotriton boscai*, a *L. helveticus* és az *Ommatotriton* fajoktól, hogy a homlokcsont posterolaterális nyúlványa jóval erőteljesebb és hátrafelé kiszélesedő.

Leírás: Vízi életmódhoz alkalmazkodott faj, amelyre a csigolyák nagyon magas tövisnyúlványai (12. ábra: H, I) és a megnyúlt vétagcsontok (felkarcsont és combcsont) utalnak (12. ábra: J-L). Az állközticsont összeforrt, viszonylag nagyszámú (22) foggal és elágazó dorzális nyúlvánnyal (= processus alaris) (12. ábra: E). Az alsó állkapocs szokatlanul rövid fogsort visel, így a dentalen egy hosszú fogmentes posterior nyúlványt találunk, amely különleges táplálékszerzési módra utal. Az orbitosphenoidium téglalapszerűen megnyúlt, a

csont hátsó harmadán két nyílással: az elülső nagyobb a látóideg nyílása, míg a hátsó kisebb a szemmozgató ideg kilépési helye. A parasphenoidium megnyúlt és hát-hasi irányban lapított (12. ábra: C, D). Valamennyi példányról hiányzik az előre nyúló processus cultriformis. A pikkelycsont (squamosum) háromszögletes, egy viszonylag hosszú ventrális ággal, amely kívülről a négyszögcsont posterolaterális részét borítja. A pikkelycsont hátsó ága viszonylag hosszú, ferdén felfelé irányul és a prooticum crista parotica részéhez ízesül. Az elülső ág viszonylag rövid és a homlokcsont posterolaterális nyúlványával képez homlokcsonti-pikkelycsonti hidat. A törzscsigolyák jellemzően nagyon magas tövisnyúlvánnyal rendelkeznek, amelyek hátoldala megvastagodott, hátrafelé kiszélesedik és felületüket jellegzetes gödörös csontmintázat borítja. A csigolyacentrum ventrális felszínén jellegzetes bemélyedést találunk gödrös-csontfonatos csontmintázattal (12. ábra: G). A törzscsigolyák harántnyúlványa széles és ferdén oldalra és hátrafelé irányul. **Kladisztikai analízis:** Az analízis (PAUP, Swofford 2002) legfontosabb eredménye,

hogy a *Carpathotriton* hét további nemmel együtt egy „névtelen” kláduszt alkot [*Cynops*, *Paramesotriton*, *Calotriton*, *Ommatotriton*, *Lissotriton*, *Ichthyosaura* (= *Mesotriton*) és *Triturus*] (13. ábra), amelyet hat színapomorfa támogat (Venczel 2008: 53). Ezek közül a *Carpathotriton*-nál csak néhány karakter ismert: 1(1) az állközti csont egybeforrt; az ACCTTRAN optimalizáció által támogatott 12(0), az orbitosphenoideum posterodorzális nyúlványa hiányzik és a DELTRAN optimalizáció által támogatott 16(1), a parasphenoideum hátsó ventrális csonttaraja jelen van.

4.4.2. Diszkusszió

A mátraszőlősi faunát leíró első közleményben a *Carpathotriton*-t a csigolyák magas tövisnyúlványai miatt még *Archaeotriton* néven azonosítottuk (Gál et al. 2000), amelynek az egyéb morfológiai bélyegei jóval eltérőbbek (pl. az állközti csontja páros) (Venczel 2008). A két nem alaki hasonlósága feltételezhetően a szorosan vízhez kötött életmódjukban keresendő. Az *Archaeotriton* kizárólag az oligocénből ismeretes (Böhme 1998) és közvetlenül nem bizonyítható, hogy a *Carpathotriton* ennek lenne a leszármazottja.

4.5. Dajkabékafélék

4.5.1. Rendszerező öslénytan

ANURA Fischer, 1813

COSTATA Lataste, 1879

A Costata, Frost et al. (2006) alapján az eurázsiai és észak-afrikai elterjedésű *Alytes*, *Bombina*, *Barbourula* és *Discoglossus* által alkotott kládusz megnevezésére szolgál és ahová az Izraelben nemrég felfedezett (pontosabban felismert) *Latonia nigriventer* is beletartozik (Biton et al. 2013).

ALYTIDAE Fitzinger, 1843

A recens nemek (*Alytes*, *Discoglossus* és *Latonia*) közepes méretű fajokat tömörítenek 40-80 mm (SVL, orrcsúcs-kloáka közötti hosszal), de egyes kihalt fajok jóval nagyobbra is megnőhettek (pl. *Latonia seyfriedi*). Megjegyzendő,

hogy a legújabb vizsgálatok alapján a *L. seyfriedi* fajneve prioritást élvez a *L. gigantea*-val szemben (Syromyatnikova et al. 2019) és ennek megfelelően átírtuk az általunk korábban *L. gigantea*-ként használt fajnevet. A *Latonia*-t az utóbbi években, mint „élő fossziliát” találták meg Izrael területén és azt Biton et al. (2013, 2016) a kipusztultnak hitt *Discoglossus nigriventer*-el azonosította.

A recens *Alytes* + *Discoglossus* ± *Latonia* monofiletikus státuszát molekuláris biológiai vizsgálatok is alátámasztják (San Mauro et al. 2004, Roelants & Bossuyt 2005, Frost et al. 2006, Bossuyt & Roelants 2009, Blackburn et al. 2010, Pyron & Wiens 2011, Biton et al. 2013), viszont a kutatók között nincs egyetértés, hogy mely fosszilis nemek sorolhatók az Alytidae családba. Ugyanis Báez & Gómez (2016, 2019) szerint néhány korábban idesorolt kipusztult faj (pl. *Eodiscoglossus santonjae*, *Wealdenbatrachus jucarensis*) bizonyos csonttani bélyegek alapján nem illeszthető egyértelműen az Alytidae családba, így ezek rendszertani helyzete bizonytalanná vált.

Genus: *Paralatonia* Venczel & Csiki, 2003
Típus faj: *Paralatonia transylvanica* Venczel & Csiki, 2003

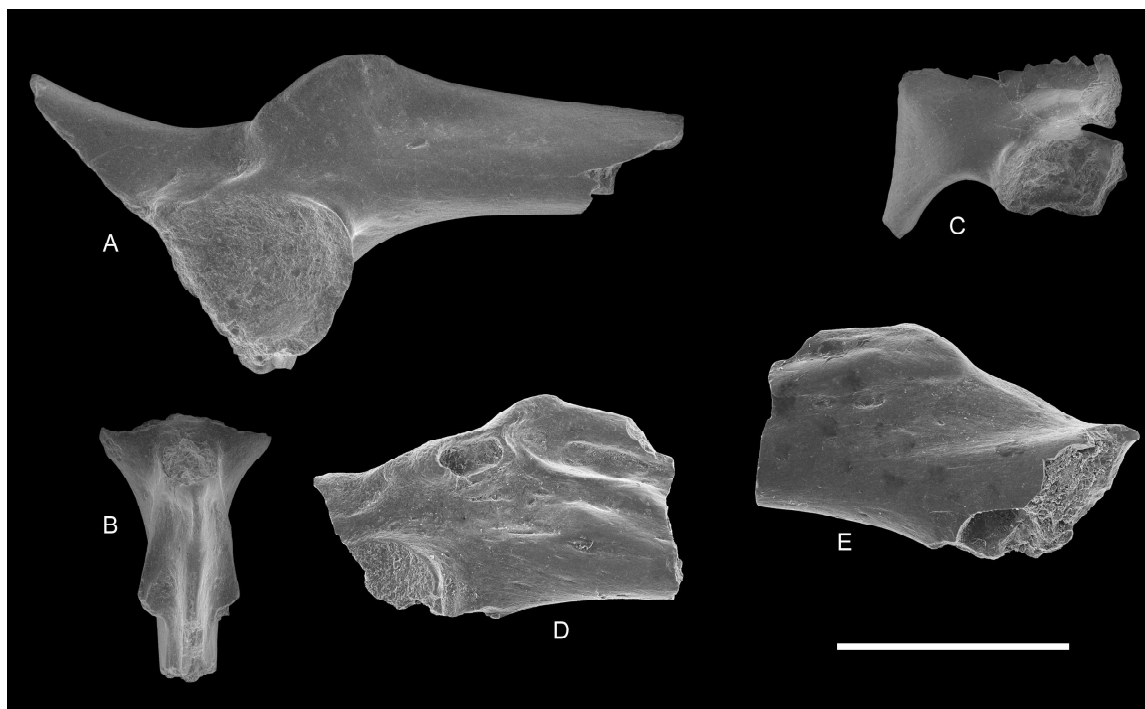
Paralatonia transylvanica Venczel & Csiki, 2003 (14. ábra: A-C)

Holotípus: LPB(FGGUB) v. 455, jobboldali csípőcsont, amelyen az acetabuláris régió két-harmada és a csípőcsont szárának hátsó része őrződött meg.

Típus-lelőhely: Vălioara-Budurone, Hátszegimedence, Románia; Densuş-Ciula Formáció középső tagozata; korai maastrichti.

Hivatkozott anyag: Vălioara-Fântânele, Pui, Fărcădeana Patak, Alsó Váradszék, számos csontmaradvány (állcsont, angulospleniale, farkcsíkcson, atlasz, lapockacsont, csípőcsont) (Venczel et al. 2016).

Diagnózis: Kisméretű dajkabéka-féle, 40-50 mm orrcsúcs-kloáka közötti hosszal. A többi dajkabéka-féléhez hasonlóan a keresztcsont kettős ízületi bütyökkel ízesül a farkcsíkcsonthoz, szemben az unka-félékkel, amelyeknél egy



14. ábra. Alytidae békák izolált csontmaradványai a Hátszegi- és az Erdélyi-medence késő krétájából. A - PSMUBB.ODAN-A-3, *Paralatonia transylvanica* Venczel & Csiki, 2003, jobb csípőcsont oldalnézetben. B - PSMUBB.ODAN-A-6, *P. transylvanica* farkcsíkcsontról proximális része felülnézetben. C - PSMUBB.ODAN-A-7, *P. transylvanica* lapockacsont oldalnézetben. D, E - LPG(FGGUB) v. 452, cf. *Bakonybatrachus* csípőcsontja oldal (D) és mediális nézetben (E). A mérce = 2 mm.

keresztcsonti ízületi bütyök található. A csípőcsonti száron (= ala ossis ilii) magas csonttarajt találunk, szemben az unkafélékkel és egyes dajkabéka-félékkel (*Alytes*, *Enneabatrachus*, *Iberobatrachus* és *Kizylkuma*), amelyeknél ez a csonttaraj hiányzik. A *Latonia*-hoz és *Latoglossus*-hoz képest a csípőcsont az acetabulum és az ala ossis ilii között nem keskenyedik el; a *Discoglossus*-hoz képest a preacetabuláris régió kisebb felületű; a *Bakonybatrachus*-hoz képest a tuber superius magasabb, a csípőcsonti tarajjal egymagasságban vagy annál magasabban helyezkedik el; a *Wealdenbatrachus*-hoz és a *Paradiscoglossus*-hoz képest a tuber superius osztatlan, az acetabulum és az ala ossis ilii között a csípőcsont nem keskenyedik el, továbbá a *Paradiscoglossus*-nál egy nagy mélyedést találunk a supraacetabuláris részen. A *Paralatonia* angulospleniale coronoid nyúlványa lapos és feldomborodó, szemben a *Latonia*-val amelynek kettős coronoid nyúlványa van, míg a *Latoglossus*-nak a coronoid nyúlvány szögletes és megvastagodott, felületén apró szabálytalan

bemélyedésekkel. A *Paralatonia* állcsontja különbözik az *Alytes*, *Eodiscoglossus*, *Kizylkuma* és *Wealdenbatrachus* állcsontjától, hogy a zygomatico-maxillaris nyúlvány kimagasló, továbbá az előbbiektől és a *Discoglossus*-tól, hogy a röpcsonthoz a nyúlvány mögött jókora bemélyedést találunk (hasonlóan a *Latonia* és *Latoglossus*-hoz) (Venczel et al. 2016).

4.5.2. Diszkusszió

Az elmúlt két évtizedben számos izolált csontmaradványt azonosítottunk a Hátszegi-medencéből és a Maros völgyi lelőhelyekről, amelyek megfelelnek a *Paralatonia* diagnózisának, azonban a fiatalabb és idősebb egyedek között jelentős méretbeli eltérés lehet. Újabb jó megtartású anyag került elő Puj és Alsóváradja lelőhelyeiről. Egy baloldali állcsont (PSMUBB.PUI-A-1, a Pui Depozit) hátsó labiális felszínén egy bemélyedés figyelhető meg. Ugyanezen példány mediális oldalán a röpcsonthoz a nyúlvány mögötti bemélyedés hasonló a *Latonia*-éhoz és a *Latoglossus*-éhoz. Viszont

egyetlen példány sem került elő, amelynek ép lett volna a röpcsoni nyúlványa (ez a *Latonia*-nál kiugró, míg az *Eodiscoglossus*-nál fejletlen).

Az angulospeniale-ről rendszerint a csontvégek hiányoznak, így az azonosítás legkönnyebben a coronoid nyúlványok alapján történik. Egy újabb angulospeniale példányon (PSMUBB.PUI-A-2, Pui Depozit) jól kivehető két kiugró csontkinövés, amely felületesen hasonlít a *Latonia* kettős coronoid nyúlványaira (Roček 1994).

A csigolya leletek meglehetősen ritkák, néhány töredékes atlaszt Venczel & Csiki (2003) Anura indet.-ként azonosított. Ezekon a példányokon a prezigapofízisek ízületi felszínei vízszintesen állnak, hasonlóan az *Alytes*-hez és *Eodiscoglossus*-hoz, míg a *Latonia*-nál és a *Discoglossus*-nál ezek középirányban ferden állnak. Ezzel szemben az atlasz ventrális oldalán egy hosszanti középső csonttaraj figyelhető meg, hasonlóan a *Latonia*-hoz és a *Discoglossus*-hoz, de az hiányzik az *Alytes*-nél és az *Eodiscoglossus*-nál (Venczel et al. 2016).

A csípőcsonti leletek a leggyakoribbak és a legkönnyebben azonosíthatók (lásd diagnosztikus jegyek), de ezeknél tapasztalható a legnagyobb csonttani változatosság. A fiatalabb példányokról gyakran letört a vékony csípőcsonti taraj, akárcsak a pars ascendens és a pars descendens nyúlványok végei, ami megnehezíti a csontelemek azonosítását. Folie & Codrea (2005) a Puj Islaz lelőhelyről négy csípőcsont maradványt cf. *Paradiscoglossus*-ként azonosított (PSMUBB v.357-360), amelyet szintén *Paralatonia transylvanica*-nak tekinthetünk (Venczel et al. 2016).

Venczel & Csiki (2003) egy kevésbé kiugró tuber superius-al rendelkező "aberráns" csípőcsontot [LPG(FGGUB) v. 452] is a *P. transylvanica*-hoz sorolt. Mivel az adott példányon a tuber superius morfológiája megfelel a *Bakonybatrachus fedori* Szentesi & Venczel, 2012 diagnózisában leírtak (a tuber superius jóval a csípőcsonti taraj szintje alatt helyezkedik el, a csontfelszín megvastagodott és felülről lapított), Venczel et al. (2016) a példányt cf. *Bakonybatrachus* sp.-ként azonosította. A

csont szokatlan morfológiája miatt azonban további példányokra lenne szükség, ami megerősítené a *Bakonybatrachus* hátszegi jelenlétét.

4.6. Unkabékák

4.6.1. Rendszerező öslénytan

BOMBINATORIDAE Gray, 1825

A család molekuláris és morfológiai bélyegek alapján egyaránt jól jellemezhető, amelyet két eurázsiai elterjedésű genus, a *Bombina* és a *Barbourula* képvisel. Két kihalt nem sorolható még az unkabékákhoz, az *Eobarbourula* és a *Hatzegobatrachus* (Venczel et al. 2016), amelyek a recens nemekkel együtt az alábbi közös csontmorfológiai bélyegekkel rendelkeznek: a csípőcsonti taraj hiányzik; a csípőcsont közötti bütyök fejlett; a keresztcsigolya előtti csigolyák között zygosphene-zygantrum ízületi felszín alakult ki; a keresztcsigolya hátrántnyúlványai erőteljesen kiszélesedők; a keresztcsigolya-farkcsíkcsoni ízesülésben egy ízületi bütyök vesz részt (Folie et al. 2013).

Genus: *Hatzegobatrachus* Venczel & Csiki, 2003

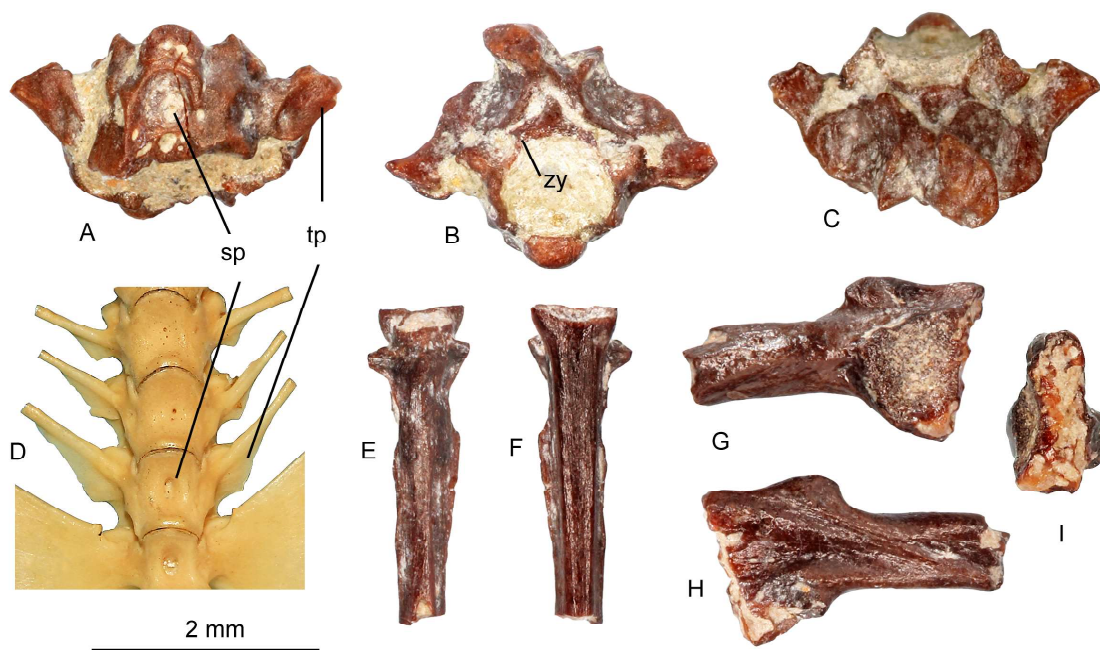
Típusfaj: *Hatzegobatrachus grigorescui* Venczel & Csiki, 2003

Hatzegobatrachus grigorescui Venczel & Csiki, 2003 (15. ábra: A-C, E-I)

Holotípus: LPB(FGGUB) v. 433, részleges baloldali csípőcsont, amelyen megőrződött az acetabularis régió és a csípőcsonti szár posterior része. *Típus-lelőhely*: Vălioara-Fântânele 1, Hátszegi-medence, Densuş-Ciula Formáció középső tagozata, korai maastrichti.

Előfordulás: A Hátszegi-medence, Alsóvárada, korai maastrichti (Venczel et al. 2016).

Differenciál diagnózis: Kisméretű unkafele 30-40 mm-es testhosszal. A keresztcsigolya előtti csigolyák centrumai hátulváltak; az idegívcsarak, hasonlóan a többi unkaféléhez és dajkabékákhoz, tetőcserépszerűen fedik egymást. A többi unkafélével közös szinapomorfiák: a keresztcsigolya előtti csigolyák zygosphene-zygantrum típusú ízesüléssel rendelkeznek, a keresztcsonti-farkcsíkcsoni ízesülés



15. ábra. *Hatzegobatrachus grigorescui* Venczel & Csiki, 2003 izolált csontmaradványai a Hátszegi- és az Erdélyi-medence késő krétájából. A-C - LPB(FGGUB) v. 480 hátszigolya a típuslelőhelyről (Valiora-Fântânele 1) alul- (A), elől- (B) és felülnézetben (C). D - FMNH 51006, recens *Barbourula busuangensis* gerincoszlopának hátsó része alulnézetben. E, F - PSMUBB.ODAN-A-9, farkcsíkcsontról felül (E) és alulnézetben (F). G-I - PSMUBB.ODAN-A-10, csípőcsont oldal- (G), mediális (H) és hátulnézetben (I). Rövidítések: sp - szubcentrális gödör, tp - harántnyúlvány, zy - zygosphene.

egyvájtátú, a csípőcsonttól hiányzik a csípőcsonti taraj és a csípőcsontközi bütykök nagyon fejlettek. A *Bombina*-hoz hasonlóan a csípőcsont tuber superiusa az acetabulum fölé tolódott. A *Bombina*-hoz, *Barbourula*-hoz és *Eobarbourula*-hoz képest a csigolyák tövisnyúlványa magas és elágazó, de az előbbiekhöz hasonlóan a csigolyák közötti zygosphene-zygantrum ízesülés jelen van. Egyes hátszigolyák centrumának hasi oldalán a *Barbourula*-hoz hasonlóan kerek bemélyedések alakultak ki.

Leírás: A csípőcsonton a tuber superius fejlettsége változó (a kisebb példányokon fejletlen, a nagyobbakon erőteljesen kiugró); ezek leginkább az unkábkák (*Bombina* és *Barbourula*) csípőcsontjaira emlékeztetnek (Venczel & Csiki 2002). Az acetabulum lekerekített, fordított háromszög alakú, amelyen a supraacetabuláris és a subacetabuláris régió egyaránt fejletlen. A tuber superius osztatlan, a kisebb példányokon fejletlen, a nagyobbakon erőteljesen kiugró. A csípőcsonti taraj hiányzik,

de a csípőcsontközi bütyök erőteljesen fejlett. A csigolyákon a zygosphene-zygantrum típusú ízesülés, az "unkareflexben" játszhatott szerepet, amikor az állat védekezésül a riasztó színű hasoldalát mutatta. Viszont a csigolyák idegív-szárainak a morfológiája a magas és elágazó tövisnyúlványok révén teljesen eltér a csoport többi tagjától (autapomorfia). Az egyetlen előkerült farkcsíkcsontról meggyűlt, végrésze letört de az osztatlan keresztcsonti ízületi vájata megmaradt a (15. ábra: E, F).

4.6.2. Diskusszió

A nem első leírásában a csípőcsont morfológiája alapján a *Hatzegobatrachus* „incertae sedis” farkatlan kétélűként szerepelt (Venczel & Csiki 2003). Az unkábkákhoz történő besorolásban a kulcsszerepet az újabban megtalált csontelemek játszották, és pedig a jellegzetes csigolya maradványok, amelyeken megfigyelhető a békák között egyedülálló zygosphene-zygantrum típusú ízesülés és a farkcsík-

csont, amely egyetlen ízületi vájattal kapcsolódik a keresztcsigolyához (Venczel et al. 2016).

4.7. Palaeobatrachida békák

4.7.1. Rendszerező öslénytan

XENOANURA Savage, 1973

PALAEOBATRACHIDAE, Cope, 1865

Genus: *Albionbatrachus* Meszoely et al., 1984

Az *Albionbatrachus* izolált csontok alapján ismeretes. Roček et al. (2015) szerint az *Albionbatrachus* és *Palaeobatrachus* a frontoparietale két diagnosztikus karaktere alapján különíthető el: 1) a frontoparietale hátsó középső nyúlványa az *Albionbatrachus*-nál rövid és fejletlen, nem éri el a paraoccipitális nyúlványok hátsó peremét, míg a *Palaeobatrachus* hátsó középső nyúlványa jóval fejlettebb és túlér a paraoccipitális nyúlványok hátsó peremén; 2) a frontoparietale hátoldala az *Albionbatrachus*-nál lapos és erőteljesen díszített, míg a *Palaeobatrachus*-nál a frontoparietale hátoldalának a középső része bemélyedő, kétoldalt jól fejlett parasagittális csonttarajok alakulnak ki és a csontmintázat hiányzik. Az *Albionbatrachus* frontoparietale belsejében a csontlakunák hálózata jóval kiterjedtebb (Roček et al. 2015). *Típusfaj*: *Albionbatrachus wightensis* Meszoely, Špinar & Ford, 1984

Albionbatrachus oligocenicus Venczel,

Codrea & Fărcaș, 2013

(16. ábra: A-B, 17. ábra: A-E)

Holotípus: UBB V. 442, egy kifejlett példányhoz tartozó, majdnem teljes frontoparietale.

Hivatkozott anyag: 2 részleges frontoparietale (UBB V. 443, 444), 1 sphenethmoideum (UBB V. 445), 2 állcsont (UBB V. 446, 447), 3 angulospeniale (UBB V. 448-450), 6 felkarcsont töredék (UBB V. 451-456), 2 csípőcsont (UBB V. 457, 458).

Diagnózis: Az *Albionbatrachus oligocenicus* abban különbözik a többi Palaeobatrachidae taxontól, kivéve az *A. wightensis*-t, hogy háti nézetben a páratlan frontoparietale homokóra alakú, hátoldalát sáncok és kiemelkedő csontbarázdák szövedéke borítja és a kiugró paraoc-

cipitalis nyúlványa posterolateralis lefutású. Az *A. wightensis*-hez képest a frontoparietale háti oldalán elől hiányzik a középső bemélyedés, a hátoldali mintázat kevésbé kiemelkedő, a paraoccipitalis nyúlványok jóval kiemelkedőbbek, az occipitális csontgerincek alacsonyabbak és a hasi oldalon a szagló- és agylebenyek lenyomata osztatlan. Továbbá különbözik az *A. wightensis*-től és a többi palaeobatrachidától, hogy az angulospleniale Meckel-féle porca elcsontosodott és a csípőcsont preacetabularis részén egy apró csontgumót találunk. *Előfordulás*: Szucság 1., Románia, korai oligocén, rupeli (MP 23-24), a Danki Formáció felső része.

Leírás: A frontoparietale hátoldali csontfelszínén két kiugró parasagittális csonttaraj húzódik, közöttük agytekervényekre emlékeztető csontmintázattal. A csont közepe táján a parasagittális csonttarajok egymáshoz közelítenek és oldalra kiugró csontkinövéseket hoznak létre (ez részben megsérült), a csontvégek felé pedig egymástól távolodnak, ami felülnézetben egy kissé szabálytalan alakú homokórára emlékeztet. Hátral a mintázott csontfelszín egy alig kikülönült nyakszirti csontgerinc határolja. Viszont az *A. wightensis* frontoparietale-jának posterior részén kiugró nyakszirti csontgerincet találunk.

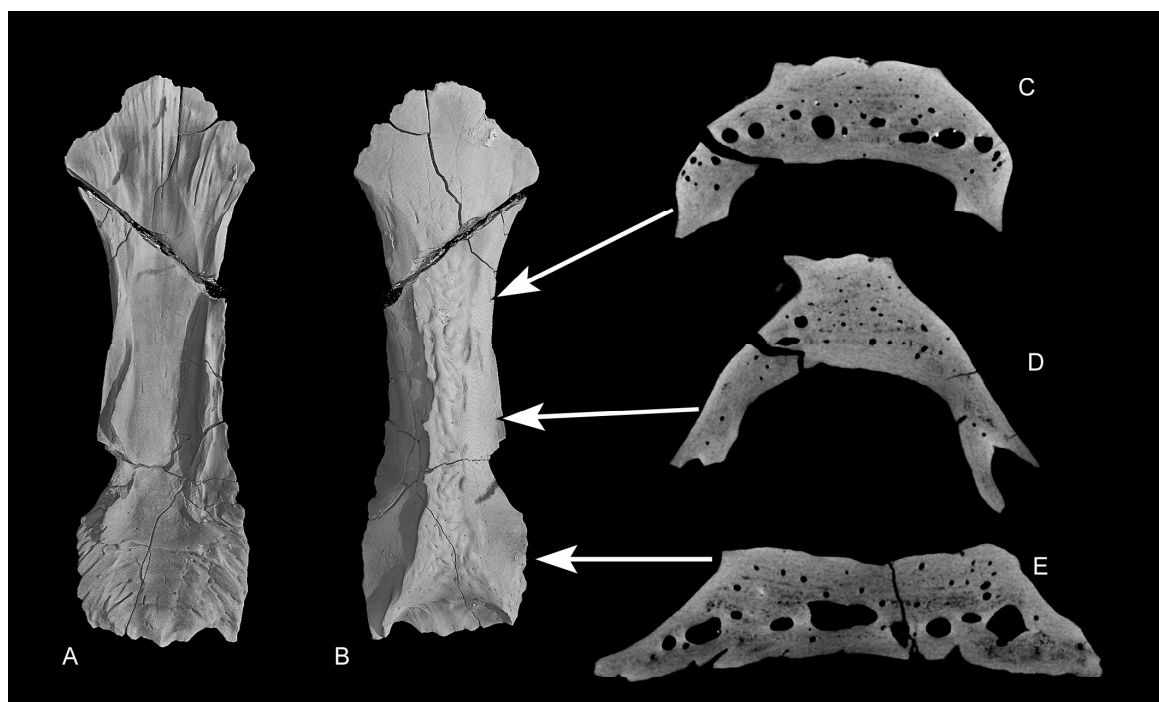
Az angulospleniale különlegessége, hogy a Meckel-féle porc is fosszilizálódott (amire porcos állapotban nem kerülhetett volna sor), vagyis az élő állatban már eleve elcsontosodott és teljesen kitöltötte a posterior helyzetű pars spatulaeformis prearticularist. A csont másik sajátossága, hogy a Meckel-féle árok labiális oldalán is találunk egy apró csontgumót (a processus coronoideus ellentétes oldalán), ami a *musculus levator mandibulae posterior subexternus* tapadására szolgálhatott. Ez úgyszintén megfigyelhető az *A. wightensis* típuslelőhelyéről (Headon Hill 2) előkerült angulospleniale esetében is. További különlegesség, hogy az *A. oligocenicus* csípőcsonti ízületi vájata előtt is találunk egy apró csontdudort, ami a *musculus iliacus internus* tapadására szolgálhatott. *Kladisztikai analízis*: A kladisztikai analízishez



16. ábra. *Albionbatrachus oligocenicus* Venczel, Codrea & Fărcaș, 2013 holotípusa. Frontoparietale (UBB V. 442, holotípus) felülnézetben (A) és alülnézetben (B). Rövidítések: all, agylebenyek lenyomata; pc, parasagittális csonttaraj.

PAUP (Swofford 2002) és TNT (Goloboff 2008) szoftver csomagokat használtunk. Az OTU 21 taxonból és három kulcsoportból (*Ascaphus*, *Bombina* és *Discoglossus*) állt, a CTM pedig 56 morfológiai karaktert tartalmazott (Venczel et al. 2013). A három legrövidebb fa 123 evolúciós lépésből állt

(konzisztencia index = 0,577, retenciós index = 0,821). A törzsfán az *Albionbatrachus* a *Palaeobatrachus* testvértaxonjaként jelenik meg, míg az *Albionbatrachus* + *Palaeobatrachus* kládusz az *Avitabatrachus* + Pipidae testvér taxonja. Két ősi Xenoanura taxon a *Cordicephalus* és a *Thoraciliacus* a törzsfá szarán lennebb, a



17. ábra. *Albionbatrachus oligocenicus* holotípusának mikroCT-s vizsgálata. A, B - UBB V. 442, frontoparietale (holotípus) mikroCT-s képe felül- (A) és alulnézetben (B). C-E, a csont kiválasztott keresztmetszeti pontjai; a nyilak a keresztmetszeti pontokra mutatnak.

Palaeobatrachidae és Pipidae irányába mutató leszármazási vonal mentén helyezkednek el, míg a *Neusibatrachus* a Xenonura alapi részén a Rhinophrynidae testvértaxonjaként jelenik meg (Venczel et al. 2013).

4.7.2. Diskusszió

Az *Albionbatrachus wightensis* frontoparietale háti oldalának elülső részén található sajátos mediális bemélyedést helytelenül “orrcsonti bemélyedés”-ként címkézték (Meszoely et al. 1984: fig.1A), amelyet kétoldalról kiemelkedő parasagittális csontgerincek határoltak. A hasi oldalon a vonalkázott csontfelszín képezi az érintkezési felületet a sphenethmoideum tectum anterius-ával. Ez arra utal, hogy a frontoparietale érintkezett a páros orrcsonttal, de azok felülről nem fedték a frontoparietale. Az *A. wightensis* frontoparietale borító csontmintázata jelentősen különbözik az elülső és a hátsó részen, az utóbbin jóval kiemelkedőbb csontgerincek által határolt mély sáncok hálózatával, ami miatt Sanchíz (1998) szerint a két rész két különböző taxontól származhatott (a példányt

eredetileg két csonttöredék összeillesztéséből hozták létre): az elülső rész egy palaeobatrachidától, míg a hátsó rész egy ásóbékaféléától (*Eopelobates*). Hossini & Rage (2000, p. 229) később megállapította, hogy a típus lelőhelyről származó (Headon Hill 2) második példányának is hasonló a morfológiája a holotípuséhoz, vagyis a frontoparietale eredeti rekonstrukciója helyesnek bizonyult. Ugyanakkor Holman (1996) és Hossini & Rage (2000) megkérdőjelezték az *Albionbatrachus* taxonómiai státuszát megállapítva, hogy a frontoparietale csontmintázata egymagában nem elegendő egy új nem felállítására. Ugyanakkor Venczel et al. (2013) kimutatta, hogy a frontoparietale megfigyelhető három jelleg (homokóra alakú csontgerincek, gödörkés-tarajos csontmintázat és a jól fejlett paraoccipitális nyúlványok) együttes jelenléte különbözik a többi palaeobatrachidától, így a nem státusza megalapozottnak tekinthető. Az *A. oligocenicus* mikroCT-s vizsgálata feltárta, hogy a belső csontszerkezetben is jelentős különbség van az *Albionbatrachus* és a *Palaeobatrachus* között (17. és 20. ábra), ami

az egykori környezethez való alkalmazkodással hozható összefüggésbe (Venczel et al. 2013, Roček et al. 2015). A csípőcsonton megfigyelt preacetabuláris csontdudor jelenléte a *Palaeobatrachus*-hoz képest másfajta mozgásmechanizmusra, illetve életmódra utalhat.

4.8. További *Palaeobatrachida* békák

4.8.1. Rendszerező öslénytan

Genus: ***Palaeobatrachus*** Tschudi, 1839

A legtöbb *Palaeobatrachus* faj kétdimenzióssá összepréselődött csontvázakból (vagy azok lenyomataiból) ismeretes, de háromdimenziós izolált csontok alapján is írtak le néhány fajt. Roček et al. (2015) szerint a *Palaeobatrachus* genus izolált frontoparietale alapján is azonosítható, ha azon megállapíthatók az alábbi diagnosztikus bélyegek: 1) a hátoldalon a hátsó középső nyúlvány fejlett és túlér a paraoccipitális nyúlványok hátsó peremén; 2) a háti felszín csontmintázat nélküli és középtájékon bemélyedő, kétoldalt jól fejlett parasagittális csonttarajokkal.

Típusfaj: *Palaeobatrachus diluvianus* (Goldfuss, 1831).

Palaeobatrachus hiri Venczel, 2004

(18. ábra: A-H)

Holotípus: MMP. 59, sphenethmoideum, amelyhez hozzáért a frontoparietale és a parasphenoideum (alapikcsont) elülső része.

Paratípus: Frontoparietale (MMP. 60).

Típus-lelőhely: Mátraszőlős 2., É-Magyarország.

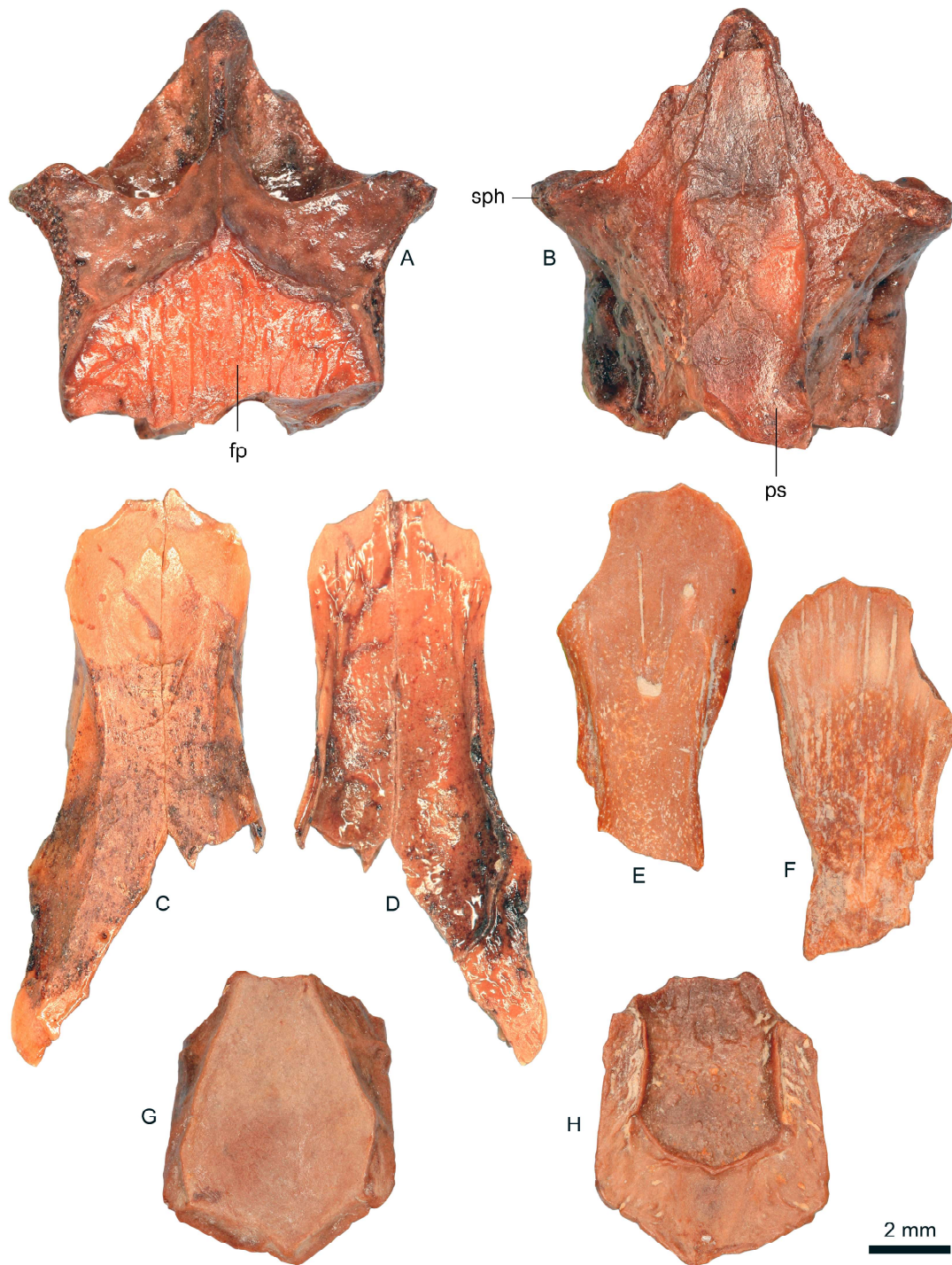
Hivatkozott anyag: lásd Venczel (2004: 156).

Előfordulás: Sámsonháza (középső miocén, MN 6), Mátraszőlős 1. és 2., É-Magyarország és Feltót, Ny-Románia (badeni - szarmata, MN 6 - MN 7+8) (Gál et al. 2000, Hír et al. 2017, Venczel & Ştiucă 2008).

Diagnózis: A felnőtt (idősebb) példányokon a frontoparietale és a parasphenoideum összeért a sphenethmoideummal. Az állközti csonton a processus alaris középen helyezkedik el (széles csontkutacs alakul ki a két állközti csont között) és merőleges a szájpadcsontra. A processus alaris hátsó részén kettős be-

mélyedés alakul ki, közöttük egy vízszintesen elcsontosodott tömör résszel. Az orrcsontok egy középső varratvonal mentén ízesülnek, amely rövidebb, mint az orrcsont-frontoparietale közötti ízületi felszín hossza; az orrcsontok oldalsó széle konkáv. A frontoparietale felülete sima, hátsó része jóval szélesebb, mint az elülső; hátoldali felülete lapos, a parasagittális csonttarajok hátrafelé távolodnak egymástól; a keresztcsont a V_8 és V_9 csigolyák összeforradásából alakult ki. A csípőcsonton a tuber superior oldalra hajló és azon a glutaeus maximus izom elkülönül az iliofemoralis és iliofibularis izmoktól; a pars ascendens gyengén fejlett.

Leírás: A kifejlett példányokon a sphenethmoideum háti oldalán egy középső hosszanti csonttaraj képződik, amelyhez kétoldalt ízesülnek a páros orrcsontok (18. ábra: A). Az elülső részen a középső csonttaraj az elcsontosodott orrsövényben folytatódik, ami az élő állatban részben porcos állapotban maradhatott meg. Az idősebb példányokon a postnazális fal oldalirányban is elcsontosodott, míg a fiatal példányokon ez a rész porcos maradt (amire a kétoldali szivacsos csontfelszín meglétéből is következtetni lehet). Az orrüreg elcsontosodott alapi része (solum nasi) jóval a háti oldala (tectum nasi) elé nyúlik. Az agykoponya elülső falán az orrsövényhez közel a kétoldali szaglójárat hatol át. A szaglójáratoktól oldalra két kisebb nyílást találunk (ramus medialis nervi ophthalmici) amelyek hátrafelé áthatolnak az orrüreg oldalfalán és a szemüregbe nyílnak. A fiatalabb példányok sphenethmoideuma nem forrad össze teljesen a parasphenoideummal és a frontoparietaleval. Az állközti csont processus alaris mindig merőleges az alatta vízszintesen elhelyezkedő szájpadcsontra. A közel félhenger alakú nyúlvány hátsó részén két bemélyedést találunk, amelyet kettéoszt egy vízszintes elcsontosodott rész. A pars dentalis mérettől függően rendszerint 6-10 fogat visel. Az állközti csonton oldalt egy sekélyen barázdált csontfelület jelzi az azt részben labiálisan fedő állcsont ízesülési (érintkezési) felületét. Az állcsont megnyúlt és csak a középső részén visel fogakat, amelyek száma rendszerint 10.



18. ábra. *Palaeobatrachus hiri* típusanyaga. A, B - sphenethmoideum részben összeforvra a frontoparietale és a parasphenoideum elülső részével (holotípus, MMP. 59) felül- (A) és alulnézetben (B). C, D - részleges frontoparietale (paratípus, MMP. 60) felül- (C) és alulnézetben (D). E, F - részleges frontoparietale (MMP 2017. 41) felül- (E) és alulnézetben (F). G, H - részleges frontoparietale (MMP 2017. 42) felül- (G) és alulnézetben (H).

Rövidítések: fp, frontoparietale; ps, parasphenoideum; sph, sphenethmoideum.

Az állcsont elülső (állközti csontot fedő) része és a palatoquadratummal ízesülő erőteljesen homorú hátsó rész fogatlan. A fogak befele

görcbültek és tövi részükön kétoldalt jellegzetes csontgumókat viselnek. Az elülső rész háti oldalán található processus frontalis kiemelke-

dő, amelynek kiugró gumós része az orrcsont oldalsó nyúlványával ízesül. A frontoparietale elől keskenyebb, hátul kiszélesedő, míg középen, az interorbitális tájékon, a legkeskenyebb (18. ábra: C-F). Az elülső rész középső lebenye a két orrcsont közé ékelődik, miközben oldalt egy homorú vagy egyenes vonal mentén követi az orrcsontok hátra hajló széleit. A paraoccipitalis nyúlványok fejlettsége változó, míg a parasagittális csonttarajok rendszerint a csont elülső részéig érnek. A frontoparietale háti felszíne sima és lapos, de az elülső részen a pineális nyílásnál bemélyed. A hasi oldalon az agylebenyek lenyomatai páros bemélyedések formájában láthatóak, amelyeket oldalt és hátul kiemelkedő csontlemezek határolnak. Az idősebb példányokon a hátsó keresztirányú csontgerinc mögött egy páratlan középső, jóval keskenyebb lenyomat is kialakulhat. Az ekecsont alulnézetben hátul egy viszonylag rövid ramus postchoanalis-al rendelkezik és az ekecsonti fogak (rendszerint 3-4) a csont hátsó széléhez közel illeszkednek. Ezek többé kevésbé hasonlítanak az állcsonti fogakra, tövi részükhöz a fentebb leírt jellegzetes kétoldali csontgumók kapcsolódnak, de a fogak mérete jóval kisebb (Venczel 2004: text-fig. 3M, N). A röpcsontról egy hosszú és lapos csont, enyhén S alakú ramus maxillaris-al, amely oldalt rövid kiugró peremmel rendelkezik és az állcsonttal ízesülő elülső vége kissé befele görbül (Venczel 2004: text-fig. 4A). Az angulospleniale enyhén S alakú csont, mediális oldalán jellegzetesen kiugró, hát-hasi irányban és oldalról összenyomott processus coronoideus-al. Ez utóbbi lapított és kissé gyűrt felületű, mediális oldalán kiugró csonttarajjal, amely hátrafelé fokozatosan hozzánő a csont mediális széléhez (Venczel 2004: text-fig. 4B-E). A fogatlan dentale kívülről (labiálisan) fedi az angulospleniale elülső szarát. Elöl az elcsontosodott Meckel-féle porcot találjuk, amely része az alsó állkapocs szimfizisének. Az első két csigolyacentrum, amint az a palaeobatrachidákra jellemző, egyetlen csonttá forrt össze (V_{1+2}), de nagyon töredékes állapotban maradt fenn. A synsacrum a V_8+V_9 csigolyák összeforradásából jött létre, a

sacro-urostylaris ízesülésnek pedig két ízületi bütyke van. A hasi oldalon egy kiugró középső nyúlvány az ízületi vájatok előtt végződik, aminek a keresztcsonti-farkcsíkcsonti ízesülés csontjainak hát-hasi elmozdulásának a korlátozásában volt szerepe (Venczel 2004: text-fig 4I, J). A lapockacsont rövid, szögletes csont, egyenes elülső széllel, amely merőleges a csont oldalsó szélére. A pars acromialis és glenoidalis között nem találunk bevágást. A hollócsőr-csont vékony, hengeres mediális résszel rendelkezik, elülső oldalán gyengén fejlett csonttarajjal. A kulcscsont lapított és bumeráng szerűen hajlott. A felkarcsont alakja megegyezik a többi *Palaeobatrachus* fajéval, a legfontosabb bélyege, hogy a capitulum humeri középen helyezkedik el és a kétoldalt elhelyezkedő epicondylus medialis és epicondylus lateralis egymáshoz képest majdnem szimmetrikus, míg a fossa cubitalis ventralis hiányzik. A csípőcsonton középirányban erőteljesen kiugró csípőcsontközi gumót találunk (Venczel 2004: text-fig. 5J), ami azonban a legtöbb példányról letört. A tuber superius viszonylag alacsony, lekerekített és osztott, hátul egy kisebb méretű kitüremkedés látható, ahová az iliofibularis és az iliofemorális izmok tapadnak; a csípőcsonti csonttaraj fejletlen.

Palaeobatrachus codreavlandi Venczel, 2021
(19. ábra: A-D, 20. ábra: A-D)

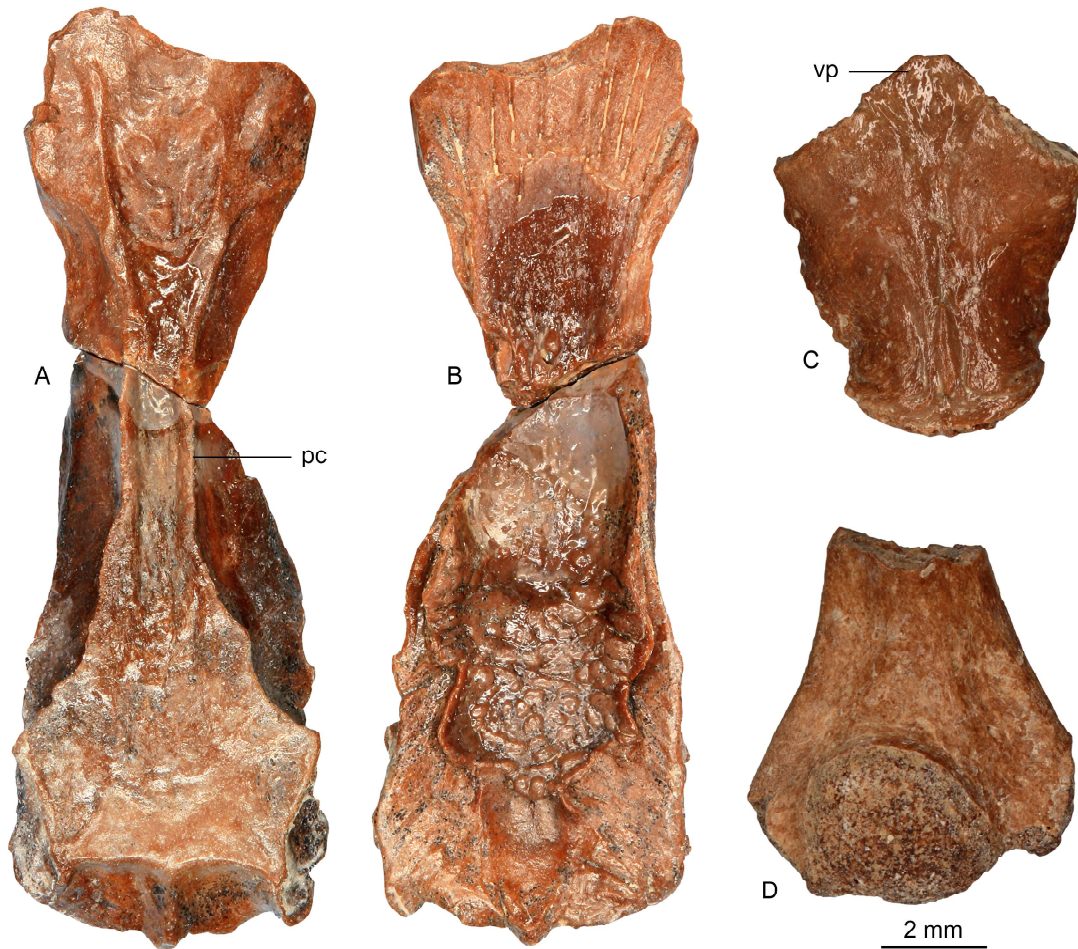
2005 – *Palaeobatrachus* sp. Hír & Venczel: New Middle Miocene vertebrate localities...

2005 – *Palaeobatrachus* sp. Venczel et al.: A new Middle Miocene vertebrate fauna...

2015 – *Palaeobatrachus* sp. Roček et al.: Frontoparietal in extinct palaeobatrachid frogs...

Holotípus: frontoparietale MTC. 23195 (Venczel in Roček et al. (2021): Figs. 34a-1, a-2).
Típus-lelőhely: Kőalja 2/2, Bihar megye, Románia, badeni (MN 6) (Hír et al. 2017).

Hivatkozott anyag: 1 sphenethmoideum (MTC 23588/2); 2 állközti csont (MTC. 23584/1-2); 2 állcsont (MTC. 23587/1-2); 1 ekecsont (MTC. 23588/1); 7 angulospleniale (MTC. 23590/1-7); 1 dentale (MTC. 23587/3); 3 csigolyacentrum V_{1+2} (MTC. 23586/1-3); 1 lapockacsont (MTC. 23625); 2



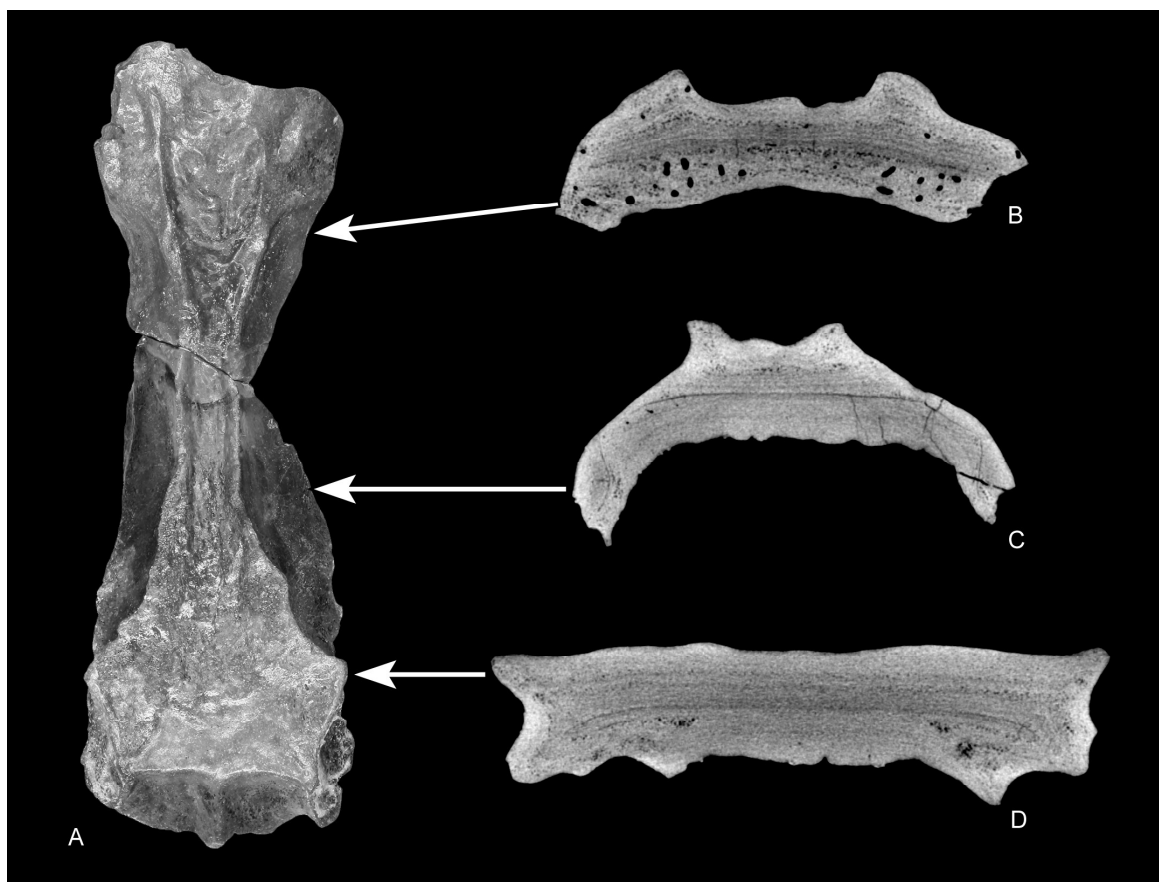
19. ábra. *Palaeobatrachus codreavladii* típusanyaga. A, B - frontoparietale (MTC. 23195; holotípus) felül- (A) és alulnézetben (B). C - V1+V2 (MTC. 23586) összeforrtn csigolyacentrumok alulnézetben. D - felkarcsont disztális vége (MTC. 23585/1) alulnézetben. Rövidítések: pc, parasagittális csonttaraj; vp, ventrális perem.

csípőcsont (MTC. 23585/3, 23589); 2 felkarcsont (MTC. 23585/1-2).

Diagnózis: A holotípus frontoparietale elől és hátul azonos szélességű (19. ábra: A, B; 20. ábra: A), szemben a *P. hiri*-vel, amelynél a frontoparietale hátrafelé erőteljesen kiszélesedik. Az angulospheniale coronoid nyúlványán nem alakul ki csonttaraj, szemben a *P. hiri*-vel, amelynek a coronoid nyúlványa egy éles csonttarajjal kapcsolódik a Meckel-féle csatorna linguális pereméhez. A család geológiailag legfiatalabb tagjainál (*P. eurydices* és *P. langhae*) a coronoid nyúlvány hát-hasi irányban lapított, hátoldalán kanálszerű bemélyedéssel és amelyen kisebb csonttarajokat és szabálytalan bemélyedéseket is találunk. Az atlasz centrumán

az ízületi vájatok közötti ventrális perem erőteljesen előre ugró, ami a *P. langhae* esetében jóval kevésbé fejlett.

Leírás: A frontoparietale elől és hátul azonos szélességű. A csont hátoldalának elülső részén egy U-alakú mélyedésben a pineális szerv vezetékeinek nyílása látható. A parasagittális csonttarajok a frontoparietale elülső lapos részéből erednek. A frontoparietale hátoldalának hátsó része lapos és sima, az azt határoló hátsó keresztirányú csonttaraj egyenes, közepén apró kiszögelléssel. A hátsó középső nyúlvány csak kissé nyúlik a paraoccipitális nyúlványok hátsó peremén túl. A parasagittális csonttarajok az interorbitális régióban nagyon közel kerülnek egymáshoz, emiatt a hátoldali csontfelszín



20. ábra. *Palaeobatrachus codreavladi* holotípusának mikroCT-s vizsgálata. A - frontoparietale felülnézetben; a kiválasztott keresztmetszeti pontokra nyilak mutatnak. B-D - a csont kiválasztott keresztmetszeti pontjai.

keskennyé és homorú felületűvé válik. A hasi oldalon az agylebenyek lenyomatát hordozó csontlemezek oldalsó része hozzá nő a csont két széléhez (Roček et al. 2015: fig.3-2d). A lenyomat hátsó része páratlan, hátrafelé elkeskenyedő (lánczaalakú) és kiemelkedik az azt övező vonalkázott felületű csontfelszínből. A csont belső szerkezetét vizsgálva megállapítható, hogy az egyedfejlődés során a lemezes csont újabb és újabb rétegek képződésével fokozatosan vastagodott (20. ábra), de a benne képződő csonthézagok az *Albionbatrachus*-hoz képest jóval kisebbek (Roček et al. 2015).

Palaeobatrachus langhae (Fejérváry, 1917)
(21. ábra: A-L)

1917 – *Pliobatrachus Langhae* Fejérváry: Anoures fossiles des couches préglaciaires...

1961 – *Bufo tarloii* Mlynarski: Płazy (Amphibia) z pliocenu Polski...

2012 – *Palaeobatrachus langhae* Wuttke et al.: Generic

diversity...

Neotípus: MTC. 20429, jobboldali angulospleniale, amelyről a csontvégek letörtek (Venczel 2000b: fig. 3D).

Típus-lelőhely: Betfia 2. (= 9/B), Nagyváradtól 9 km-re délkeletre, Bihar megye, Románia, korai pleisztocén (Biharium) (Venczel 2000c). Betfia 2., ahonnan a holotípus származik (ICZN, Art. 72.4 és 73.2), négy egymás közvetlen közelében lévő gyűjtőpontot takar (Kretzoi 1941). Terzea (1988) a Betfia 2. lelőhelyet Betfia 9.-re számozta át (a 9/B főleg breccásodott vörös agyagokból, míg a Betfia 9/C főleg 'terra rossa' típusú vörösayagokból áll), de helyrajzilag ugyanott helyezkedik el.

Típus sorozat: 1 synsacrum (Fejérváry 1917: pl. 1, figs. 2, 3); 1 farkcsíkcson (Fejérváry 1917: pl. 1, figs 4, 5, pl. 2, fig. 2); 1 bal angulospleniale [eredetileg *?Bufo vulgaris*-nak listázva (Fejérváry 1917: pl. 1, fig. 1)], 1956-ban meg-

semmissültek. Az anyagot 1915-ben Kormos Tivadar gyűjtötte (Fejérváry 1917).

Hivatkozott példányok: Betfia 9/B: 1 V_{1+2} (MTC. 20428/1); 1 synsacrum V_{8+9} (MTC. 20428/2). Betfia 9/C: 2 frontoparietale (MTC. 25764/1-2); 1 jobb angulospleniale (MTC. 25763/1); 1 felkarcsont (MTC. 25763/2).

Javított diagnózis: A frontoparietale elől kissé szélesebb, mint az interorbitális részen, anterolaterális szélei homorúak, az elülső középső (orrcsontok közé benyúló) nyúlvány fejlett; a paraoccipitális nyúlványok fejletlenek, a parasagittális csonttarajok nem kiemelkedőek, a frontoparietale felszíne sima és lapított (21. ábra: A-D); a synsacrum két csigolyából alakult ki (V_{8+9}), a csigolyacentrumok az eredeti példányon nem forrtak egybe (Fejérváry 1917); az angulospleniale coronoid nyúlványa osztatlan, hát-hasi irányban lapított, hátoldalán kanálszerű bemélyedéssel. A farkcsíkcsonton harántnyúlványokat találunk, külön nyúlványokkal a V_{10} számára.

Leírás: A synsacrum két csigolyából áll, a centrumok jól elkülöníthetők egy varratvonal révén, de az idegívcsigolyák teljesen összeforrtak. A keresztcsigolya két ízületi bütyköt visel. A synsacrum jól fejlett prezigapofizisei arra utalnak, hogy a V_7 szabadon állt a V_{8+9} -tól. Az idesorolt farkcsíkcsontról egy kisebb példányhoz tartozott és láthatóan magába foglalta az első farkcsigolya (V_{10}) harántnyúlványát is, amelyet egy rés választ el a farkcsíkcsontról horizontális lemezétől. Az angulospleniale coronoid nyúlványa hát-hasi irányban lapított, hátoldalán jellegzetes bemélyedéssel, amelyet csonttarajok tagolnak; egy harántirányú csonttaraj az elülső és a hátsó részt egy hátsó mélyebb és egy elülső sekélyebb részre osztja. Egy hasonló de osztatlan bemélyedést találunk az MTC 20429 neotípus coronoid nyúlványának hátoldalán is (21. ábra: F). Egy kisebb példány (MTC 25763/1) szintén megnyúlt coronoid nyúlványt visel és a háti oldalán ez is sekély és osztatlan bemélyedést visel (21. ábra: E); a Meckel-féle csatorna mindkettőn viszonylag széles és sekély. A frontoparietale morfológiája viszonylag jól jellemezhető a Betfia 9/C -ről előke-

rült két kisméretű töredékes példány (MTC 25764/1-2) alapján. A frontoparietale hátoldala hasonlóan a *P. eurydices*-hez nem szélesedik el hátrafelé, a parasagittális csonttarajok az orbitális peremhez közel helyezkednek el és a csontfelszín hátsó részéről hiányzik az azt határoló harántirányú csonttaraj.

A V_{1+2} komplexum (MTC 20428/1) egy nagyméretű példányhoz tartozott (21. ábra: G-J). A többi *Palaeobatrachus* fajhoz hasonlóan a csigolyacentrum hát-hasi irányban lapított. A két ízületi vájat egymással érintkezik és felnyúlnak a gerincvelői csatorna felső részéig. A V_2 harántnyúlványai kissé hiányosak, de csak kismértékben hajlanak hátrafelé. Az idegívcsigolyák szélesek, a tövisnyúlvány egy hosszanti, szabálytalan alakú oldalágakkal rendelkező csonttarajra korlátozódik. A synsacrum a V_{8+9} csigolyák összeolvadásából keletkezett, teljesen elválasztva a V_7 -től. A csigolyacentrumok a Fejérváry (1917) által ábrázolt példánynál nem olvadtak össze, szemben az oldalnyúlványokkal, amelyek majdnem teljesen összeforrtak, egy kis részt hagyva az egyik oldalon. Ezzel szemben az MTC 20428/2 példányon a csigolyacentrum teljesen összeforrt, a megmaradt oldalnyúlványok pedig tágníylásokat képeznek a V_8 és V_9 között. Mivel az utóbbi példány jóval kisebb méretű, akár az is feltételezhető, hogy a *P. langhae* mellett egy másik faj is létezhetett az adott területen. A felkarcsont (MTC 25763/2) végén a capitulum csak részben csontosodott el, ami arra utal, hogy fiatal példányhoz tartozhatott (21. ábra: K, L). A fossa cubitalis ventralis szűk és a capitulumhoz közel fekszik. A többi palaeobatrachidához hasonlóan az epicondylus medialis és az epicondylus lateralis a capitulum kétoldalán szimmetrikusan helyezkedik el és nagyjából azonos méretűek.

4.8.2. Diszkusszió

A mai karmosbékák koponyája majdnem teljes mértékben egyetlen csonttá forrt össze elmosódó csonttárokkkal. Részben ez a tendencia figyelhető meg a *Palaeobatrachus hiri* palaeobatrachidánál és a lengyel pliocén-



21. ábra. *Palaeobatrachus langhae* (Fejérváry, 1917) maradványok Betfiáról. A-D - frontoparietale jobb elülső (A, B - MTC. 25764/1) és bal hátsó (C, D - MTC. 25764/2) része alul- (A, D) és felülnézetben (B, C). E - jobb angulospleniale (MTC 25763/1) felülnézetben. F - jobb angulospleniale (MTC. 20429, neotípus) felülnézetben. G-J - V1+V2 (MTC. 20428/1) felül- (G), oldal- (H), elől- (I) és alulnézetben (J). K, L - felkarcsont disztális része (MTC 25763/2) alul (K) és felülnézetben (L). Rövidítések: cp, coronoid nyúlvány; iv, ízületi vájat.

ból "*Pliobatrachus*" *langhae*-nak leírt koponya maradványok esetében is, amelyen a sphenet-hmoideum részben összeforrt a parasphen-oidiummal (Sanchíz & Młynarski 1979). A pipabékákhoz és a karmosbékákhoz hasonlóan a palaeobatrachidák is szorosan vízhez kötődő életmódot folytattak. Az összeforrt koponyacsontok mellett erre utalnak az erőteljesen fejlett csipőcsontközi gumók is.

A *P. codreavladi* csak izolált csontok alapján ismeretes a típuslelőhelyről. Egyetlen onnan előkerült csontlelet sem mutat több csont összeforradására utaló jeleket, mint amilyen a

P. hiri esetében tapasztalható volt. A *P. codreavladi* és a *P. hiri* elkülönítése legbiztosabban a frontoparietale alapján lehetséges, mivel az stabil jegyeket hordoz az egyedfejlődés során, emiatt az eddig előkerült egyetlen példány is alkalmas volt arra, hogy azt új fajként azonosítsuk (Roček et al. 2021).

Fejérváry (1917) bár tisztában volt a Meyer (1860) és Wolterstorff (1886, 1887) által leírt *Palaeobatrachus* synsacrumának felépítésével és morfológiájával, a betfi palaeobatrachida anyagot mégis a varangy-félékhez sorolta, közel a *Platosphus* nemhez (De l'Isle 1877). Fejérváry

fő érve az volt, hogy mind a *Platosphus* mind a *Pliobatrachus* synsacrumát két csigolya alkotja. A *Platosphus gervaisi*-ről azonban kiderült, hogy a keresztcsigolyája szabadon áll az előtte állótól (lásd Roček et al. 2021), de ezt De l'Isle (1877) soha nem ábrázolta. Az adott példány (MNHN.F.CAC 1876-917), Rage (2017, szóbeli közlése) szerint egy nagyméretű varangy (*Bufo*) lehetett.

Młynarski (1961, 1962) a lengyelországi Węże 1 pliocénkori (MN 15) lelőhelyről számos izolált palaeobatrachida csontot *Bufo tarloii* néven írt le, amelyet Vergnaud-Grazzini & Młynarski (1969) *Pliobatrachus langhae*-nak határozott meg. A Rebielice Królewskie (MN 16) lelőhelyről gyűjtött leletanyagot Młynarski (1962) szintén a *Pliobatrachus* nembe sorolta át a pliocén kora miatt (Młynarski 1977). További palaeobatrachida leletek kerültek még elő több lengyelországi, csehországi és oroszországi lelőhelyről (Sanchíz & Młynarski 1979, Hodrová 1981, 1982a, 1982b, Ratnikov 1997, 2001), amelyeket szintén a *Pliobatrachus* nembe soroltak be, annak ellenére, hogy a karakterek egy része (pl. synsacrum és farkcsíkcsonk esetében) a *Pliobatrachus langhae* mellett több más *Palaeobatrachus* fajéval megegyeznek.

Lengyelországi leletanyagok alapján Sanchíz & Młynarski (1979) a *Pliobatrachus* nemre az alábbi diagnosztikus karaktereket javasolta: nagyméretű palaeobatrachida; az állcsonti fogak száma alacsony (kb. 8) elülső felén foghézaggal; az állközti csont fogazott; a frontoparietale hátoldala erőteljesen domború, elülső részén U-alakú mélyedéssel és a középső részén egymással párhuzamosan húzódó parasagittális csonttarajokkal; a csípőcsonti tuber superius osztatlan; a lapockacsont nem hasított. A feltételezett foghézag az állközti csont és az állcsont elülső része között azonban oda vezethető vissza, hogy Młynarski (1977: fig. 1) rekonstrukciós rajzában az állcsontot fordítva (hátsó részét előre helyezve) illesztette az állközti csontozathoz. Továbbá, mivel a fenti karakterek nem voltak alkalmasak a *Pliobatrachus* és *Palaeobatrachus* nemek elkülönítésére, Wuttke et al. (2012) a *Pliobatrachus* nemet a

Palaeobatrachus szinonimájának tekintették, amint azt korábban már Vergnaud-Grazzini & Młynarski (1969) is javasolta. Megemlítendő azonban, hogy a lengyelországi *Palaeobatrachus* nem több olyan bélyeget hordoz, amelyek különböznek a nem többi tagjától (pl. a kisszámú állcsonti fogak száma, a parasphenoideum egyes példányoknál összeforrta a sphenethmoideummal) (Sanchíz & Młynarski 1979), ami miatt elengedhetetlen a fenti leletanyagok re-víziója.

4.9. Ásóbékák

4.9.1. Rendszerező öslénytan

NEOBATRACHIA Reig, 1958

PELOBATOIDEA Bonaparte, 1850

Duellman & Trueb (1994) és Roček (2013) a Pelobatoidea-t az alábbi csontmorfológiai sajátosságokkal jellemezte: csigolyáik elől vájtak, az idegívszárak fedik egymást; az atlasz ízületi vájatai egymáshoz közel helyezkednek el; a keresztcsigolya-farkcsíkcsonti ízületben két ízületi büttyök vesz részt; a keresztcsigolya mögötti csigolyának (V_{10}) széles harántnyúlványai vannak, amelyek a felnőtt példányokon összeforrnak a keresztcsigolya harántnyúlványaiával; vállövük arcifer (mozgómellű) típusú; az omosternum porcos marad; a kulcscsont nem fedi a lapocka elülső részét; két lábőcsontjuk van. Gómez & Turazzini (2016) szerint Pelobatoidea karakter a csípőcsonti szár tövi részén elhelyezkedő 'spirális árok', amelyet először Bolkay (1919) canalicula transversalis-ként írt le és amely egy dorsolaterális-ventromediális lefutású sekély bemélyedés.

PELOBATIDAE Bonaparte, 1850

Rage & Hossini (2000) és Roček (2013) szerint az alábbi csontmorfológiai sajátosságokkal jellemezhetők: a koponyatető csontjai mindig díszítettek (a mintázat már a fiatal példányokon is jelen van); a frontoparietale páratlan (a lárvákon hátul egy csontelem adódik a páros frontoparietale-hoz); a quadratojugale jelen van; a parasphenoideum ventralis élet visel és hátul kidomborodik; az állcsont hosszú száj-

padcsonti nyúlványt visel (a szájpadcsontról és az állcsontról egybeforrt); az ekecsonttól a ramus postchoanalis hiányzik; a mellcsont elcsontosodott; a csípőcsont tuber superiusa hiányzik; a csípőcsonti száron nem alakul ki csonttaraj.

Genus *Pelobates* Wagler, 1830

Rage & Hossini (2000) és Roček (2013) szerint a *Pelobates* nem diagnózisa az alábbi: a koponyatető csontjai gumós mintázatúak; az orrcsont elülső mediális pereme homorú, míg a hátsó oldalsó pereme domború; a keresztcsont előtti csigolyák idegívcsigolyái hosszúak, a csigolyatestek elől vájtak; a farkcsíkcsontról hiányzik a hátoldali csonttaraj; a csípőcsont szárán nem alakul ki csonttaraj és hiányzik a fossa preacetabularis és a fossa supraacetabularis; a felkarcsonton a capitulum humeri oldalra tolódott; a fossa cubitalis ventralis oldalra nyílik.

Pelobates sanchizi Venczel, 2004

(22. ábra: A, B)

Holotípus: Részleges frontoparietale (MMP.72).

Típus-lelőhely: Mátraszőlős-2, É-Magyarország, középső miocén, késő badeni (MN 6) (Gál et al. 2000; Hír et al. 2017).

Elterjedés: Mokrá-W külfejtés, korai miocén (MN 4), Csehország (Ivanov 2008); Hasznos (MN 6), Sámsonháza 3 (MN 6); Mátraszőlős 1 és 2, középső miocén, késő badeni (MN 6), Magyarország (Venczel 2004).

Hivatkozott példányok: Venczel (2004: 164).

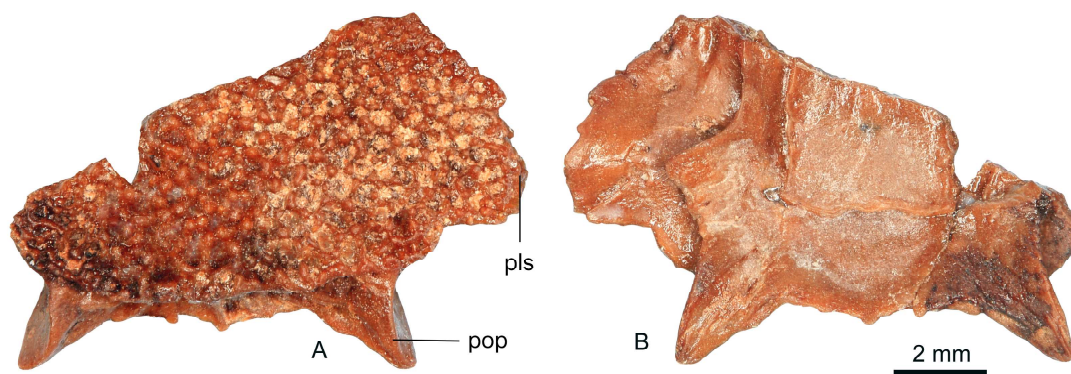
Differenciál diagnózis: Nagyméretű *Pelobates* faj. A frontoparietale, az orrcsontok, az állközi csontok és a pikkelycsontok, hasonlóan a *P. decheni*-hez, kiemelkedő, gödörkés-csonttarajos, helyenként csontgumók által borított csontmintázatot viselnek. A nem többi tagjánál (*P. cultripes*, *P. varaldi*, *P. syriacus* és *P. fuscus*) a gumós csontmintázat jellemző. A *P. decheni*-hez és a *P. cultripes*-hez képest a frontoparietale-squamosum ízesülési varrata jóval keskenyebb, de az előbbiekkal ellentétben a squamosum lamella alaris-án jól elkülönült a dorsalis és a posterodorsalis nyúlvány (hasonlóan a *P. syriacus*-hoz és a *P. varaldi*-hoz). *Rövid jellemzés*: A holotípus frontoparietale varratmentes, páratlan csont, elülső része hi-

ányzik (22. ábra: A, B). Hátoldalát csontgumók és az azokat összekötő csonttarajok hálózata borítja, amelyek kisebb-nagyobb bemélyedéseket határolnak. A postorbitális régióban a frontoparietale (processus lateralis superior) és a squamosum ízesülése révén egy csonthíd alakul ki, amelynek a feltételezett szélessége a frontoparietale hosszúságának kb. egynegyedét teszi ki. A csont hátsó pereme kissé lekerekített és nincs rajta kikülönült processus posterior superior. A facies posterior majdnem függőleges helyzetű és a processus posterior inferior túlér a hátoldali csontperemen. A paraoccipitális nyúlványok kihegyezett végűek, az arteria occipitalis nyílásai ezektől mediálisan helyezkednek el. A csont hasi oldala homorú, az agylebenyek lenyomatai (incrassatio frontoparietalis) csak a jobboldali posterolateralis részen maradtak meg. A tectum supraorbitale és a processus lateralis superior (ami a pikkelycsonttal ízesül) viszonylag széles, enyhén domború peremi résszel.

A pikkelycsont valamennyi példányán a processus posterolateralis és a processus zygomaticus többé-kevésbé hiányzik. A csont külső felületét a frontoparietalehoz hasonló mintázat borítja. A lamella alaris nagyon széles, hátsó széle lekerekített. A processus dorsalis és a processus posterolateralis jól elkülönült egymástól, egy beöblösödés képezi a határt a két terület között. A pikkelycsont és a frontoparietale között létrejövő postorbitális csontvarrat széles lehetett, amint arra az adott csontszélek felületének szélességéből is következtetni lehetett.

4.9.2. *Diszkusszió*

A frontoparietale-pikkelycsont között kialakult csontív szélessége többé-kevésbé megegyezik a recens *P. syriacus* egyes alfajainál tapasztalttal (Başoğlu & Zaloğlu 1964). Ugyanakkor az *Eopelobates*-nél és a barna ásóbékánál (*Pelobates fuscus*) nem alakult ki ehhez hasonló csontív (Roček 1981). Az ide sorolt csigolyákon kialakult hosszú neurális ív pleziomorf karakternek számít (Henrici 1994), míg a gerincvelői ideg intravertebrális kilépési helye bizonytalan polaritású. A keresztcsigo-



22. ábra. *Pelobates sanchizi* Venczel, 2004 holotípusa. Frontoparietale (MMP. 72, Mátraszőlős 2), felül- (A) és alulnézetben (B). Rövidítések: pls, processus lateralis superior; pop, paraoccipitalis nyúlvány.

lyák többsége (tízből kilenc) a *P. sanchizi*-nál szabadon áll (nem forrt egybe a farkcsíkcsonttal), akárcsak a *P. cultripis*-nél (Sanchiz & Młynarski 1979; Bailon 1991, 1999) és a *P. decheni* holotípusánál (Böhme et al. 1982).

4.10. Neobatrachia békák

4.10.1. Rendszerező öslénytan

Familia incertae sedis

Genus *Hungarobatrachus* Szentesi & Venczel, 2010

Hungarobatrachus szukacsi Szentesi & Venczel, 2010 (23. ábra: A-J)

Holotípus: MTM V 2008.16.1. jobb csípőcsont, amelyről a tuber superius apikális része és a csípőcsonti taraj részben hiányzik.

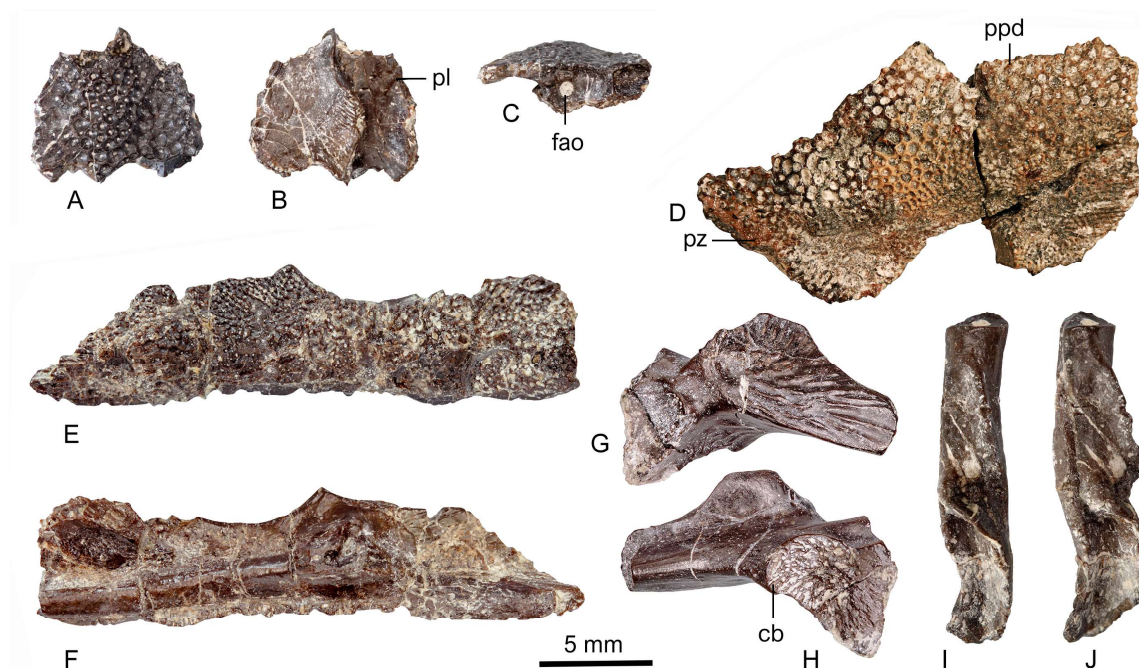
Típus-lelőhely és földtani kor: Szál-6, Iharkút, késő kréta (Csehbánya Formáció, santoni), Magyarország.

Hivatkozott példányok: Venczeletal. (2021: 189).

Javított diagnózis: Közepes méretű, túlcsontosodott koponyájú farkatlan kétélű (testhossz kb. 50-80 mm), amely a többi farkatlan kétélűtől az alábbi jelek együttes kombinációjában különbözik: a koponyacsontok egy részét (frontoparietale, állcsont, pikkelycsont) gödörkés-csonttarajos mintázat borítja, az idősebb példányokon a gödörkés-csonttarajos felületek mellett csontgumók fedte részek is kialakulnak; a frontoparietale hátul varratmentesen összeforrt, kétoldalt széles pikkelycsonti nyúl-

vánnyal és amely a pikkelycsonttal egy parasagittális varrat révén csonthidat képez; az occipitális csatorna a frontoparietale belsejében halad, az elülső kivezető nyílása a pikkelycsonti nyúlvány és a pars contacta között nyílik; a ramus zygomaticus jóval hosszabb a ramus oticus-nál és ízesül az állcsont zygomaticomaxillaris nyúlványával, majd tovább előre nyúlik és részben vagy egészben elválasztja az állcsontot a szemüregtől; a ramus oticus nagyon széles és mediális irányba hajlik, ahol a frontoparietale pikkelycsonti nyúlványával vízszintes varratot képez; az állcsonton a zygomatico-maxillaris nyúlvány és a preorbitális pars facialis mérsékelten magas; a lamina horizontalis jól fejlett, hát-hasi irányban kiszélesedő, míg az állcsont hátsó nyúlványán jól látható a quadratojugale ízesülési felszínének a lenyomata; az angulospiniale pars spatulaeformis prearticularisának hátsó vége felfele hajlik; a csípőcsont erőteljes felépítésű, magas csípőcsonti tarajt visel, amely kb. két és félszer magasabb a csípőcsont száránál, és amelynek az oldalsó felszínét sán-cok és csontgerincek borítják; a csípőcsontközi bütők terjedelmes, előre ér a preacetabuláris régióig; az érdes mediális csontfelület a másik oldali csípőcsonttal való ízesülésre szolgál.

Leírás: A csípőcsont acetabulumja oldalnézetben háromszög alakú, az alacsony peremű ízületi vájat mérsékelten mély, majdnem kör alakú (23. ábra: G). Az acetabulum dorzális része mérsékelten magas, a supraacetabuláris mélyedés hiányzik, míg a ventrális rész kisméretű. A



23. ábra. *Hungarobatrachus szukacsi* Szentesi & Venczel, 2010 maradványok Iharkútról. A-C - részleges frontoparietale (MTM VER 2016.2546) háti (A), hasi (B) és hátulsó nézetben (C). D - squamosum (MTM VER 2016. 695) laterális nézetben. E, F - jobb állcsont (MTM VER 2016. 700) labiális (E) és linguális (F) nézetben. G, H - részleges csípőcsont (MTM VER 2015. 145.1) laterális (G) és mediális nézetben (H). I, J - angulospleniale (MTM VER 2016. 1948) laterális (I) és háti nézetben (J). Rövidítések: cb, csípőcsontközi bütyök; fao, foramen arteriae occipitalis; pl, processus lateralis superior; ppd, processus posterodorsalis pz, processus zygomaticus.

preacetabuláris régió mérsékelten terjedelmes, előre domborodó és középirányban összenőtt a csípőcsontközi bütyökkel. Mediális nézetben a csípőcsontközi bütyök az acetabuláris régió teljes mediális felszínét elfoglalja és elől eléri a csípőcsont szárának tövi részét (23. ábra: H). A méretes csípőcsontközi bütyök háti vagy hasi nézetben háromszög alakú, a legnagyobb vastagságát elől éri el, majd hátrafelé fokozatosan vékonyodik. A preacetabuláris szög (az acetabuláris rész ventrális nyúlványának elülső széle és a csípőcsonti szár hasi oldala által bezárt szög) nagyobb mint 90° . A csípőcsont szárának keresztmetszete henger alakú és a háti oldalán kiugró, vaskos csonttarajt visel, amely kb. két és félszer magasabb, mint a csípőcsonti szár. A csonttaraj hátsó vége közel egy vonalban van az ízületi vájat elülső peremével, de jóval hátrább nyúlik a csípőcsontközi bütyök elülső végénél. A csonttaraj és csípőcsonti szár oldalsó felszíne kissé domború és barázdák-sáncok alkotta mintázat díszíti. A mintá-

zat alsó határát egy keskeny, kiemelkedő csontgerinc képezi, amely felületesen a nádi varangy (*Epidalea calamita*) morfológiájára emlékeztet (Gómez & Turazzini 2016: 8), de azzal nem tekinthető homológoknak. A csontmintázatot képező fonadékos barázdák iránya változó, részben hosszan elnyúlóak, mint az a holotípusnál megfigyelhető, vagy egyes példányokon a barázdák rövidebbek és függőleges irányúak (23. ábra: G). A tuber superius a csípőcsonti taraj hátsó részén egy vaskos, alacsony, elnyúló és kissé érdes felületű csontperem.

Az egyetlen előkerült részleges frontoparietale (MTM VER 2016. 2346.) viszonylag kisméretű (maximális szélessége 7,5 mm, maximális anteroposterior hossza 6,9 mm), háti vagy hasi nézetben egy nagyjából ötszögű lapos csont (23. ábra: A-C). A frontoparietale hátoldala a medián sagittalis síkban enyhén homorú, mint egyes recens szarvasbékaféléknél (pl. *Ceratophrys calcarata*, lásd Lynch 1971: fig. 26A) és a fosszilis *Thaumastosaurus* ranoid

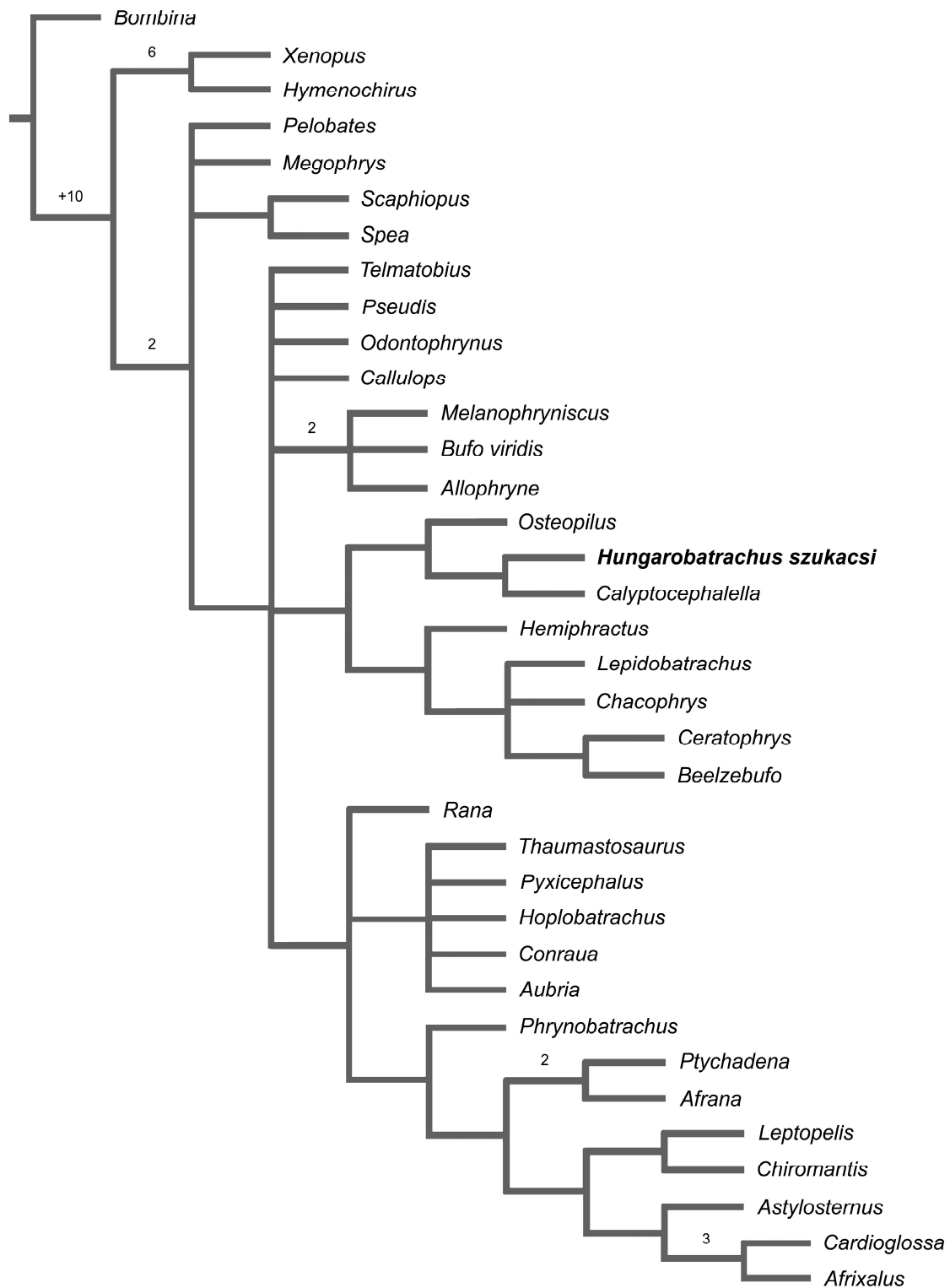
békánál (Roček & Lamaud 1995: figs. 2B, C; Laloy et al. 2013: fig. 3D). A majdnem teljesen ép baloldali rész kidomborodik és fokozatosan kiszélesedik oldalirányban és ezáltal egy széles pikkelycsonti nyúlványt (= processus lateralis superior) képez, amellyel a pikkelycsont ramus oticus-ához egy postorbitális parasagittális varrattal ízesült. A frontoparietale hátoldala kör alakú gödörkével díszített, amelyek néha egymással egybeolvadnak, a bemélyedések alján apró nyílások láthatók. A csont hátsó-középső (nyakszirti) felszínén egy kiugró csonttaraj húzódik, amely összeköti a felső peremi részen képződött processus posterior superior az alsó szélen található processus posterior inferiorral (Roček 1981). A csonttaraj két oldalán bemélyedések találhatóak, amelyek a háti oldalig felnyúló *longissimus dorsi* izmok tapadási helyei lehetnek (Evans et al. 2014). Hátulnézetben a baloldali nyakszirti verőérsatorna (foramen arteriae occipitalis) kör alakú, míg a jobboldalinak csak a mediális széle őrződött meg. Oldalnézetben egy kevésbé kiugró csonttaraj köti össze az agykoponya csontjaival ízesülő pars contacta-t a pikkelycsonti nyúlvánnyal, ami egyben kijelöli a szemgödör hátsó határát. A csonttaraj mögött jól látható a nyakszirti verőérsatorna elülső nyílása, amely feltehetően ferdén előre és oldalra húzódott, miközben egy sekély sánctól képezett a pikkelycsonti nyúlvány alsó felületén, majd elérhette a szemüreg posterodorsalis részét. Alulnézetben a pars contacta baloldali része maradt épen egy S-alakú csontlemez formájában, amely hátrafelé fokozatosan kiszélesedett és ízesült az alatta fekvő fültájéki csontokkal. Középtájékon egy jellegzetes lenyomat látható (incrassatio frontoparietalis), amely elöl páratlan (facies cerebralis anterior), hátul pedig egy alig kikülönült páros (facies cerebralis posterioris) és jóval kisebb csontfelszínben végződik. Az épen maradt csontszélek arra utalnak, hogy a frontoparietale nem forrt teljes egészében hozzá (amint az a *Thaumastosaurus*-nál látható) az alatta fekvő csontokhoz.

A pikkelycsont valamennyi példánya hiányos

(a ramus paroticus és a processus posterolateralis disztális része letörött) és a hiperosszifikáció jeleit mutatja (23. ábra: D). A nagyon széles lamella alaris hátul a rövid ramus oticusban, míg elöl a jóval hosszabb ramus zygomaticusban folytatódik (Clarke 1981). Bár egyetlen példányon sem maradt épen, de feltételezhető, hogy a ramus oticus háti majdnem vízszintesen lehajló széle csonthidat képezett a frontoparietale pikkelycsonti nyúlványával. A ramus zygomaticus szintén széles és érintkezik vagy kissé ránő az állcsont zygomaticomaxillaris nyúlványára és előre nyúlva teljesen elszigeteli az állcsontot a szemgödörtől. Ugyanakkor az még tisztázatlan, hogy a squamosum elöl ízesülte vagy sem az orrcsonttal. A pikkelycsont labiális felszínén megfigyelhető díszítettség életkor függő lehetett, ugyanis a fiatalabbnak gondolt példányokon a csontfelszín majdnem sima, míg az idősebbeken erőteljesen díszített. A gödörkés és gumós mintázat ugyanazon a példányon is előfordulhat. A meredek csontfelszíneken rendszerint csontgumókat, míg a vízszintes vagy ferde csontfelszíneken inkább gödörkés-csonttarajos mintázatot találunk.

Az állcsont valamennyi példánya hiányos és a pikkelycsontéhoz hasonlóan a hiperosszifikáció jeleit mutatja. Az MTM VER 2016.690. labiális felszínét gödörkés-csonttarajos csontmintázat borítja, amely a zygomaticomaxillaris nyúlványon csontgumók soraira vált át (23. ábra: E). A ventrális perem közelében azonban marad egy mintázatlan sáv, amelyen elvéve hosszanti árkok alakulhatnak ki. Az állcsont elülső, állközti csonttal érintkező része hiányzik. A linguális oldalon egy széles, félhenger alakú lamina horizontalis található (23. ábra: F), amely elöl kissé elvékonyodik, míg a hátsó rész egy kiszélesedő és kiemelkedő röpcsonti nyúlványt képez. A röpcsonti nyúlvány felett találjuk a ductus nasolacrimalis bevezető nyílását. A lamina horizontalis felül egy mély sánctól, míg alul egy széles crista dentalis-t határol. A processus posterior megőrizte a quadratojugale-val való ízesülési felszín lenyomatát.

Az angulospleniale példányok hiányosak. A coronoid nyúlvány sánca elöl sekély marad és



24. ábra. *Hungarobatrachus szukacsi* Szentesi & Venczel, 2010 filogenetikai helyzete a farkatlan kétéltűek között. Az ágak feletti értékek a Bremer-féle támogatási indexet jelölik. (Venczel et al. 2021 nyomán).

a csont labiális oldalára húzódik át, míg hátrafelé a pars spatulaeformis prearticularis irányában fokozatosan mélyül és kiszélesedik,

amelyet kétoldalt éles csontlemezek határolnak (23. ábra: I, J). A coronoid nyúlvány széles, lemezszerű, közepén egy sekély bemélyülő

résszel és hátul egy kiemelkedő bütyökkel.

Kladisztikai analízis: A parszimónia analízishez (TNT, Goloboff et al. 2008) a Fabri (2006) és Evans et al. (2008) által összeállított 81 fenotipikus karaktert tartalmazó CTM-et használtuk. A *Thaumastosaurus* vonatkozó adatsort Laloy et al. (2013) alapján újra értelmeztük és a két *Beelzebufora* vonatkozó karaktert kiegészítettük Evans et al. (2014) publikációja nyomán, majd ehhez hozzáadtuk a *Hungarobatrachus* összes megállapítható karakterét (11 csontmorfológiai bélyeg), amely a karakter lista 13 százalékát teszi ki. Az elemzés során létrehozott négy egyenlő hosszúságú törzsfán a *Hungarobatrachus* meglepetésre nem a ranoid békák, hanem a többi túlcsontosodott taxon között jelent meg, mint amilyen az *Osteopilus*, a *Callyptocephalella*, *Hemiphractus*, *Ceratophrys*, *Chacophrys*, *Lepidobatrachus* és a fosszilis (lehetséges ceratophryid béka) *Beelzebufa* (24. ábra). Ezt a kláduszt az alábbi szinapomorfiák támogatták: 8(1) a falcsont-pikkelycsont közötti csonthíd van, 2(1) csontmintázat van a koponyacsontokon, 6(1) a kiugró supraorbitális perem jelen van és 11(2) a megnyúlt pikkelycsonti ramus zygomaticus eléri az állcsontot. A túlcsontosodott hyloid kláduszon belül a *Hemiphractus* és a ceratophryid békák egy kláduszt, míg az *Osteopilus*, *Hungarobatrachus* és a *Callyptocephalella* egy külön kláduszt alkot, amelyben a *Hungarobatrachus* a *Callyptocephalella* testvértaxonjaként jelenik meg. Az ezt támogató karakterek közül a *Hungarobatrachus*-nál csak a 52(1) csípőcsonti taraj és a 80(2) a peramorfozis megléte volt csak kódolható.

4.10.2. Diskusszió

A *Hungarobatrachus szukacsi* csípőcsontján legalább két autapomorf jelleg azonosítható: 1) nagyon magas és vaskos csípőcsonti taraj, oldalsó felületén barázdált csontmintázattal és 2) nagyméretű csípőcsontközi bütyök, a preacetabuláris régióra is kiterjedő mediális ízületi felszínnel. A nagyon magas csípőcsonti taraj a jó ugró képességű békákra jellemző. A

csípőcsonti taraj oldalsó felszínén a terjedelmes mintázat megfelelő tapadási felszínt biztosíthatott az *iliacus externus* hajlító izomnak (Gómez & Turazzini 2016: fig. 2), míg a csípőcsont szárának oldalsó-alsó részén húzódó csontgerinc a nádi varangyon is meglevő *tensor fasciae latae* izomnak megfelelő tapadási felszín. Ez utóbbi izomtapadási felszín helyzete azonban változó, akár rokon fajok esetében is különbözhet (Přikryl et al. 2009). A mediolaterálisan megvastagodott és magas csípőcsonti taraj egyes Leptodactylinae békákra jellemző, de azokon rendszerint nem alakult ki csontmintázat (pl. *Leptodactylus*) (Heyer 1969: 5). A *Hungarobatrachus* terjedelmes csípőcsontközi bütyke azért egyedülálló, mert a preacetabuláris régióban alakult ki és mediolaterálisan vaskos, viszont az acetabulum hátsó része nem vastagodott meg és oldalról lapított maradt.

A frontoparietale posterior felszíne közel azonos a *Thaumastosaurus*-éval (Rage & Roček 2007: fig. 5), amely kiugró csonttarajt viselt és azáltal, hogy a kétoldali mélyedések felnyúltak a csont dorsalis részéig egy hátrafelé kiugró csontperem alakult ki. A nyakszirti verőércsatorna helyzete is megegyező a *Thaumastosaurus*-éval, annak ellenére, hogy ez utóbbinál a frontoparietale teljesen összeforrt az alatta fekvő regio otica-val és emiatt a csatorna pontos helyzetét nehéz meghatározni (Roček & Lamaud 1995, Rage & Roček 2007). A *Beelzebufa* nyakszirti csatornájának elülső nyílása a szemgödör posterodorsalis részén, a prooticum és a frontoparietale között helyezkedik el (Evans et al. 2014). Az ásóbékáknál a nyakszirti csatorna helyzete szintén hasonló a *Hungarobatrachus*-éhoz, de a hátsó csonttaraj kevésbé fejlett. Kifejlett *Pelobates* példányokon kialakul egy hátsó csontkinövés, de ez egy páratlan középső csontelemnek a páros frontoparietale-val való fúziójának tudható be (csak az ásóbékákra jellemző karakter, lásd Roček 1981: fig. 44).

A pikkelycsont a *Thaumastosaurus*, kisebb mértékben a *Pyxicephalus* azonos csontelemére hasonlít, amelyeken szintén található egy erőteljesen díszített rövid ramus oticus

és egy hosszú ramus zygomaticus. Ez utóbbi mindkettőnél eléri az orrcsontot kizárva az állcsontot a szemgödör szélétől, de a ramus oticus egyiknél sem ízesül a frontoparietaleval. Ezekkel szemben a *Belzeebufo* pikkelycsontja és frontoparietale-ja erőteljes parasagittális varrattal ízesül, amelyek a quadratojugale-val, valamint az állcsont pars facialis-ával is ízesülnek (Evans et al. 2014).

Az állcsont morfológiája (pl. a lamina horizontalis alakja, az ízesülési felszín a quadratojugale-val, a röpcsontri nyúlvány feletti és mögötti nyílások) hasonlít a *Thaumastosaurus*-éhoz. Rage & Roček (2007) az állcsontot borító díszítettségnek diagnosztikus jelentőséget tulajdonítottak, de itt is szóba jöhet az ontogenetikus variáció, akár csak a pikkelycsontok esetében. Muzzopappa & Nicoli (2010) *Calyptocephalella* lárvákon megfigyelték, hogy a gödörkés-csonttarajos díszítettség idővel csontgumós típusúvá alakul át. Az állcsont ventrolabiális szélén lévő sima felszín szintén jellemző a *Calyptocephalella* békákra (Agnolin 2012). Ugyanakkor a *Calyptocephalella* és a *Belzeebufo* esetében a lamina horizontalis fejletlen, ami a szájüreg méretnövekedéséhez vezethetett, lehetővé téve ezáltal a nagyméretű zsákmányállatok lenyelését (Evans et al. 2014).

Az angulospleniale processus coronoides-ának alakja és mérete leginkább a *Thaumastosaurus*-éra emlékeztet (Laloy et al. 2013: fig. 4E). A processus coronoides mögötti csontbütök viszont egyes korongnyelvű békákra emlékeztet leginkább (pl. *Latonina*) (Roček 1994: fig. 12).

Eddig egyetlen csigolya, állközti csont, orrcsont, sphenethmoideum sem került elő, amely lehetővé tette volna a *Hungarobatrachus* morfológiájának alaposabb megismerését.

4.11. Tejuszerű gyíkok

4.11.1. Rendszerező őslénytan

SQUAMATA Opperl, 1811

LATERATA Vidal & Hedge, 2005

A Laterata a tejuféléket (Teiidae), a Gymnophthalmidae-kat (= Microteiidae),

a nyakörvös gyíkokat (Lacertidae) és az ásógyík alakúakat (Amphisbaenia) öleli fel (Vidal & Hedges 2005, Hedges & Vidal 2009). A Teiidae és a Gymnophthalmidae a törzsfá alapján a Teiioidea-ba tömörül (Vidal & Hedges 2009, míg a nyakörvös gyíkok és az ásógyíkfélék külön monofiletikus egységet képeznek (Townsend et al. 2004; Vidal & Hedges 2005; Fry et al. 2006; Müller et al. 2011).

TEIIOIDEA Estes, De Queiroz & Gauthier, 1988

BARBATTEIIDAE Codrea, Venczel & Solomon, 2017

Típus nem: *Barbatteius* Venczel & Codrea, 2016

Előfordulás: késő kréta (maastrichti), Erdély, Románia.

Diagnózis: A többi gyíkfélétől az alábbi jellegek kombinációja révén különböznek: terjedelmes oszteodermális páncél fedi a koponyatető csontjait; a csontmintázat a koponyát borító szarupikkelyek lenyomatát viseli; a koponyatetői nyílás (foramen parietale) és a falcsonti ventrális ízesülési fülecskék (= ventrális lapkák) jelen vannak; a halántékizmok a falcsont külső oldalán és a supratemporalis nyúlványokon tapadnak; a homlokcsontok összeforrtak és a szemgödörök között elkeskenyednek; a felső halántéklakot nem tölti ki a postfrontale és a postorbitale; a pikkelycsont halántékága hátrafelé kiszélesedik és egy dorzális nyúlványt képez; a prearticulare-n nincs csonttaraj, míg a röpcsontri nyúlvány (= processus angularis) jól fejlett (Codrea et al. 2017).

Genus *Barbatteius* Venczel & Codrea, 2016
Típusfaj: *Barbatteius vremiri* Venczel & Codrea, 2016

Barbatteius vremiri Venczel & Codrea, 2016 (25. ábra: A, B)

Holotípus: PSMUBB V. 440, háromdimenziós részleges koponya, benne a koponyatető egyes fedőcsontjai, neurocranium, palatális régió és az alsó állkapcsok.

Diagnózis: Nagyméretű késő kréta gyík 800 mm becsült testhosszal. Az összes többi gyíktól

az alábbi jellegek kombinációja révén különbözik: a felső halántéklablakot nem tölti ki a postorbitale; terjedelmes oszteodermális páncél fedí a koponyatető csontjait és a suspensoriumot; a homlokcsont a szemgödrök között jelentősen összeszűkül; a falcsonti ventrális ízesülési fülecskék (= ventrális lapkák) V-alakú nyúlványt képeznek; a postorbitale részben fedí a pikkelycsontot; a pikkelycsont felszálló ága jelen van; az epipterygoideum-falcsonti ízesülés átfedí a falcsonti halántékizomzat tapadási helyét; a prooticum részben határolja a recessus scalae tympani középső nyílását; a dentale gyengén fejlett subdentális küszöbvel rendelkezik; az állkapocs fogazata heterodont, a fogkoronák (az elülső fogak kivételével) két- vagy három hegyűek és valamennyi fog cserélődik; a fogsor mögött a coronoideum anterolaterális nyúlványa befedí a dentalet; a dentale szögletcsonti nyúlványa a coronoideum csúcsa előtt ér véget. Az összes többi tejüfelétől a terjedelmes oszteodermális páncélja révén különbözik, amely hozzáött a koponyatetőhöz és a suspensoriumhoz és amely magán hordozza a szarupajzsok lenyomatát. A *Succinilacerta* (lengyelországi és litvániai középső eocénből) és *Plesiolacerta* (középső-késő Eocén - késő oligocén, Franciaország és Németország) lehetséges örvösgyíkfélektől a többé-kevésbé párhuzamos szélű, keskeny és ötszögletű nyakszirti pajzsai révén különbözik.

Előfordulás: Puj, Hátszegi-medence, késő kréta (Szentpéterfalvi Formáció, maastrichti), Erdély, Románia.

Leírás: A koponya és az állkapcsok ugyanazon egyedhez tartoztak és szorosan egymáshoz tapadva kerültek elő. Ugyanakkor az állkapcsok az eredeti anatómiai helyzetükből kissé hátra csúsztak és az óramutató járásával ellentétes irányban mintegy 90-100 fokos szögben elfordultak. A robusztus csontok és a nyakszirti régió egyes csontelemeinek teljes összenövése arra utal, hogy a koponya egy kifejlett, idős példányhoz tartozhatott.

A homlokcsont páratlan (csak a posterior része maradt meg), hátoldali felszínét erőteljes csontmintázat borítja. A megmaradt rész erő-

teljesen elkeskenyedett a szemgödrök között, az interorbitális szélesség közel fele a homlokcsonti-falcsonti varratvonalnak. Felülnézetben néhány törésvonal látható és a hátoldali mintázat egy része eltűnt. Az oszteodermális eredetű mintázat megőrizte a koponyát fedő szarupajzsok lenyomatát (Smith 2009). A mintázat gödörkékből, összefonódó sáncokból és a csontpajzsok határát kijelölő mélyebb árkokból áll. A homlokpajzs egyedül áll és elől helyezkedik el. A páros homlok-fali pajzsok nagyméretűek, posterolaterális helyzetűek és hátrafelé átnyúlnak a homlokcsont-falcsonti varratvonalon, ahol befedik a falcsont elülső-oldalsó részét. A homlokcsont posteroventrális szögletét oldalról az elágazó postfrontale támasztja meg. Alulnézetben néhány szabálytalan törésvonal húzódik hosszanti és keresztirányban a csont ventrális felszínén. A crista cranii frontalis, amely csak a jobboldalon őrződött meg, egy alacsonyan ívelő csontgerinc formájában húzódik a csont oldalsó szélével párhuzamosan. Posteromediálisan a crista cranii frontalis-tól mély háromszög alakú lenyomatok mutatják a falcsonti ventrális lapkák meglétét, míg a középrészen a homlokcsont-falcsonti varratvonal egyenes lefutású.

A falcsont felülnézetben mérsékelt sérülésnyomokat mutat, míg a baloldali felső-elülső részén a csontot üledék borítja. A hátoldali felszín hosszúkás és középen kissé elkeskenyedik, míg az elülső része kiszélesedik, a legnagyobb szélességét a frontoparietális varratvonalnál éri el. A falcsont elülső-oldalsó részén egy ék alakú rész szolgál az alatta elhelyezkedő postorbitale-val való ízesülésre. A páratlan homlokcsont-hoz hasonlóan a falcsont hátoldali felszínét szintén oszteodermális csontpáncél borítja, ahol rendszertelen szórásban gödörkéket találunk, míg a csontpajzsok határát mély árkok határolják. A nyakszirti pajzs ötszögű, két oldala párhuzamos, míg az elülső rész elhegyesedő, kisebb sérülésnyomokkal. A páros parietális pajzsok hosszúak, anterolaterális szélük látszólag nem nyúlik túl az interparietális pajzs utolsó negyedén, de a felszíni rész sérülése miatt nehéz megállapítani, hogy

a parietális pajzsok és az interparietális pajzs egymással érintkeztek-e vagy sem. Az interparietális pajzs, amely a parietális és frontoparietális pajzsok közti hézagot töltötte ki, szintén törésnyomok, elmozdulások miatt sérült. A frontoparietális pajzs túlér a falcsont-homlokcsonti varratvonalon, míg a posterior része érintkezik a nyakszirtpajzs elülső szélével. Posteromediális harmada erősen sérült, emiatt nehezen állapítható meg, hogy ezt a pajzsot átfúrta-e a parietális nyílás vagy sem (csonthézag viszont megállapítható). A frontoparietális pajzsok nyílrányú kapcsolata van a mögötte levő interparietális pajzssal és előre nyúlva eléri a páratlan homlokpajzsot, hasonlóan a nyakörvös gyíkokhoz (Čerňanský & Augé 2013). A falcsont hátsó oldalsó oldala meredeken hajlik ventrolaterális irányba, ahol hosszúkás, hátrafelé mélyülő supratemporalis ablakot hoz létre. Megállapítható, hogy az élő állaton az állkapcsi záróizmok egészen a mintázatot viselő koponyatetőig felértek. A supratemporalis nyúlványok szélesek és erőteljesek, kb. 100°-os szögben ágaznak el posterolaterális irányban. A supratemporalis nyúlványok hátsó oldalsó részét a supratemporale és a pikkelycsont felszálló ága borítja. Alulnézetben a falcsonti ventrális lapkák és a felette elhelyezkedő falcsont-homlokcsonti varratvonal mindkét oldalon jól látható. A jobboldali ventrális lapka letörött és csak az általa hagyott mély, háromszögű lenyomat maradt hátra. A crista cranii parietalis mérsékelten magas és jó állapotban maradt meg a falcsont két oldalsó lenövése. Egy apró csontdarab a prooticum processus alaris-a előtt, beágyazódva a mátrixba és hozzá tapadva a falcsont ventrális oldalához, feltehetően az epipterygoideumtól származik (az élő állatban ez a csont rendszerint a falcsontok lenövéseivel van kapcsolatban). A supratemporalis nyúlványok mérsékelten szélesek és megnyúltak, a végreszüik kissé megvastagodott.

A postfrontale-postorbitale majdnem egészben megmaradt és látszólag teljesen egybeforr. Kivétel a járomcsonti ág, amely letörött. Jobboldalon a csont majdnem az eredeti helyzetében van, míg a baloldalon az óramutató já-

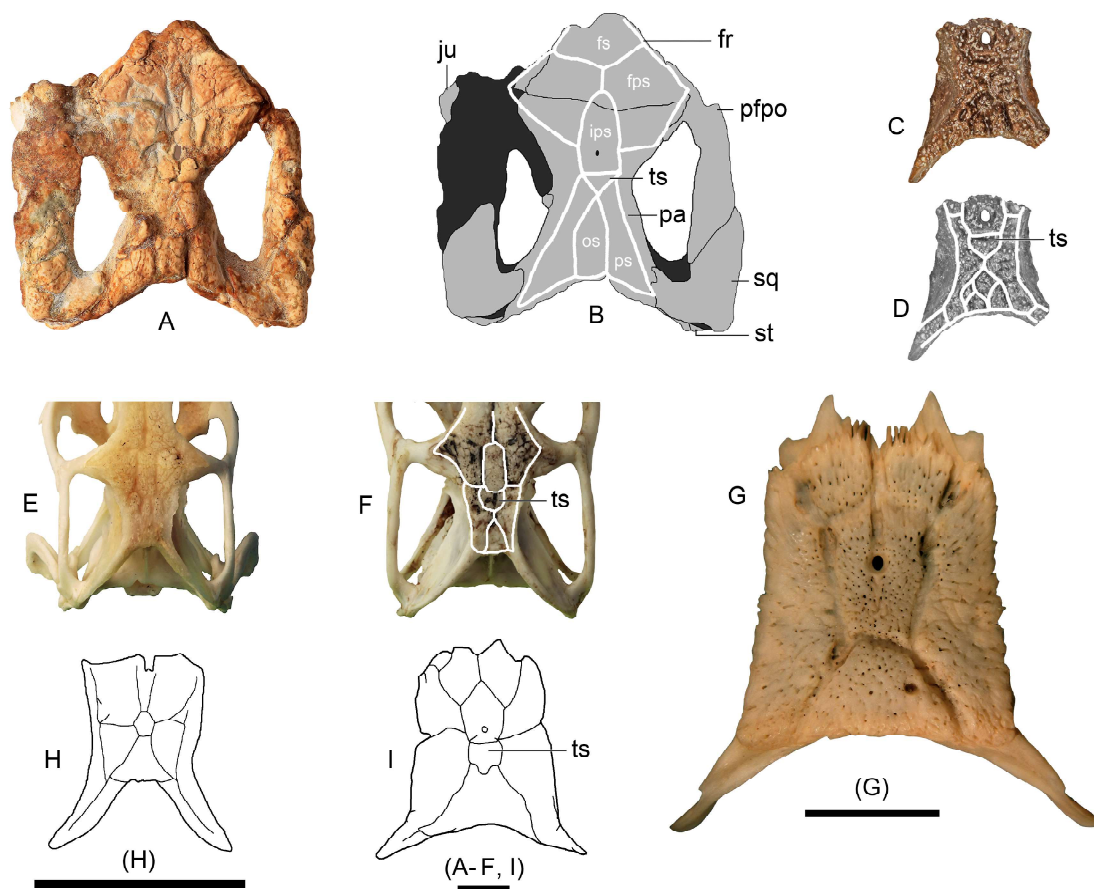
rásával ellentétes irányban elfordult. Az anterodorsalis csontdudor csak a baloldalon maradt meg. Az elágazó és középirányba hajló postfrontális rész meglehetősen vaskos és rövid, a processus frontalis valamivel hosszabb, mint a processus parietalis. A postfrontale-postorbitale háti és oldalsó részét, hasonlóan a homlok- és falcsonthoz, erőteljes oszteodermális mintázat borítja. A csontpajzsokat mély árkok határolják. Az első csontpajzs a járomcsonti nyúlvány felett dorsolaterális irányú, ahol két kisebb csontpajzssal érintkezik, míg hátrafelé további három csontpajzs következik, amelyek a postorbitale-t és a pikkelycsontot borítják, vagyis túlérnek a postorbitale-pikkelycsonti ízesülési ponton. A postfrontale-postorbitale hátsó ága hosszú és elkeskenyedő, háromnegyed részben átéri a felső halántéklablakot és részben fedi a pikkelycsontot. A nyúlvány végpontja a többi gyík végcsoporthoz hasonlóan a pikkelycsont mediális oldalán található (Gauthier et al. 2012).

A járomcsont a baloldalon, az üledékbe ágyazódva látható, felszínén sekély mintázattal.

A pikkelycsont felülnézetben horogszerűen behajlott és erőteljes oszteodermális mintázat borítja. Felszálló ága széles, dorsolaterálsan fedi a falcsont supratemporalis nyúlványát. A pikkelycsont felszálló ágát két csontpajzs fedi, a nagyobbik háti-, a kisebbik posterior irányba néz; a ventrális ág rövid és vaskos, elvastagodó végreszüel, amely a négyszögcsonttal ízesül. A supratemporale S-alakban hajlott, amely a falcsont processus supratemporalis-ához kapcsolódik. Hasoldalon a supratemporale és a falcsont supratemporalis nyúlványai ízesülési felszín képeznek a négyszögcsont számára.

4.11.2. *Diszkusszió*

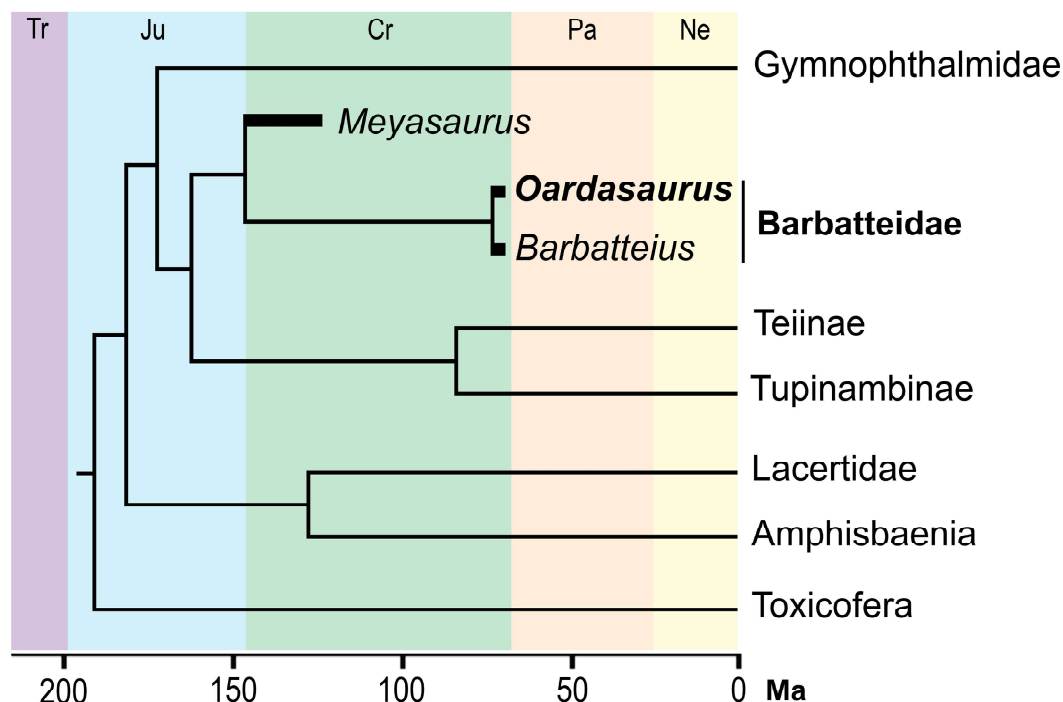
A *Barbatteius vremiri*-hez hasonló sajátos bélyegekkkel rendelkező új nemet és fajt írtunk le *Oardasaurus glyphis* Codrea, Venczel & Solomon, 2017 néven Alsó Váradijáról. Az *O. glyphis* holotípusát (PSMUBB.ODAN-A-12, részleges parietale), a *B. vremiri*-hez hasonlóan, oszteodermális mintázat borítja (parietális nyílás jelen van) és amely úgyszintén hordoz-



25. ábra. Koponyatető csontpajzsainak rajzolata Laterata gyíkokon felülnézetben. A, B - *Barbatteius vremiri* részleges koponyája (holotípus, UBB V. 440) és annak vázlatos rajza (B). C, D - *Oardasaurus glyphis* falcsontja (holotípus, PSMUBB.ODAN-A-12) és annak vázlatos rajza (D). E, F - *Ameiva ameiva* (ZFMK-59021) és a csontpajzsok magyarázó rajza (F). G - recens *Timon lepidus*. H - *Meyasaurus unaensis* (Borsuk-Białynicka et al., 1999 nyomán újra rajzolva). I - *Plesiolacerta lydekeri* (Borsuk-Białynicka et al., 1999 nyomán újra rajzolva). Rövidítések: fps, homlokcsonti-falcsonti pajzs; fr, homlokcsont; fs, homlokcsonti pajzs; ips, interparietalis pajzs; ju, járomcsont; os, nyakszírti pajzs; pa, falcsont; pfpo, postfrontale-postorbitale; ps, falcsonti pajzs; sq, squamosum; st, supratemporale; ts, átmeneti pajzs. A mércse = 5 mm.

za a szarupajzsok lenyomatát. Továbbá a postfrontále morfológiája arra enged következtetni, hogy az *Oardasaurus* esetében is a felső halántéklablakok nyitva maradtak. A parszimónia elemzésben a *Barbatteius*-t és az *Oardasaurus*-t, a Teiioidea tagjaiként (26. ábra), legalább 4 egyértelmű szinapomorfia támogatja: a postorbitále hátoldalról fedi a pikkelycsontot; a falcsonton a halántékizomzat a falcsont háti oldalán és a supratemporális nyúlványokon ered (*Meyasaurus*-nál is); az epipterygoideum-falcsonti ízület fedi a falcsonti halántékizomzat tapadási helyét; a subdentális küszöb gyengén fejlett (*Meyasaurus*-nál is) (Codrea et al. 2017).

A Barbatteidae nem a Borioteiioidea tagja és ez utóbbi csak távoli rokonságban állhatott a Teiioidea kládusszal (Nydam et al. 2007). Ugyanakkor a Borioteiioidea az egyik legelterjedtebb észak-amerikai gyíkcsoport volt a késő krétában (Nydam 2013), amely az európai késő krétából is előkerült [pl. *Bicuspidon*, *Chamops* és *Distortodon* Iharkútról (Makádi 2006, 2013a, b); a *Bicuspidon* a Hátszegi-medence (Folie & Codrea 2005)], sőt Észak-Afrikából is [*Bicuspidon hogreli*, *cenomani*, Kem Kem, Marokkó (Vullo & Rage 2018)], ami lehetséges gondwanai eredetre utal. A Barbatteidae két különböző méretű tag-



26. ábra. Barbatteidae gyíkok vázlatos idő-törzsfája. Rövidítések: Cr - kréta, Ju - júra, Ma - millió év, Ne - neogén, Pa - paleogén, Tr - triász.

jának (*Barbatteius* testhossza kb. 800 mm, *Oardasaurus* testhossza kb. 200 mm) együttes jelenléte arra utal, hogy a populációk amikor feltehetően gondwanai területről elérték "Hátság-szigetet" adaptív radiáción estek át és ott különböző ökológiai fülkét foglaltak el. Feltehetőleg ezáltal jobban kitudták használni a szigeti viszonyok szűkösebb táplálékforrásait (Codrea et al. 2017).

4.12. Kígyók

4.12.1. Rendszerező öslénytan

TOXICOFERA Fry et al., 2006

A méregtermelő pikkelyes hüllő (Squamata) csoportokat foglalja magában (Fry et al. 2006), ahová a kígyók (Serpentes) mellett az Anguimorpha és az Iguania is bekerültek (Hedges & Vidal 2009: fig. 2). A Toxicofera a szájüreghez kapcsolódó méregmirigyek meglétét jelenti és amelynek a kifejlődése a pikkelyes hüllőknél egyetlen evolúciós momentumhoz köthető (Vidal & Hedges 2009). Viszont a kláduson belül a kígyók és a

másik két csoport leszármazási viszonyai még megoldatlanok (Hedges & Vidal 2009).

SERPENTES Linnaeus, 1758

A kígyók az egyik legsikeresebb hüllő csoport, legalább 3700 élő fajjal (Uetz 2013). Kis fajszerű a földalatti életmódot folytató Scolecophidia (kb. 450 fajjal), amelyek csak kisméretű zsákmányállatot képesek elfogyasztani, de jóval jelentősebb az Alethinophidia aránya (kb. 3250 fajjal), amelyek jóval nagyobb zsákmányt is képesek elfogyasztani (Vidal & Hedges 2009). Az evolúció során ez utóbbiaknál az arckoponya olyan átalakuláson ment át, amely mindezt lehetővé teszi (erre utal a Macrostromata elnevezés).

COLUBRIDAE Oppel, 1811

A siklófélek (Colubridae) a ma élő kígyók (kb. 3700 faj) több mint felét teszik ki, mintegy 1930 fajjal (Uetz 2013). A geológiailag legidősebb sikló maradványok a késő eocénből ismertek (Rage et al. 1992). A család legvalószínűbb kialakulási helye Ázsia lehetett (Rage 1987),

ahonnan fokozatosan a többi kontinensre is áterjedtek és a korai miocéntól kezdődően a domináns kígyó csoporttá váltak (Ivanov et al. 2000). Fontos csonttani bélyeg, hogy a Vidián csatorna a basiparaspheoideum-on belül helyezkedik el és azt a crista pterygoidea kereszteli a hasoldalon (Underwood 1967).

Genus **Coronella** Laurenti, 1768

Coronella miocaenica Venczel, 1998

(27. ábra: A-E)

1994 - *Coronella* cf. *C. austriaca* Laurenti, 1768: Acta Zool. Cracov. 37: 7-9, fig. 3.

Holotípus: MFGI V. 20617, törzscsigolya.

Típus-lelőhely: Polgárdi 4. „alsó”.

Geológiai kor: késő miocén (messinai, MN 13).

Hivatkozott példányok: homlokcsont (MFGI V. 20618), falcsont (MFGI V. 18970/a), baziocipitale (MFGI V. 18970/e), prooticum (MFGI V. 18970/b), állcsont (MFGI V. 18970/c), négyszögcsont (MFGI V. 18970/d), alsó állkapocs (MFGI V. 20620/1-2), 350 törzscsigolya Polgárdi 4 „alsó” és Polgárdi 4 „felső” lelőhelyekről. *Diagnózis*: Kistermetű siklóféle, amelynek a törzscsigolyái hasonlítanak a *Coronella austriaca* fajéra, de a tövisnyúlványaik magasabbak, az idegívcsarak hát-hasi irányban kevésbé lapítottak és csigolyacentrumok kevésbé megnyúltak.

Leírás: A holotípus törzscsigolya majdnem teljesen ép maradt. Oldalnézeten az idegívcsarék hát-hasi irányban lapított, a tövisnyúlvány jóval hosszabb, mint amilyen magas, a dorzális széle nem vastagodott meg és hátrafelé kiugró. A paradiapofízisek csak részben különülnek el egymástól, a parapofízisek hosszabbak, mint a diapofízisek. Az interzigapofizális élek fejletlenek, emiatt a csigolya háti- vagy hasi nézetben többé kevésbé X-alakú. A zigosphene elülső vége egy középső viszonylag fejletlen és két kétoldali előre ugró lebennyel rendelkezik. A prezigapofizis nyúlványok nagyon rövidek, henger alakúak és tompán végződnek. Alulnézetben a csigolyacentrum mérsékelten megnyúlt, henger alakú, a subcentrális csonttarajok kevésbé fejlettek, a hemális él kiemelkedő, viszonylag keskeny és a hátsó végén ki-

szélesedő (spatula alakú). A centrum hossza (CL) 3,51 mm, a centrum szélessége (CW) 2,75 mm; CL/CW = 1,27.

4.12.2. *Diszkusszió*

A holotípus és a hivatkozott csigolyák mérete és morfológiája hasonlít a *Coronella austriaca*-hoz, de annál kevésbé lapítottak hát-hasi irányban, a tövisnyúlványaik magasabbak és a parapofízisek kevésbé megnyúltak. 60 mért példányon a CL/CW arány 1,17-1,19 között mozog, ami jóval elmarad a recens fajétól (1,34-1,41) (Venczel 2000c). Egyes ide sorolt koponyacsontok hasonlítanak a *C. austriaca* csontjaira, de nem sorolhatók minden kétséget kizáróan az új fajhoz, tekintettel arra, hogy innen további kisméretű siklófélét is leírtunk.

Genus **Zamenis** Wagler, 1830

Molekuláris biológiai adatok alapján az *Elaphe* nembe sorolt fajok nagy része néhány más genusba kerültek át (pl. *Pantherophis guttatus*, *Rhinechis scalaris*, *Zamenis lineatus*, *Z. longissimus*, *Z. situla*, *Z. hohenackeri*) (Utiger et al. 2002, Burbrink & Lawson 2007). Mindezt figyelembe véve az eredetileg *Elaphe praelongissimus* (Venczel, 1994) és *E. szyndleri* (Venczel, 1998) néven leírt két fajt a *Zamenis* nembe soroltuk át.

Zamenis praelongissimus (Venczel, 1994)

(28. ábra: A-G, 29. ábra: A-H)

1994 – *Elaphe praelongissima*: Acta Zool. Cracov. 37: 12, fig.6, 7.

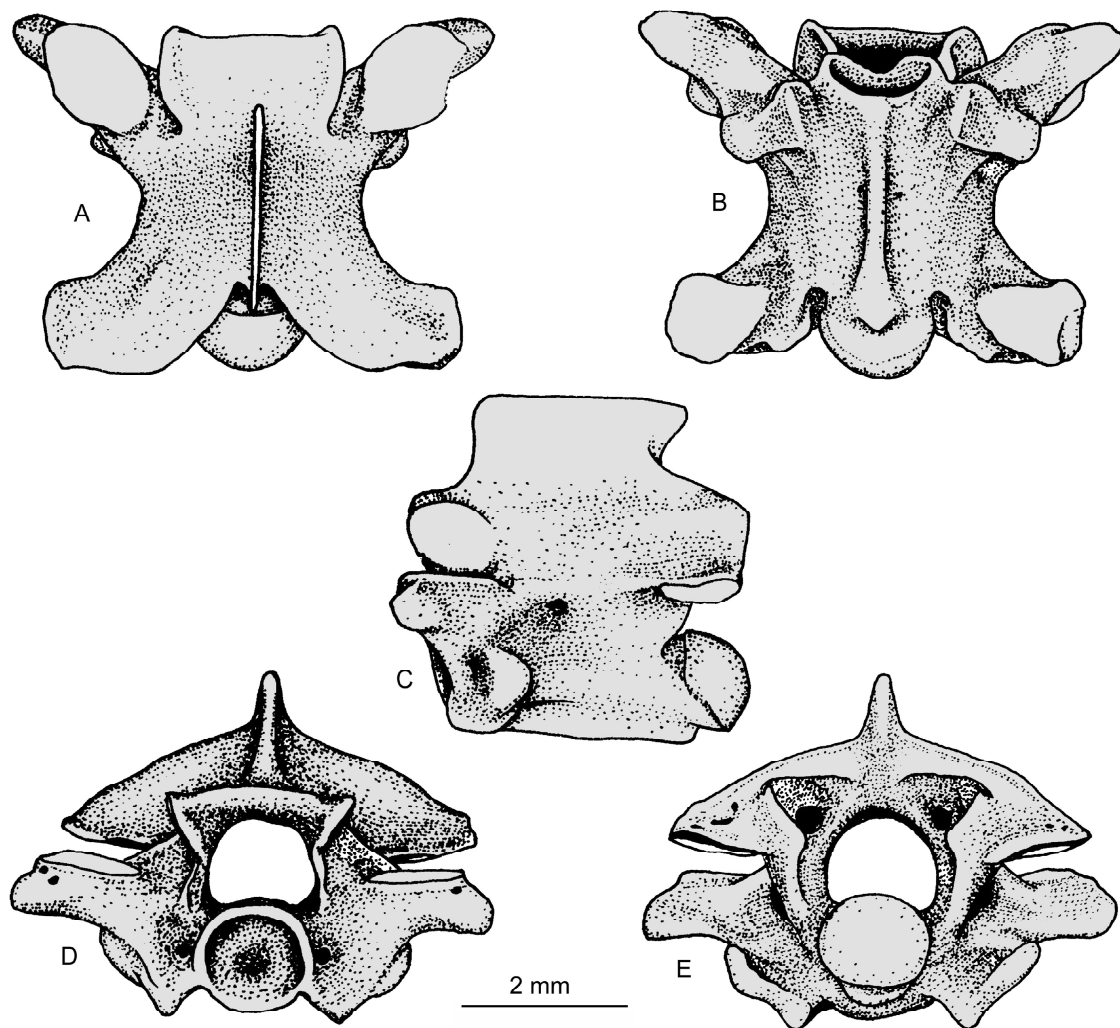
Holotípus: MFGI V.19004, baziparaspheoideum.

Típus-lelőhely: Polgárdi 4. „alsó”.

Geológiai kor: késő miocén (messinai, MN 13).

Hivatkozott példányok: Polgárdi 2., Polgárdi 4. „alsó” és 4. „felső” koponyacsontok (exoccipitale, prooticum, négyszögcsont, ectopterygoideum, állközti csont, dentale, alsó állkapocs, ekecsont) és csigolyák (lásd Venczel 1994).

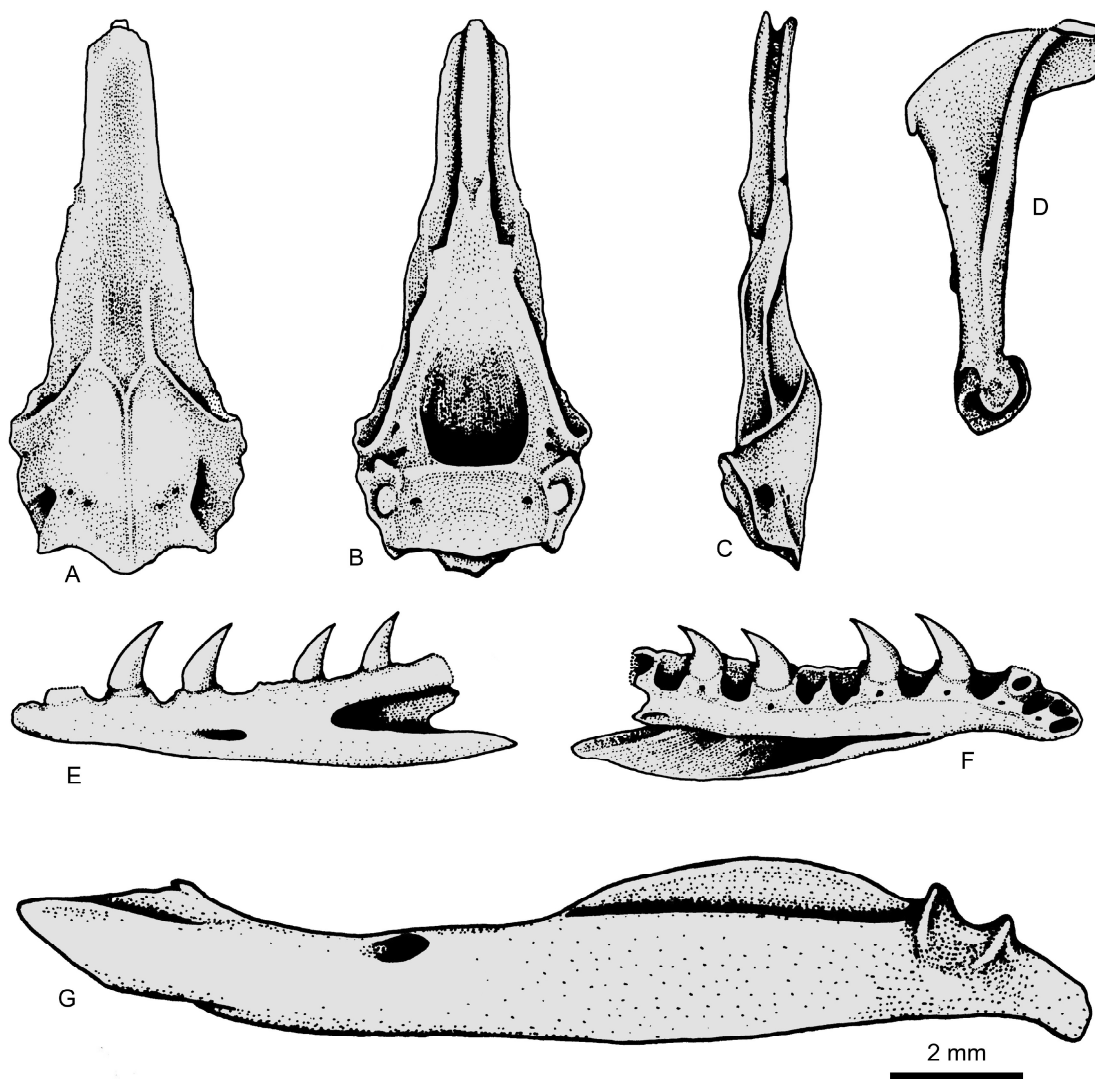
Diagnózis: Közepes méretű siklóféle, a baziparaspheoideum suborbitális lebenye fejletlen, míg a Vidián csatorna viszonylag rövid, amelynek a kivezető nyílása messze esik



27. ábra. *Coronella miocaenica* Venczel, 1998 holotípusa. Törzscsigolya (MFGI V. 20617), Polgárdi 4. „alsó” lelőhelyről, felül- (A), alul- (B), oldal- (C), elől- (D) és hátulnézetben (E). (Venczel 1998 nyomán, módosítva).

a csont hátsó-oldalsó szélétől (28. ábra A-C), ami a recens *Elaphe dione*-re emlékeztet. A homlokcsonti küszöb kisméretű és a homlokcsonti taraj hiányzik, szemben a fosszilis '*Elaphe kohfidischi*-vel és '*Elaphe algorensis*-el, amelyeknél erőteljes homlokcsonti taraj alakult ki (Venczel 1994). A törzscsigolyák centruma rövid, a neurális ívszár kiemelkedő, a zygosphene elülső pereme homorú vagy lecsípett és a prezigapofízis nyúlványok tompa (lekerekített) végűek (29. ábra A-E, G, H). *Leírás:* A holotípus baziparasphenoideum majdnem teljesen ép, a hasi oldalon egy széles sánc húzódik előre a parasphenoideum nyúlványon. Kétoldalt a suborbitális lebeny alig kivehető, a bazisphenoideum szagittális

taraja a csont középtájékatól a csont hátsó pereméig húzódik. A röpcsonti taraj (crista pterygoidea) a gyengén fejlett basipterygoideum nyúlványa fölé emelkedik, előre hajló és ezáltal részben fedi a Vidián csatorna elülső nyílását. A Vidián csatorna hátsó nyílása távolabb esik a csont hátsó szélétől; a csont hátsó oldalsó széle kissé domború. A hátoldalon a homlokcsonti küszöb alig kiugró és egy henger alakú csontelemhez kapcsolódik (ehhez ízesülnek a páros homlokcsontok), amelynek kétoldalán mély sánc húzódik. A hipofízis üregét hátul egy éles csontperem a crista sellaris határolja, amelyen áthatol a távolító ideg (nervus abducens). Az üreg két oldalán az oldalsó perem kissé homorú, ahol egymáshoz közel helyezkedik el a

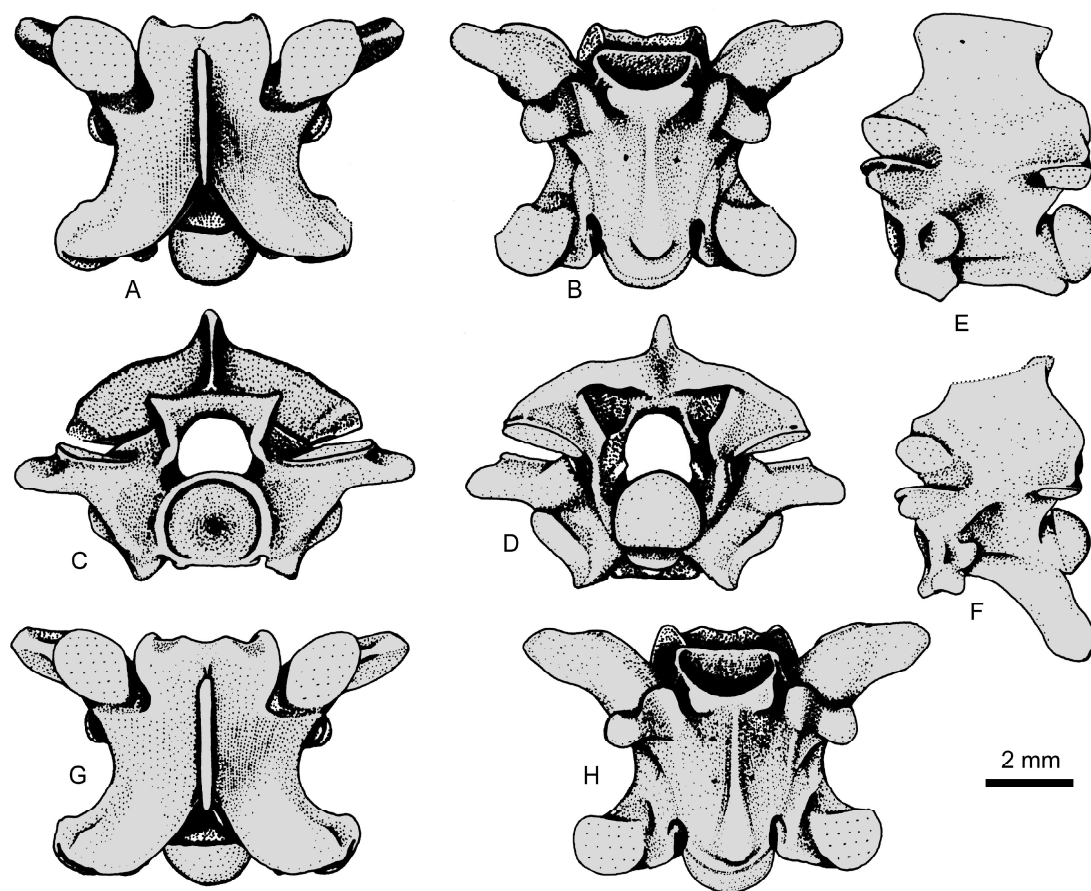


28. ábra. *Zamenis praelongissimus* (Venczel, 1994) típusanyaga Polgárdi 4. lelőhelyről. A-C - baziparasphe-noideum (holotípus, MFGI V. 19004) alul- (A), felül- (B) és oldalnézetben (C). D - jobb négyszögcsont (MFGI V. 19006/a) oldalnézetben. E, F - bal dentále (MFGI V. 19007) labiális (E) és linguális (F) nézetben. G - alsó állkapocs posterior része (MFGI V. 19009/a). (Venczel 1994 nyomán, módosítva).

távolító ideg elülső nyílása és a constrictor internus dorsalis (cid) ideg nyílása.

A dentale-nak proterodont típusú fogazata van, a foramen mentale pedig a 8.-9. fogak magasságában nyílik a labiális oldalon (28. ábra E, F). A négyszögcsont csak kissé vastagodik meg proximális irányban és magas csonttaraj húzódik a háti oldalán (28. ábra D). Az alsó állkapocs ízületi komplexum (articulare+prearticulare+supraangulare) labiális oldala viszonylag sima és kissé homorú, a mandibularis üreg viszonylag szűk és megnyúlt, a foramen supraangulare jól látható a fossa

mandibularis előtt a hátoldalon (28. ábra G). A nyaktájéki csigolyák kiemelkedő tövisnyúlványai magasabbak, mint amilyen hosszúak, a hipapofízisek oldalról lapítottak, lefelé és hátrafelé irányulnak, végük lekerített (29. ábra F). A törzscsigolyák neurális íve és a tövisnyúlványok kiemelkedőek. Az utóbbiak ugyanolyan magasak, mint amilyen hosszúak, a háti peremük megvastagodott, elülső és hátsó végük kiugró. A csigolyák centruma viszonylag rövid és a pre- és postzigapofízisek között erőteljes interzigapofizális él húzódik. A centrum hossza (CL) 3,97-4,98 mm között mozgott (N=20);



29. ábra. *Zamenis praelongissimus* (Venczel, 1994) csigolyái Polgárdi 4 lelőhelyről. A-D - hátszigolya (MFGI V. 19010/a) felül- (A), alul- (B), elől- (C) és hátulnézetben (D). E - hátszigolya (MFGI V. 19008/a) oldalnézetben. F - nyakcsigolya (MFGI V. 19008/c) oldalnézetben. G, H - hátszigolya (MFGI V. 19010/b) felül- (G) és alulnézetben (H). (Venczel 1994 nyomán, módosítva).

CL/CW=1,02-1,16 (átlag: 1,09) (Venczel 1994). A paradiapofízisek jól elkülönültek, a parapofízisek kissé hosszabbak, mint a diapofízisek. A zygosphene elülső pereme legtöbbször homorú, de egyes példányokon több apró nyúlvány is kifejlődhet. A hasi oldalon a hemális él kiemelkedő, hátrafelé kiszélesedik és kissé ellaposodik; az ízületi vájat hasi peremének kétoldalán két kis gumó fejlődhet ki.

Zamenis szyndlari (Venczel, 1998)

(30. ábra: A-E, 31. ábra: A-E)

1998 – *Elaphe szyndlari*: Acta Zool. Cracov. 41: 12, fig.7-10.

Holotípus: MFGI V. 20628, baziparasphenoideum, amelyről a disztális rész hiányzik.

Paratípus: MFGI V. 20629, baziparasphenoideum.

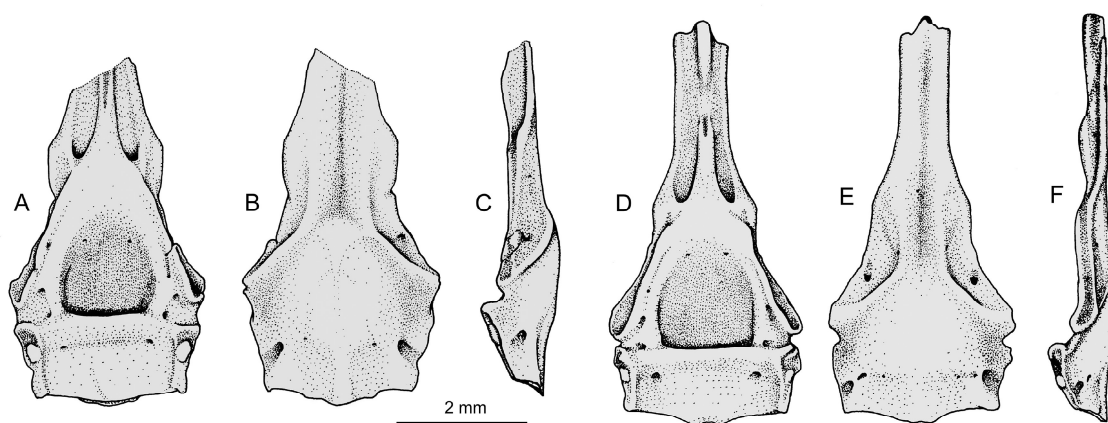
Típus-lelőhely: Polgárdi 4. „alsó”.

Geológiai kor: késő miocén (messinai, MN 13).

Hivatkozott példányok: Polgárdi 4. „alsó” és Polgárdi 4. „felső” lelőhelyekről előkerült koponyacsontok (négyzetcsont, ectopterygoideum, alsó állkapocs) és csigolyák.

Diagnózis: Közepes méretű siklóféle, a baziparasphenoideum suborbitális lebenye kicsi, háti irányba hajló; a homlokcsonti küszöb fejletlen, hát-hasi irányban lapított; a Vidián csatorna viszonylag hosszú. A törzscsigolyák centruma rövid, a tövisnyúlványok hosszúak és alacsonyak, a zygosphene elülső pereme majdnem teljesen egyenes vonalú, a paradiapofízisek nem különülnek el teljesen diapofízisekre, a prezigapofízis nyúlványok erőteljesek, rövidek és hegyes végűek.

Leírás: A holotípus baziparasphenoideum



30. ábra. *Zamenis szyndlari* (Venczel, 1998) típusanyaga Polgárdi 4. „alsó” lelőhelyről. A-C - baziparasphenoideum (holotípus, MFGI V. 20628) felül- (A), alul- (B) és oldalnézetben (C). D-F - baziparasphenoideum (paratípus, MFGI V. 20629) felül- (D), alul- (E) és oldalnézetben (F). (Venczel 1998 nyomán, módosítva).

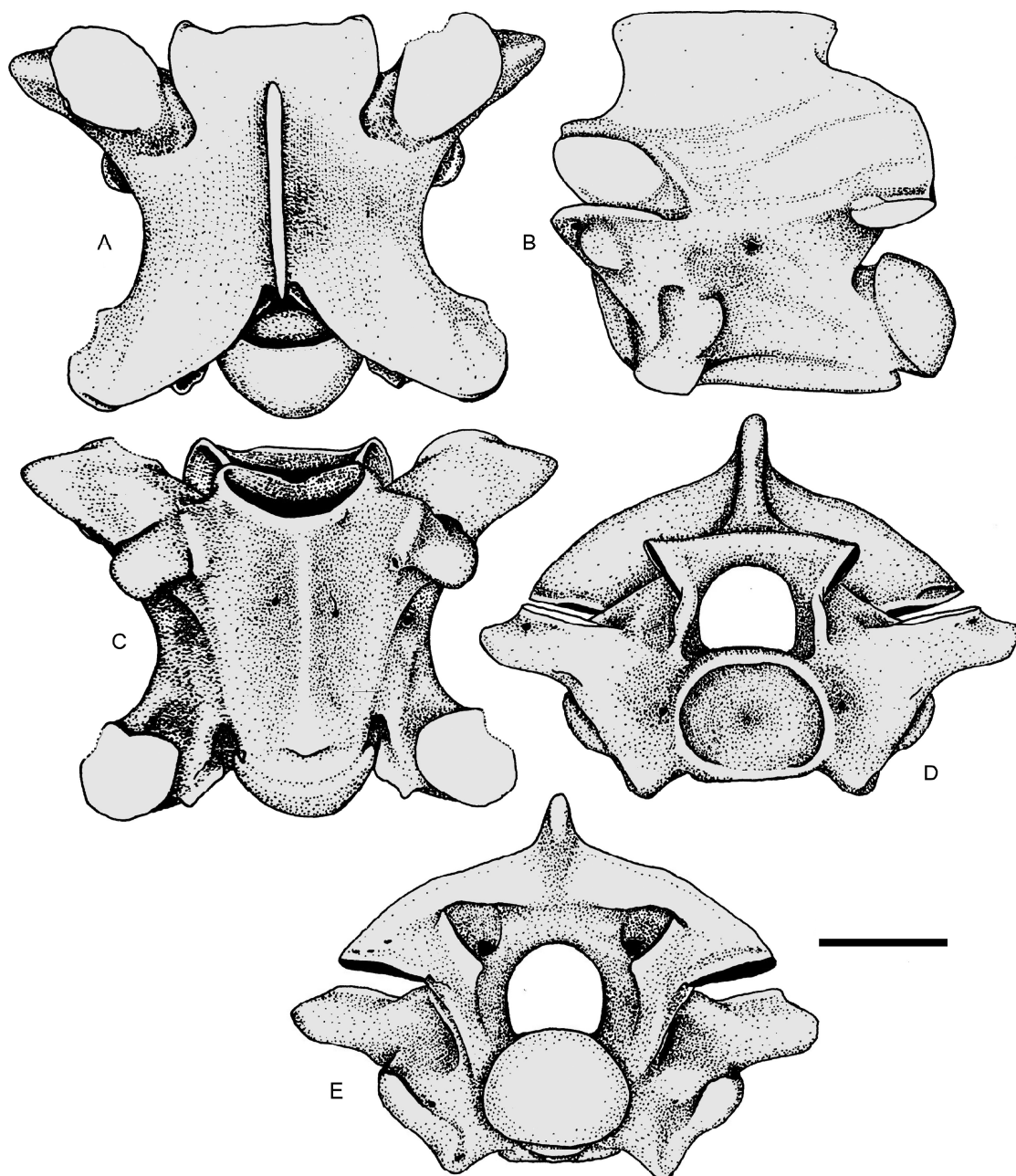
(MFGI V. 20628) egy kifejlett egyedhez tarthatott, amelyről a parasphenoideum distális része hiányzik; a suborbitális lebeny viszonylag kicsi és háti irányba hajlik. A crista pterygoidea hátrafelé eléri a csont szélét, elől pedig fedi a Vidián csatorna elülső nyílását. A constrictor internus dorsalis (cid) ideg nyílása távolabb esik a Vidián csatorna elülső nyílásától, így azt nem fedi a crista pterygoidea. A háti oldalon a távolító ideg (n. abducens) a hipofízis gödrének a hátsó sarkához közel helyezkedik el, majd áthatolva a crista sellarison a 'cid' nyílásának közelében kerül a felszínre (Venczel 1998). A homlokcsonti küszöb alig kiemelkedő, akárcsak az előtte lévő csontgerinc, amely viszonylag vékony és alig emelkedik a suborbitális lemez fölé. A paratípus parasphenoideum (MFGI V. 20629) egy viszonylag fiatal, kisméretű példányhoz tarthatott. A hasi oldalon a parasphenoideumon húzódó sánc sekély, míg a suborbitális lebeny és a crista pterygoidea fejletlen. A Vidián csatorna hossza és a homlokcsonti küszöb alakja hasonló a holotípuséhoz (Venczel 1998: fig. 8e-f). A négyszögcsont viszonylag rövid és proximális része erőteljesen kiszélesedik (Venczel 1998: fig. 7b, c). Az ízületi bütyök feletti csonttaraj kiemelkedő, míg a hátoldali csonttaraj kevésbé fejlett. Az alsó állkapocs hát-hasi irányban hajlott, a coronoid nyúlvány mediális oldala kiemelkedő, míg labiális oldala enyhén homorú (Venczel 1998: fig. 7d). A törzscsigolyák nagyobb méretű

példányai erőteljes felépítésűek (31. ábra), oldalnézetben ugyanolyan magasak, mint amilyen hosszúak, idegívzáraik kiemelkedőek. A tövisnyúlvány kissé hosszabb, mint amilyen magas, a háti perem nem vastagodott meg. Az interzigapofizális él gyengén fejlett, a paradiapofizisek alig különböznek el diapofizisekre és parapofizisekre; a parapofizisek kissé hosszabbak, mint a diapofizisek; a subcentrális élek fejletlenek, a hemális él alig kiemelkedő és lapított. A prezigapofizis nyúlványok rövidek, tövi részük vastos, a végük elhegyesedő (a nyúlványok hossza hozzávetőleg a prezigapofizisek nagyobbik átmérőjének). A zygosphene elülső szélé enyhén domború. A legnagyobb példány méretei: CL = 4,70 mm, CW = 4,32 mm (CL/CW = 1,08).

4.12.3. Diskusszió

A *Zamenis praelongissimus* csontanyaga közül a csigolyák leginkább a mai erdei siklóéra (*Z. longissimus*) emlékeztetnek, de a centrum hossza soha nem éri el az 5 mm-t, ami a kifejlett erdei sikló esetében jóval meghaladja az 5 mm-t (Venczel 2000c).

A *Zamenis szyndlari* baziparasphenoideuma a *Z. situla*-éra emlékeztet leginkább, de ez utóbbinál a suborbitális lebeny és a homlokcsonti küszöb körüli csontgerinc jóval fejlettebb. A *Z. szyndlari* suborbitális lebenyei felfele hajlanak, míg a *Z. praelongissimus*-nál azok lefele hajlanak. A *Z. szyndlari* törzscsigolyáinak a tö-



31. ábra. *Zamenis szynllari* (Venczel, 1998) törzscsigolya (MFGI V. 20635/1) Polgárdi 4. lelőhelyről. Felül- (A), oldal- (B), alul- (C), elől- (D) és hátulnézet (E). A mérce = 2 mm. (Venczel 1998 nyomán, módosítva).

visnyúlványai szemben a *Z. praelongissimus*-al jóval alacsonyabbak, a zygosphene elülső széle egyenes és felfele domborodó és a hemális élek kevésbé kiemelkedők. A *Z. szynllari*-nál a prezigapofízisek csontnyúlványai vastosak, rövidek és hegyes végűek, míg a *Z. praelongissimus* esetében ez utóbbiak jóval hosszabbak és tompa (lekerekített) végűek.

4.13. Atoposaurid krokodilok

4.13.1. Rendszerező őslénytan

CROCODYLIFORMES Hay, 1930

EUSUCHIA Huxley, 1875

ATOPOSAURIDAE Gervais, 1871

Apró termetű, a középső jurától (bath) a késő

krétáig (maastrichti) előforduló ősi Eusuchia krokodilok. Közös bélyegeik közé tartoznak: a rövid rostrum; a közepesen magas (széles oreinirosztralis) koponya; a kisméretű antorbitális nyílás megléte a könnycsont és állcsont között; az osztatlan vagy részben osztott másodlagos belső orrnyílás, amelyet elől a szájpadcsonatok, hátul a röpcsonatok határolnak; a mandibuláris ablak másodlagosan záródhat; fogazatuk heterodont, oldalról lapított levélszerű fogakkal és agyagszerű pseudocaninusokkal.

Genus *Aprosuchus* Venczel & Codrea, 2019
A név eredete: a magyar „apró” és az ógörög „suchus” (soukhos = krokodil) szóból.

Típus faj: *Aprosuchus ghirai* Venczel & Codrea, 2019.

Aprosuchus ghirai Venczel & Codrea, 2019
(32. ábra: A-E)

Holotípus: PSMUBB V. 562/1, háromdimenziós koponya, amelynek elülső hátoldali részéről hiányoznak az állközti- és az orrcsontok, a hasoldali részről pedig a baziocipitale, míg a röpcsonatok (pterygoideum), alapikcsontok (bазисphenoideum), a baloldali négyszögcsont (quadratum) és a jobboldali állkapocs posterior része erősen sérült.

Típus lelőhely: Puj Gáter, Puj falu, a Borbát folyó völgyében, Hátszegi-medence (késő kréta, maastrichti), Erdély, Románia.

Diagnózis: Az *Aprosuchus ghirai* egy apró termetű, rövid rostrumú atoposaurid krokodil a késő krétából (becsült teljes testhossza 60 cm), amely a család többi tagjától az alábbi szinapomorfiák és autapomorfiák (* jelölve) egyedi kombinációja révén különbözik: 1) a koponya rostruma széles oreinirosztralis, 2*) az orrcsontok ‚w’ alakban fedik a homlokcsont elülső részét, 3) a postorbitale hátoldalán egy véredény nyílást találunk, 4) az antorbitális nyílás jóval kisebb a szemüreg méreténél, 5*) a nagyméretű szemhéjcsont (palpebral) szorosán hozzá nőtt a prefrontale és a homlokcsont felső pereméhez és részben felülről fedi a prefrontalet és a könnycsontot, 6) a belső orrnyílások vájata részben osztott, 7) az állcsonti fogak oldalról szimmetrikusan lapítottak, 8*)

négyszögletes fogmorfortípus van együttesen jelen: pseudocaniniform, lándzsa alakú pseudoziphodont, lándzsa alakú ziphodont és levélszerű alacsony fogkoronájú fogtípus.

Leírás: A háromdimenziósan fosszilizálódott koponya feltehetőleg egy fiatal felnőtt állathoz tartozott, amely a rétegy nyomás következtében részben összepréselődött és deformálódott, az erózióknak kitett koponyafelületről pedig néhány csontdarab levált (az állközti csont és részben az orrcsontok). A koponya háti oldalán a homlokcsont és a falcsont kissé kimozdult az ízületi varratból, a jobboldali könnycsont (lacrimale) oldalsó része hiányzik, míg a baloldali erősen sérült és részben az üledékbe préselődött; mindkét járomcsont (jugale) elülső ága letörött, akárcsak mindkét felső állkapocs orrcsonti nyúlványa. Az agykoponya alapi részét (nyakszirti - röpcsonti rész és a jobboldali alsó állkapocs egy része) pedig növényi gyökerek semmisíthették meg (henger alakú vájat), amelyet utólag durvább szemcsés üledék töltött ki. Az alsó és felső állkapocsok okklúzióban vannak, ezért a dentale fogsora részben takarásban van. Az állkapocsok kissé kimozdultak az ízesülésből: a baloldali elülső vége a másik alá került és mindkét állkapocs elülső végéből kitörtek az előre irányuló fogak.

Felülnézetben a koponya rövid rostrumú, (rostrum/ teljes koponyahossz = 0,31). A koponya legszélesebbet pontját a szemüreg szintjén találjuk, ahonnan orrirányban a rostrum fokozatosan elkeskenyedik (33 ábra: A, B). Az állközti csont és az állkapocs ízesülési pontján, valamint az állkapocs hátsó nyúlványa végén kis bemetszéseket találunk, míg a legnagyobb állcsonti fogak magasságában a csontfelszínnek oldalirányban kidomborodnak. A szemüreg nagy, a teljes koponyahossz mintegy 30.5%-a. Oldalnézetben a koponya széles oreinirosztralis; a koponyatető domború, közepén egy hosszanti csonttarajjal, amely jellemzően a homlokcsonton a legkiemelkedőbb. A koponyatető posterolaterális részét a kissé posteromedialis irányú postorbitale és a pikkelycsont (squamosum) alkotja, amelynek a hátsó oldalsó része lefele hajlik.

Felülnézetben a felső halántéklablakok meglehetősen kisméretűek, a koponyafelszín mintegy ötöd részét teszik ki, ami a példány fiatal korára utalhat, ugyanakkor az erőteljes díszítettség már inkább egy fiatal felnőtt korra jellemző. Az antorbitális ablak jóval kisebb lehetett a szemüregnél, amelyet a baloldali könnycsont elülső peremén található homorú csontperem is igazol. Az antorbitális ablakot elől az állcsont zárta le, de ez a rész rossz megtartású és oldalra tolódott. A szemüreg nagyméretű, ovális (kb. 53 %-al hosszabb, mint amilyen széles) és dorsolaterális irányú. A szemüreget mediálisan a homlokcsont és az előhomlokcsont (prefrontale), elől az előhomlokcsont és a könnycsont (lacrimale), hátul a postorbitale, míg hátul oldalt és oldalról a járomcsont (jugale) határolja. Ez utóbbi elzárja az állcsontot a szemüregtől. Hátul a postorbitale választja el a szemüreget az alsó halántéklablaktól. Ugyanakkor a homlokcsont és az előhomlokcsont oldalsó részén jól látható a szemhéjcsonttal való ízesülés nyoma. A felső halántéklablak megnyúlt, ovális és kétszer olyan hosszú, mint amilyen széles, de ennek oka a tafonómiai folyamatokban keresendő, amely során a nyílás alakja deformálódott. Elől a postorbitale, oldalt és hátul a pikkelycsont, a középrészen a falcsont határolja. A homlokcsont csak a felső halántéklablak elülső közbülső sarkában jelenik meg. Az alsó halántéklablak viszonylag kicsi és az alakja a tafonómiai folyamatok során deformálódott. Elől a postorbitale, oldalt a járomcsont, míg posterodorsalisán a quadratojugale határolja. Hasi nézetben a belső orrnyílások viszonylag nagyok és oválisok lehetnek, amint arra a baloldali szájpadcsonatok és a röpcsonatok megmaradt részeinek alakjából lehet következtetni; a suborbitalis ablakok hátsó szélével közel azonos szintben helyezkednek el. A belső orrnyílásokat elől a szájpadcsonatok megvastagodott hátsó pereme és a röpcsonatok oldalnyúlványai határolják, középvonalban pedig a röpcsontból képződött részleges szeptum helyezkedik el.

Az állcsont labiálisan kidomborodó felületén gödörkés-csonttarajos díszítést találunk, míg oldalsó-ventrális peremén egysorban álló apró

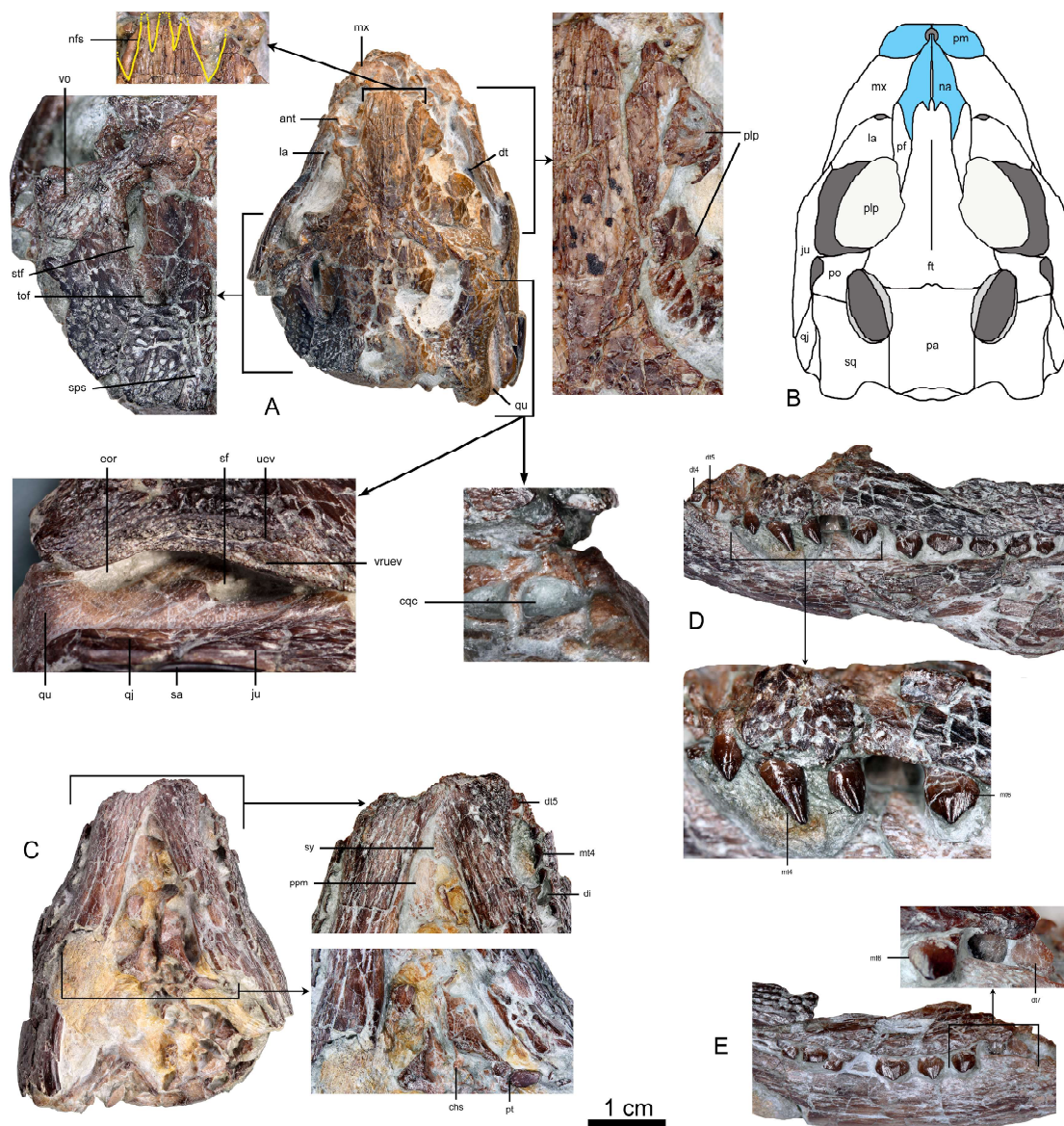
vérédények nyílásai láthatók. A harmadik-ötödik állcsonti fogak szintjén jókora csontdudor képződött (ami részben megmaradt a baloldalon), a pars dorsalis hátsó része nagyon alacsony, amelyet felülről a járomcsont fed be. Az állcsonti fogsor valószínűleg 11 fogból állt (az első és második nem maradt meg), az ötödik és hatodik fogak között egy méretes foghézag alakult ki a nagyméretű kilencedik alsó állkapcsi fog befogadására.

A könnycsont mindkét oldalon rossz állapotban maradt meg. A jobboldalon a könnycsontot részben a szemhéjcsont fedi, de az elülső részén egy jól látható behorpadó csontperem az antorbitális ablak hátsó részének felel meg. A könnycsontot mediálisan az előhomlokcsont határolja, így nem alakulhatott ki közvetlen könnycsonti-orrcsonti kapcsolat.

Az előhomlokcsont (prefrontale) lándzsaalakú, mindkét végén elkeskenyedik. Felületén egy hosszanti csonttaraj képződött, ami a periorbitális gerincnek (Andrade & Hornung 2011) vagy rosztrális gerincnek (Bona & Desojo 2011) felel meg, és amely a csontfelszín egy mediális, gödörkés mintázatú és egy lapított, alacsony csonttarajos felületű részre osztja. Ez utóbbit részben a könnycsont borítja. Az előhomlokcsont anteromediális részét az orrcsont fedi, míg elülső oldalsó részét a könnycsont határolja. Az előhomlokcsont a homlokcsontnak az elülső oldalsó részét tetőcserep-szerűen borítja (Busbey, 1995). A prefrontale oszlopszerű ventrális ága lefelé kiszélesedik és eléri a szájpadcsonatot.

A szemhéjcsontok (palpebrale) töredékesek. Az elülső oldalon felülről borították az előhomlokcsont háti oldalsó részét és a könnycsont hátsó peremét. Mediális peremük erőteljesen hozzánőtt a homlokcsont kiemelkedő szemgödri pereméhez és ezáltal azt kizárta a funkcionális szemgödri kapcsolatból.

A homlokcsont egy páratlan hosszú ékalkú csont, amelynek a hátsó része hozzávetőleg kétszerese az elülső (rosztrális) résznek. A rosztrális részt elől az orrcsonatok, oldalt az előhomlokcsontok borítják. Hátul a falcsonttal való ízesülés varratos, amelyből a falcsont kis-



32. ábra. *Aprosuchus ghirai* Venczel & Codrea, 2019 holotípusa (UBB V. 562/1). A, B - a koponya felülnézetben (A), magyarázó rajzzal (B). C - a koponya alulnézetben. D, E - az állkapocs oldalnézetben; a nyílak a kinagyított részekre mutatnak. Rövidítések: an, anguláre; ant, antorbitális nyílás; chs, belső orrnyílás szeptuma; cqo, cranio-quadratum csatorna; den, alsó állkapocs; di, foghézag; dt, állkapcsi fog; ect, ectopterygoideum; eor, külső fülbevágás; exo, exoccipitále; ft, homlokcsont; itf, alsó halánték ablak; ju, járomcsont; la, könnyecsont; mt, állcsonti fog; mx, állcsont; na, orrcsont; nfs, orr-homlokcsonti varrat; pa, falcsont; pal, szájpadcsont; pf, elő-homlokcsont; plp, szemhéjcsont; pm, állközti csont; po, postorbitále; pob, postorbitále pillér; ppm, állcsont szájpadcsonti nyúlványa; pt, röpcson; qj, quadratojugále; qu, négyszögcsont; sa, supraanguláre; sf, dobüreg alatti nyílás; soc, felső nyakszirtcsont; sp, spleniále; sps, fal-pikkelycsonti varrat; sq, pikkelycsont; stf, felső halánték ablak; sy, szimfizis; tof, temporo-orbitális nyílás; uev, felső fülfedő vájata; vo, véredény nyílás; vruev, felső fülfedő vájátának alsó ága.

se kimozdult posterolaterális irányban. Mivel a felső halántékablak elülső közbülső részét a homlokcsont határolja, ezért az kizárja a postorbitale-t és a falcsontot a közvetlen érintkezésből. A homlokcsont interorbitális felszínét

gödörkés-barázdás mintázat borítja. Középen egy hosszanti kiemelkedő csontgerinc húzódik, amit kétoldalt homorú csontfelszínnek határolnak, míg az orbitális perem szintén kiemelkedő (ehhez ízesül a szemhéjcsont).

A falcsont jobboldali része jelentősen sérült. Az ép rész erőteljes gödörkés-barázdás díszítésű. Oldalt mélyen behatol a felső halántéklablakba, míg annak középső peremi részén egy alacsony csontgerinc alakult ki, amely hátrafelé egészen a nyakszirti tájéig húzódik. A csontgerinctől oldalt a falcsont és a pikkelycsont között varratos ízesülés alakult ki, amely mögött egy mély vájat húzódik. A falcsont mögött közepesen a supraoccipitale egy kis része is látható (a felnőtt példányokon ezt rendszerint elfedi a hátrafelé terjeszkedő falcsont).

A pikkelycsont (squamosum) egy háromszögletes csont, meglehetősen hosszú elülső nyúlvánnyal, amely oldalról a felső halántéklablakot határolja. A postorbitale-val az ízesülés a felső halántéklablak elülső harmadában jön létre, ahol a pikkelycsont a postorbitale alá nyúlik. A pikkelycsont hátsó lebenyének oldalsó felszínén előre irányuló mély vájat húzódik, ahová az élő állaton a fülfedő kapcsolódott; a vájat alsó pereme oldalra tolódott. A pikkelycsont hátsó mediális pereme homorú; a hátsó oldalsó lebeny mintázat nélküli és lefele hajlik; a jobboldali négyszögcsonti nyúlvány részben sérült, de láthatóan hozzá ízesült a négyszögcsont kiugró posteromedialis részéhez és ezáltal egy zárt cranio-quadratum járat alakult ki.

A postorbitale rövid és szögletes, elülső szöglete enyhén hajlott és egy anteromedialis irányú nyúlvánnyal ízesül a homlokcsontozathoz, elválasztva a szemüregt a felső halántéklablaktól. A postorbitale hátoldalát barázdás-gödörkés díszítés borítja; egy anteromedialis csonttaraj a felületet egy elülső és egy hátsó alacsonyabb felszínre osztja; oldalt egy véredény nyílása figyelhető meg. A csont elülső oldalsó széle egy lefele hajló peremben folytatódik, amely ízesül a járomcsont felfele irányuló háti pillérszerű nyúlványával.

A járomcsont egy hosszúka csont, amely oldalról a szemszögöt és az alsó halántéklablakot határolja. A külső felülete domború és erőteljes csontmintázat borítja, amelyet csontgerincek által határolt, hosszúka árkok és gödrök hálózata alkot. Az elülső ág legvastagabb része a háti (postorbitale-val ízesülő) nyúlvány ma-

gasságában van, míg attól előre fokozatosan elvékonyodik és felülről fedi az állcsont posterodorzális részét; a járomcsont hátoldali széle egy éles csontperemet képez, az alsó periorbitális tarajt (Andrade & Hornung 2011). A csont legelülső része nem maradt meg, de feltehetően elérte a csoport többi tagjához hasonlóan a könnycsont posteroventralis részét. A hosszúka hátsó ág a jobboldalon maradt meg, amely a quadratojugale-val ízesül. A postorbitale-val ízesülő felső nyúlvány mediális pereme az ectopterygoideummal ízesül.

A quadratojugale csak a jobboldalon őrződött meg, ahol háti irányban kissé kimozdult a négyszögcsonttal való ízesülésből; a hátsó vége egyszintben van a négyszögcsont oldalsó hemicondylus-ával. A hátsó dorzális felülete sima, míg elől helyenként gödörkék borítják. A jobboldali anterodorsalis nyúlvány letört, de egy kis része megmaradt az üledékbe ágyazódva, míg a baloldalon egy széles csontlemez (ami feltehetően az anterodorsalis nyúlvány lehetett) eléri a postorbitale pillérét.

A négyszögcsont kissé hosszúka, szögletes és szélein lekerekített csont; csak a jobboldalon maradt meg. Oldalt a quadratojugale-val ízesült, a felületét a varrat mentén egy sáv gödörkés díszítés borítja. Mediális felülete sima és kissé homorú, ahol két nyílás látható, a hátsó nagyobb a fülbevágás (a külső hallójáratnak megfelelő rész), az elülső kisebb pedig a foramen subtympanicum. A fülbevágás mögött a négyszögcsont posterodorsalis része kiemelkedik, létrehozva egy csontpillért (Montefeltro et al. 2016), amely a pikkelycsonttal ízesül és ezáltal dorsolaterálsan a cranio-quadratum járat bezárul. A két ízületi hemicondylus csak részben különül el egymástól; a négyszögcsont medialis felülete ventromediálisan görbült és amely összenő az exoccipitale-val, egy kiugró és éles csonttarajt hozva létre.

A röpcsonatok elülső része egybeforrt a szájpadcsonttal, ezáltal egy viszonylag erőteljes és széles szájpada alakult ki. A szájpada baloldala a középső szeptummal ép maradt. Ez utóbbi a röpcsontból képződött és benyúlt az orrüregbe, de mivel nem éri el a szájpada csont dorzális

lis peremét, a szeptum csak részleges marad. A jobboldali szájpadcsoni pillér eltört és kifordult oldalra. A belső orrnyílások egy öblös mélyedésbe nyílnak, amelyet elől a szájpadcsonatok hátsó szélei, felül és oldalról pedig a röpcsonatok pereme szegélyez.

Az ectopterygoideum egyetlen látható része a jobboldali elülső nyúlványa, amely a szengődörben látható, kimozdulva az eredeti állcsonthoz, illetve járomcsonti ízesülésből.

A supraoccipitale (felső nyakszirtcsont) hátoldali középrésze megsérült és kimozdult az eredeti falcsonti ízesülésből. Posterior nézetben felülete enyhén homorú egy pár kétoldali bemélyedéssel, amelyet középen egy alacsony nuchalis gerinc választ el. A bemélyedésektől oldalt két kidomborodó postoccipitális nyúlvány emelkedik ki és éri el a falcsont és a pikelycsont ventrális felületét. A supraoccipitale ventrális irányban széles háromszög alakban ékelődik a két exoccipitale közé, de nem éri el az öreglyuk hátoldali részét.

Az exoccipitale-k részben sérültek, egyes részeik az eredeti helyzetükből kimozdultak, a felső nyakszirtcsonttal azonban az ízesülés érintetlen. A baloldali exoccipitale hasoldali pereme megsérült és elülső része oldalra elmozdult, míg a hátsó része, amely a nyakszirti büttyök része, letörött és háti irányban az öreglyukba került. Az exoccipitale felületén néhány agyideg és véredény nyílása azonosítható: a nyelvvalatti ideg (XII. agyideg) kivezető nyílása kicsi és az öreglyukhoz közel helyezkedik el, a bolygóideg (IX-XI. agyidegek) nyílása nagyobb és az előbbitől anterolaterálisan helyezkedik el, míg a harmadik nyílás az előbbitől ventromediálisan a belső fejverőér (arteria carotis interna) nyílása lehetett.

A dentale legelső része hát-hasi irányban lapított és mediolaterálisan kiszélesedik, míg a hátsó rész oldalról lapított és hátra nyúlik az alsó halántéklablak szintjéig. A szimfízis tájékán a dentale hasi oldala enyhén homorú, míg a labiális felülete domború és erőteljes csonttarajok által határolt bemélyedésekből álló mintázat borítja. A fogsor közelében a labiális felszín enyhén domború, sekély gö-

dörkés-csonttarajos mintázatú és a véredény nyílások egyetlen sorban állnak a felső csontperem mentén. A hátsó részen a hátoldali felszín lapított, amelyet a supraangulare elülső nyúlványa fed be. Anterodorzális nézetben az állkapocs eleje megsérült, de négy fogalveolus látható rajta, mindegyik teljesen különáll egymástól. Az első alveolus viszonylag kicsi, előre és oldalra tekint, a második a legnagyobb és oldalra és kissé felfele irányul, a harmadik és negyedik alveolus kisebb és dorsolaterális orientációjú. A mandibuláris szimfízis viszonylag rövid, a hatodik fogpozícióig nyúlik hátra; a szimfízis elülső része középirányból látható és mély sáncokból és csonttarajokból áll.

A spleniale a mandibuláris szimfízistől az állkapocs hátsó szaráig nyúlik hátra, ahol a supraangulare-val és az angulare-val ízesül. Alulnézetben a baloldali spleniale jól látható a szimfízisnél, hátsó pereme erőteljesen homorú és háti irányban beékelődik a szimfízisbe. A hátsó ága dorsoventrálisan fokozatosan vastosabbá válik, de végig sima felületű marad; a háromosztatú ideg intermandibularis oralis nyílása mediálisan nem látható.

Az angulare a jobboldali állkapocsban maradt meg jobb állapotban, magas oldalsó peremi résszel, amely dorsalisán elérte a supraangulare-t; az elülső része egy köralakú sérülés miatt hiányzik. A megmaradt ventrális rész és az oldalsó rész alapi része sima, ahol egy kiugró csonttaraj figyelhető meg, ezzel szemben az oldalsó részt gödörkés-csonttarajos mintázat borítja. A baloldali angulare-ból csak kis csonttöredékek maradtak meg.

A jobboldali supraangulare majdnem teljesen megmaradt, kivéve a leghátulsó részét, míg a baloldalinak csak az elülső része maradt meg, amely felülről fedi a dentale posterodorsalis felületét.

A holotípus fogazata erőteljesen heterodont, legalább négyféle fogtípussal, amelyet először sikerült egyetlen példányon kimutatni. A négy morfortípus a következő: 1. pseudocaniniform, 2. lándzsás pseudozipodont, 3. lándzsás zipodont és 4. alacsony fogkoronájú morfortípus.

A pseudocaniniform morfortípusba megnyúlt kúpalakú, labiolingualisan összenyomott, me-

siodistalis carinakkal rendelkező fogak tartoznak. A holotípusban ez a jobboldali állcsontban a 3.-5. fogakat öleli fel, ahol a negyedik fog lényegesen nagyobb a harmadiknál, de csak alig nagyobb, mint az ötödik; a tövi részük a foggyökértől apicalisan kissé elszűkül.

A lándzsás pseudoziphodont morfortípusba labiolingualisan szimmetrikusan összenyomott fogak tartoznak, amelyeket a lingualis oldalon gyenge apicobasalis striáció borít. A holotípusban ezek a dentale-ra korlátozódnak; az egyetlen ebbe a morfortípusba tartozó fog, amelynek látható a linguális oldala, egy baloldali állkapcsi fogkorona a negyedik fogból, amely letört és az üledékbe süllyedt az adott fogpozíció közelében. Egy nagyméretű lándzsás fog, amely valószínűleg a kilencedik fogpozíciónak felel meg, a baloldali állkapocsban látható az ötödik és hatodik állcsonti fogak között.

A lándzsás ziphodont morfortípusba labiolingualisan összenyomott fogak tartoznak, gyenge apicobasalis striációval a linguális oldalon és a fogcarinák valódi fűrészezettsége nem az apicobasalis striációból származik (Blanco 2017). Csak egyetlen fog őrződött meg ebből a típusból, a hetedik fog a jobboldali alsó állkapocsban.

Az alacsony fogkoronájú morfortípusba erőteljesen összenyomott levélszerű fogak tartoznak egyetlen fogcsúccsal, amely kissé megvastagodott. A fogkorona mesiodistálisan szélesebb, mint apicobasalis magas és alul kissé befűződik (Tennant et al. 2016); a mesialis és distális carinák a vízszintes síkkal 45°-ot vagy annál kisebb szöveget zárnak be. Az utolsó hat állcsonti fog mindkét oldalon ebbe a morfortípusba tartozik. A labiális felületen alig kikülönült striációk láthatók, míg a mesialis és a distális carinák apicalis széle csipkézett. A fogkorona alján látható gyökérrész szélesebb, mint maga a fogkorona.

A mindkét oldalon megőrződött 6. állcsonti fognak a koronája apicalisan magasabb, mint amilyen széles, átmenetet képezve a lándzsás és az alacsony fogkoronájú típus között, míg a nyolcadik állcsonti fog a legszélesebb és apicobasalis a legalacsonyabb fogkoronával ren-

delkezik. A jobboldali szemüregben az egyik legutolsó állkapcsi fog, még részben üledékkel borítva, a labiális oldalával felfele majdnem vízszintes helyzetben látható. Alakja leginkább a *Theriosuchus pusillus* BMNH 48262 példányáéra (Schwarz et al. 2017: fig.11D), illetve a *Wannchampsus kirpachi* második morfortípusáéra (Adams 2014) emlékeztet, amelyek labiolingualisan erőteljesen összenyomott, kissé aszimmetrikus és szélesebb, mint amilyen magas fogkoronát viselnek. Ugyanakkor az *Aprosuchus ghirai*-nak ez a foga nagyobb méretű, mint az utolsó állcsonti fogak, a fogkorona magasabb, mint amilyen széles; csak alig kikülönült apicobasalis striáció figyelhető meg a mesiodistalis carinák közelében.

Az egyetlen előkerült nyakcsigolya (UBB V. 262/2) csigolyacentruma elől vájt és a csigolya ízületi bütyke gyenge megtartású.

Kladisztikai analízis: A Turner (2015) által összeállított taxon-karakter mátrixhoz (CTM) adtuk hozzá a holotípus koponyán rögzített fenotipikus csontmorfológiai karaktereket (196 karakter, a Turner által összeállított 321 karakter 61%-a), majd az eredeti operacionális taxonómiai egységek (OTU) számát, az eredeti 104-ről 56-ra csökkentettük (elsősorban az adathiányos OTU-kat töröltük). Az eredeti CTM-et Schwarz et al. (2017: supplemental material) több ponton javította, amelyen mi is eszközöltünk néhány változtatást (Venczel & Codrea 2019). A parszimónia elemzésben (TNT 1.1., Goloboff et al. 2008) először a 'New Technology search' keresési opciót, majd a legrövidebb törzsfák kikeresésére a 'sectorial search', 'ratchet', 'tree drift' és a 'tree fusing' opciókat választottuk, majd kiszámoltuk a Bremer (1994) féle bomlási indexet. A TNT algoritmus két egyformán legrövidebb törzsfát talált (konzisztencia index = 0,317, retenciós index = 0,579, homoplázia index = 0,683, rekalkulált konzisztencia index = 0,183). A szigorúan konszenzusos fán az *Aprosuchus ghirai* és a *Theriosuchus pusillus* egymással megoldatlan állapotban, mélyen beágyazódva a többi Atoposauridae kládusában találhatóak. A *Sabresuchus sympiestodon*, a *Knoetschkesuchus*

langenbergensis-t és a *K. guimarotae*-t tömörítő kládusz testvértaxonjaként jelenik meg (31. ábra). Az Atoposauridae testvértaxonja a 'Glen Rose' alak + *W. kirpachi* kládusza (egyész szerzők ezeket a Paralligatoridae-ba sorolják), míg a Paralligatoridae többi tagja (*Batrachomimus pastosbonensis*, *Rugosuchus nonganensis*, *Shamosuchus djadoctaensis*, *Sh. gradilifrons* és *Sh. ulanicus*), az Atoposauridae + *Wannchampsus* és a 'Glen Rose' alak együttesének testvértaxonjaként jelenik meg.

A szigorúan konszenzusos törzsfán az alábbi szinapomorfiák támogatják az Atoposauridae tagjaként az *A. ghirai*: 3.(1): a koponya rostruma széles oreinirostralis; 27.(1): a postorbitale dorsalis részén egy véredény nyílás található; 67.(2): az antorbitális ablak jóval kisebb a szemgödör méreténél; 69.(1): a belső ornyílások vájata részben osztott; 140. (2): az állcsonti fogak oldalról szimmetrikusan lapítottak; és a 229. (1): a lacrimale ventroposterior irányban elkeskenyedik és nem éri el, vagy csak kissé érintkezik a járomcsonttal.

A kladisztikai analízis alapján világosan látszik, hogy az *Aprosuchus ghirai* filogenetikailag szorosan kötődik a *T. pusillus*-hoz, a *S. sympiestodon*-hoz és a többi atoposaurid krokodil-féléhez, míg a *W. kirpachi* és a 'Glen Rose' alak közelebb áll az Atoposauridae-hez, mint a Paralligatoridae-hez. Ugyanakkor a Paralligatoridae az Atoposauridae testvértaxonjaként jelenik meg. Az is feltételezhető, hogy az egyazon korból és formációból (maastrichti emelet, Szentpéterfalvi Formáció, Hátszegi-medence) származó *A. ghirai* és a *S. sympiestodon* testvértaxonok lehettek és a közöttük fennálló méretbeli és morfológiai különbségek a szigeti feltételek közepette kialakult szimpatikus fajképződés következményének tekinthető.

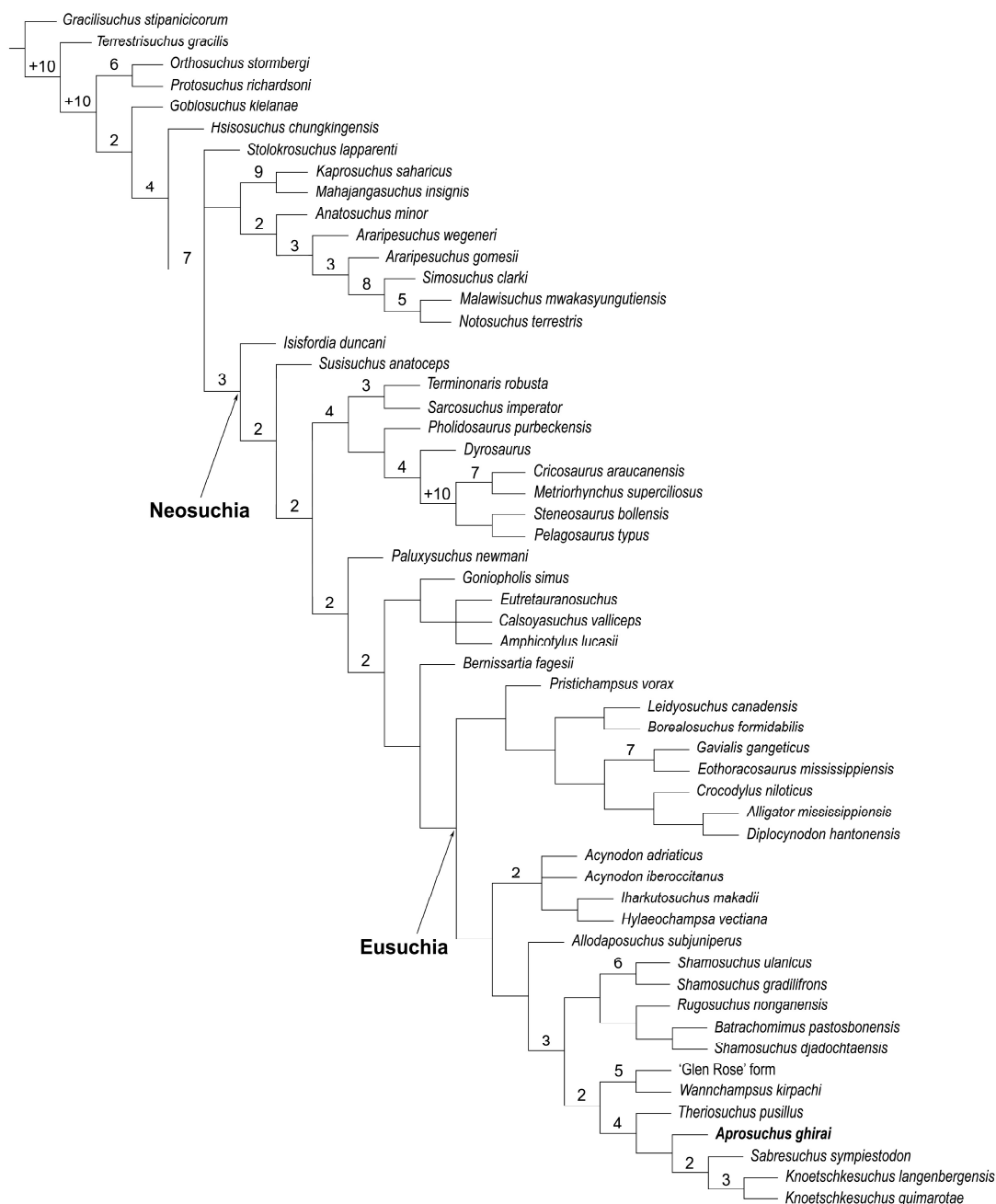
4.13.2. Diskusszió

Az *Aprosuchus ghirai* holotípusa valószínűleg egy subadult egyedhez tartozott, mivel mérete rendkívül apró, rostruma nagyon rövid, a koponyatető domború, a homlok és a falcsont még nem forradt teljesen össze, a halántékablak

résszerű, szemben a nagyméretű szemüreggel és a felső nyakszirtcsont a hátoldaltól terjeszkedik. Ugyanakkor a koponyatető csontjai és az állkapcsok erőteljesen mintázottak, ami rendszerint az egyedfejlődés későbbi szakaszában következik be (Mook 1921, Schwarz et al. 2017); a homlokcsontok és a falcsontok közepén összeforrtak, ami egy fiatal felnőttnek megfelelő állapot lehetett (Rieppel 1993, Wu et al. 1996).

A *Sabresuchus* (= *Theriosuchus*) *sympiestodon*, a holotípus alapján (LPB (FGGUB) R.1782, felső állcsont) kétszerese lehetett az *Aprosuchus* méretének (Venczel & Codrea 2019). A *S. sympiestodon* holotípusán és egy annál kissé nagyobb állcsonti példány (MCDRD 793) labiális felszínén egy jellegzetes sánc húzódik (Martin et al. 2014a), ami bekerült a differenciál diagnózisba. Azonban ez más taxonoknál is jelen van [(pl. *Knoetschesuchus guimarotae* (Schwarz & Salisbury 2005), *Kaprosuchus saharicus*-nál (Serenó & Larson 2009)], így annak nincs diagnosztikai jelentősége.

A *S. sympiestodon* állcsontjában egy méretes agyarszerű fogat találunk, ami Martin et al. (2010, 2014a) szerint a negyedik, Tennant et al. (2016) szerint az ötödik fognak felel meg és amelynek a mérete négyszer nagyobb a környező fogak méretéhez képest. Az *Aprosuchus*-nál az agyarszerű fog, akárcsak a *T. pusillus*-nál csak kissé nagyobb a környező fogaknál. Azonban a fogak morfológiája is különböző: a *Sabresuchus*-nál a mesialis carina enyhén konvex és a disztális carina egyenes lefutású, míg az *Aprosuchus* mesialis carinája egyenes és a disztális carina pedig enyhén konvex. Ezen túlmenően az *Aprosuchus*-nál a következő állcsonti fog (az 5., Martin et al. 2010, 2014a értelmezése szerint) alakja is hasonlít az agyarszerű fogra, míg a *S. sympiestodon*-nál az a fog Martin et al. (2014a) szerint a hátsó állcsonti fogakra hasonlít. Mind a *Sabresuchus*-nál, mind az *Aprosuchus*-nál az 5. és 6. állcsonti fogak közötti fogházban egy bemélyedés alakult ki, amely egy méretes alsó állkapcsi fog beilleszkedésére szolgált, amelyik Martin et al. (2014a) szerint a 9. állkapcsi fog lehetett. A *Sabresuchus*-nál az utolsó állcsonti fogak sűrűn



33. ábra. *Aprosuchus ghirai* Venczel & Codrea, 2019 filogenetikai helyzete az Eusuchia krokodilok között.

Az ágak feletti értékek a Bremer-féle támogatási indexet jelölik.

egymás mellett helyezkednek el (a fogkoronák néha akár fedik egymást), ezzel szemben az *Aprosuchus*-nál ezek a fogak ritkábban sorakoznak egymás után, mivel a foggyökerek jóval szélesebbek a fogkoronáknál. A homlokcsont a *S. sympiestodon*-nál keresztirányban ízesült az orrcsontokkal és a varratvonal mögött, azzal párhuzamosan egy sánc alakult

ki, míg az *Aprosuchus*-nál az ízesülési felszín 'w' alakú és mögötte nem alakult ki keresztirányú sánc. Ugyanakkor a homlokcsonton mind az *A. ghirai*-nál, mind a *S. sympiestodon*-nál egy hosszanti csonttaraj alakult ki, hasonlóan a *Wannchampsus kirpachi*-hoz (Adams 2014), a Paralligatoridae-hez és egyes Notosuchia krokodil-félékhez (Martin et al. 2014a). Az *A. ghirai*

falcsontján kialakuló oldalsó csonttaraj (ami a felső halántéklak mediális oldalán látható) a *W. kirpachi*-val és a *T. pusillus*-val hasonló.

Az antorbitális ablak jelenlétét az *Aprosuchus*-nál a könnycsont elülső-oldalsó részén lévő homorú bevágás mutatja. A *Knoetschkesuchus*-nál az antorbitális ablak kicsi és az előhomlokcsont elülső szélén helyezkedik el és azt előlről az állcsont és a könnycsont zárja le (Schwarz et al. 2017). Az antorbitális ablak hiányzik a *S. sympiestodon*-nál, a *S. ibericus*-nál (Martin et al. 2014a), a *T. pusillus*-nál, a *T. grandinaris*-nál (Schwarz et al. 2017) és a *Wannchampsus*-nál (Adams 2014).

A szemhéjcsont az *Aprosuchus*-nál hozzá-nőtt az orbitális szélhez és jóval nagyobb, mint a *Knoetschkesuchus*-nál (Schwarz et al. 2017) és majdnem kétszer akkora, mint az *Alligatorellus*-nál, de hiányzik az *Atoposaurus*-nál (Schwarz et al. 2017). Érdekes módon a szemhéjcsont jelen volt a 'Glenn Rose' alaknál, de nem maradt fenn a *Wannchampsus*-nál (Adams 2014). A *Goniopholis simus* IPB R359 példányán Salisbury et al. (1999) azonosították a szemhéjcsont prefrontale-t és könnycsontot befedő mintázott elülső részét, de azt később Andrade & Hornung (2011: fig.1) helytelenül oszteodermának gondolta. De a legtöbb esetben a könnycsont csak egy lenyomat vagy mélyedés formájában jelenik meg, mint az *Araripesuchus*-nál (Sereno & Larsson 2009), a *Knoetschkesuchus*-nál (Schwarz et al. 2017) és a *Wannchampsus*-nál (Adams 2014).

A külső hallójárat felső fedőlebenyének helyét egy sánc jelöli ki a pikkelycsont oldalsó alsó peremével párhuzamosan. Ennek az alsó pereme az *Aprosuchus*-nál oldalra csúszott, míg a siphonealis nyílástól anterodorsalisán egy második sekélyebb sánc is kikülönül és párhuzamosan halad a pikkelycsont alsó szegélyével, amint az a *T. pusillus*-nál is megjelenik (Adams 2014).

A négyszögcsont-pikkelycsont közötti varrat a *Sabresuchus*-nál vízszintes helyzetű (Martin et al. 2014a), emiatt a cranio-quadratum járat felül nyitott marad, míg az *Aprosuchus*-nál a négyszögcsont és pikkelycsont ízesülése majdnem függőleges helyzetű és a pikkely-

csont felülről lefedte a cranio-quadratum járatot, hasonlóan a *Wannchampsus*-hoz (Adams 2014) és a *Shamosuchus*-hoz (Pol et al. 2009). A *T. pusillus* cranio-quadratum járata nem dokumentált (Turner 2015), míg a legtöbb Paralligatoridae-nál (Turner 2015) és az *Allodaposuchus*-nál nyitott marad (Delfino et al. 2008). A *K. langenbergensis*-nél a cranio-quadratum járat nyitott volt (Schwarz et al. 2017), míg a *K. guimarotae*-nél valószínűleg zárt lehetett és azt a pikkelycsont felülről fedte (Schwarz & Salisbury 2005).

Az *Aprosuchus* belső orrnyílása kiöblösödő és részleges szeptummal rendelkezett, amely a röpcsontokból fejlődött ki, hasonlóan a *T. pusillus* paratípusához (BMNH 48330) (Schwarz et al. 2017: fig.11), míg a *Wannchampsus*, a 'Glen Rose' alak, a *Shamosuchus djadochtaensis*, a Hylaeochampsidae és a non-alligatorid crocodiliák belső orrnyílása osztatlan (Adams 2014, Turner 2015). Ezekkel szemben, egyes Paralligatoridae taxonok (pl. *Batrachomimus* és *Paralligator*) jóval fejlettebb teljesen osztott belső orrnyílásokkal rendelkeztek (Turner 2015).

Az *Aprosuchus* állkapcsáról hiányzott a külső állkapcsi (mandibuláris) ablak, hasonlóan a *T. pusillus*-hoz (Schwarz et al. 2017), a *Shamosuchus*-hoz (Pol et al. 2009), a *Wannchampsus*-hoz (Adams 2014), a *Goniopholis*-hoz (Salisbury et al. 1999), és a *Bernissartia*-hoz (Tennant et al. 2016), de jelen volt a *Knoetschkesuchus*-on (Schwarz et al. 2017) és az *Alligatorium meyeri*-n (Tennant et al. 2016). Amiatt, hogy a spleniale dorzálisan behajlott az állkapocs szimfízisébe, az Atoposauridae szintjén a *T. pusillus* és a *Atoposaurus oberndorfi* lokális autapomorfijának tekintették (Tennant et al. 2016), de mivel ez jelen van az *Aprosuchus ghirai*-nál (32. ábra: C) és a *K. langenbergensis*-nél is (Schwarz et al. 2017: fig. 6J), ezért ezt a karaktert ezen taxonok szinapomorfijának lehet tekinteni. A dentale elülső része lapított és szélesebb az *A. ghirai*-nál, mint a *S. sympiestodon* esetében (Venczel & Codrea 2018: fig. 5 C, D versus fig. 6 C-E). Látszólag a 4.-9. állkapcsi fogak mérete az *Aprosuchus*-nál nem redukálódott

olyan mértékben, mint az a *S. sympiestodon*-nál megfigyelhető (Venczel & Codrea 2018: fig. 6 F, G), pl. az *Aprosuchus*-nál az 5. fog a baloldalon és a 7. fog a jobboldalon nagyobb, mint a *Sabresuchus* azonos fogai (32. ábra: D, E).

A Hátszegi-medencéből előkerült, az *A. ghirai*-éra hasonlító izolált fogak egy részét *Doratodon*-ként (Grigorescu et al. 1999: fig.3: 28, 29), vagy *S. sympiestodon*-ként (Martin et al. 2014a: fig. 8: 11, 12) írták le. Ugyanakkor az *Aprosuchus* jobboldali alsó állkapcsában a 7. fog megfelel a ziphodontia feltételeinek, mivel a fogcarinák fogazottságát nem a kiszélesedő apicobasalis gerincek hozzák létre (Blanco 2017). A ziphodont fogtípus jelen volt a *S. ibericus*-nál (Martin et al. 2014a) és a saját megfigyeléseink alapján a *S. sympiestodon* MCDRD 793 példányán is (Martin et al. 2014a: fig. 7: 2), amelynél a fogazott rész lekopott és csak egy kis felületen maradt érintetlen, amint az gyakran előfordul a *Doratodon* esetében is (Rabi & Sebők 2015). Teljesen ziphodont fogakat rendszerint *Doratodon*-ként azonosítottak, de néha *Theriosuchus*-ként is (Puértolas-Pascual et al. 2015: fig. 5). Ugyanakkor Blanco (2017) megfigyelte, hogy a *Doratodon ibericus* holotípus alsó állkapcsában a fogakon a fogkorona és a foggyökér között nincs befűződés, ami nem jellemző a *D. carcaridens* fogazatára (Bunzel 1871: Table 1: figs. 31, 32).

Az egyetlen *Aprosuchus ghirai*-nak tulajdonított postcraniális elem egy töredékes procöl nyakcsigolya, amely a holotípus koponyáját kitöltő üledékből került ki. Az *A. ghirai* nyakcsigolya procöl jellege szinapomorfának tekinthető a *Theriosuchus*-al (Clark 1986), a *Brillianceausuchus*-al (Michard et al. 1990) és a *Wannchampsus*-al (Adams 2014).

4.14. Alligatoroid krokodilok

4.14.1. Rendszerező öslénytan

ALLIGATOROIDEA Gray, 1844

DIPLOCYNODONTIDAE Hua, 2004

Genus *Diplocynodon* Pomel, 1847

Martin et al. (2014b) szerint a *Diplocynodon* nem jellemzői: 1) a 4. és 5. állcsonti - és a 3.

és 4. állkapcsi fogaik agyarszerűen megnagyobbodtak és alveolusaik egybe nyílnak; 2) a könnycsont hosszabb az előhomlokcsontnál; 3) az ectopterygoideum a legutolsó állcsonti alveolusokhoz közel fekszik; 4) az alsó halántéklakot a quadratojugale határolja, kizárva a négyszögcsontot a halántéklak szélétől; 5) az állcsontban 16-17 alveolust találunk. A négyszögcsont-röpcsent varratvonal a bazispheenoideum szélétől az ovális ablakig egyenes lefutású (Martin et al. 2014b).

Diplocynodon kochi Venczel & Codrea, 2022 (34. ábra)

Holotípus: PSMUBB V. 1453, egy háromdimenziós koponya, amelyről hiányzik a jobboldali állközticsont elülső része, az állcsont hátsó része, a járomcsont elülső része, a baloldali postorbitale, a pikkelycsont és a quadratojugale.

Típus-lelőhely: Kolozsmonostor egykori mészkőfejtő, késő eocén (priabonai), Kolozsvár.

Diagnózis: Kistermetű alligatoroid krokodil, 1,8 méteres becsült testhosszal. A nem többi tagjától az alábbi jellegek egyedi kombinációjában különbözik (autapomorfia *-al jelölve): 1) az állközti csont a külső orrnyílás kétoldalán bemélyedést visel; 2) a foramen incisivum átmérője meghaladja az állközti csont legnagyobb szélességének a felét; 3) az állközti csont okklúziós üregei az alveolusoktól linguálisan helyezkednek el; 4) a preorbitális csontgerinc kiemelkedő és széles, oldalsó kiszögeléssel; 5) a felső halántéklakot határoló koponyatetői csontok túlnőnek a halántéklak peremén; 6*) a falcsont mediális falán terjedelmes bemélyedés található; 7) a quadratojugale elülső nyúlványa rövid; 8) a fülbemetszés bemélyed a pikkelycsont posterior részén; 9) a kifejlett példányokon az oldalsó fejverőér nyílása a bazispheenoideumhoz képest dorzálisan helyezkedik el; 10) az utolsó állcsonti fogak és alveolusok mediolaterálisan összenyomottak.

Leírás: A háromdimenziós holotípus koponyán megfigyelhető sérülések egy része a fedezés idejére tehető (a példány egy három darabra tört mészkőtömbből származik és egy része már a begyűjtéskor elveszett), a többi

a tafonómiai folyamat során következett be (egy-egy koponyaacsontok a koponya baloldalán, már az üledékbe való beágyazódás előtt leváltak). A koponya felszínét erőteljes csontmin-tázat borítja, amelyet szabálytalan vagy kör alakú bemélyedések és barázdák alkotnak. A szegődrök előtti csontfelszínen és az állcsontok háti oldalán hosszabb vájak alakulnak ki, amelyet szabálytalan csonttarajok határolnak.

Háti nézetben a koponya megnyúlt, keskeny rozstrummal; a preorbitális rész a teljes koponyahossz mintegy 66%-át teszi ki. Az állközti csont teljesen körülveszi a külső osztatlan orrnyílásokat. Az állközti csont - állcsont közötti bemélyedés viszonylag sekély és azt az állközti csont hátsó nyúlványa mentén egy kiemelkedő csontgerinc határolja. A rozstrum háti oldala homorú, míg az interorbitális rész kissé domború. A koponyatető lapos, a homlokcsont-falcson közötti varratvonal megköze-lítőleg egyenes, amely a felső halántéklablak elülső kiemelkedőbb részén húzódik. A szemüregek hosszanti irányban kétszer akkora, mint a felső halántéklablakok. Az alsó halántéklablak háromszög alakú és annak a postero-ventralis szögletét a quadratojugale határolja.

Oldalnézetben a koponya platirosztrális (t.i. hát-hasi irányban lapított), hátoldala enyhén felfele görbült, ugyanakkor a külső orrnyílást határoló állközti csont pereme erőteljesen kitüremkedik (34. ábra). A könnycsont posteromedialis részéről kiemelkedő preorbitális csonttaraj elülső irányban görbületet ír le. A koponyafelszín oldalsó részét a postorbitale és a pikkelycsont alkotja, amelyek varratvonal a felső halántéklablak középtájékán helyezkedik el; a fültájék nyílása bemélyed a paroccipitalis nyúlványba. A szemüreg nagy, mediális széle erőteljesen homorú, amelyet a homlokcsont és az előhomlokcsont határol, míg az oldalsó széle enyhén S-alakú, amelynek anterolaterális részét a könnycsont, míg oldalt a járomcsont határolja; a szemüreg hátsó szélét az alsó halántéklablaktól a postorbitale oszlopszerű nyúlványa választja el, amely lefele nyúlva egybe-forrt a járomcsont felfele hajló nyúlványával.

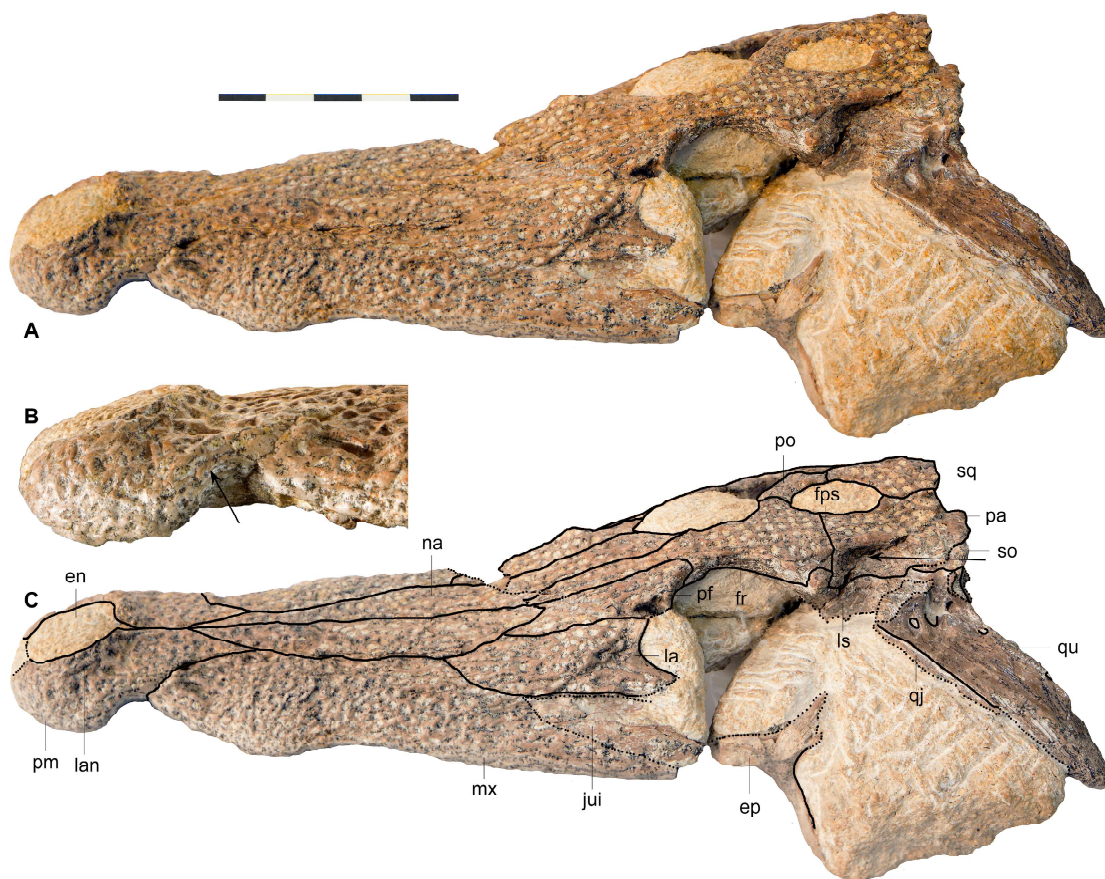
Hasi nézetben a suborbitális nyílások nagy-

méretűek, megnyúltak, homorú mediális szé-lekkel, még az oldalsó széleik többé kevésbé egyenes lefutásúak; elülső végük a 10. állcsonti alveolusig ér. A suborbitális nyílásokat közép-en és elől a szápadcsontok határolják, míg oldalt az állcsontok, posterolaterálisan az ectopterygoideumok elülső nyúlványa, hátul pe-dig a röpcsonatok fogják közre. A holotípuson a szápadcsonti-röpcsonati ízesülés nem maradt meg, így csak feltételezhető, hogy az a szubor-bitális nyílás hátsó széle közelében lehetett, amint az a *Diplocynodon* nem többi tagjára jellemző (Rio et al. 2020: fig. 2C, D).

A belső orrnyílások a röpcsonatok hátsó szé-létől előre nyúlnak, a fennmaradt csontok le-nyomata alapján rekonstruálhatók. Ez alapján a két belső orrnyílás szív alakú, elülső széle egyszintben van a röpcsonatok szélével, míg az oldalsó szélek kissé bemélyednek, míg a szep-tum bemélyed a belső orrnyílásokba.

Az állközti csont külső orrnyílásokat határo-ló hátsó része kitüremkedik, míg az elülső rész egy szintben van a külső orrnyílások szélével. Az állközti csontok hátsó nyúlványai a 3. áll-kapcsi alveolusig érnek hátra, egymással szoro-san összeforrtak és ezáltal szélesen elválasztva az orrcsontokat a külső orrnyílások szélétől. A foramen incisivum viszonylag nagyméretű és ovális, szélesebb, mint az állközti csont legna-gyobb szélességének a fele. Az állközti csont-ban öt alveolust találunk, amelyek közül a harmadik és negyedik a legterjedelmesebb. Az állközti csonton három okklúziós üreg látható, az első nagyobb és az az első és második alveo-lus magasságában helyezkedik el, a második kisebb és a harmadik alveolustól posteromedi-álisan helyezkedik el, míg a harmadik kicsi és az ötödik alveolustól posteromediálisan talál-ható. Az állközti csont - állcsont közötti var-ratvonal előre kissé domború és az a két csont között oldalt húzódó bemetszés hátsó szélének magasságában látható.

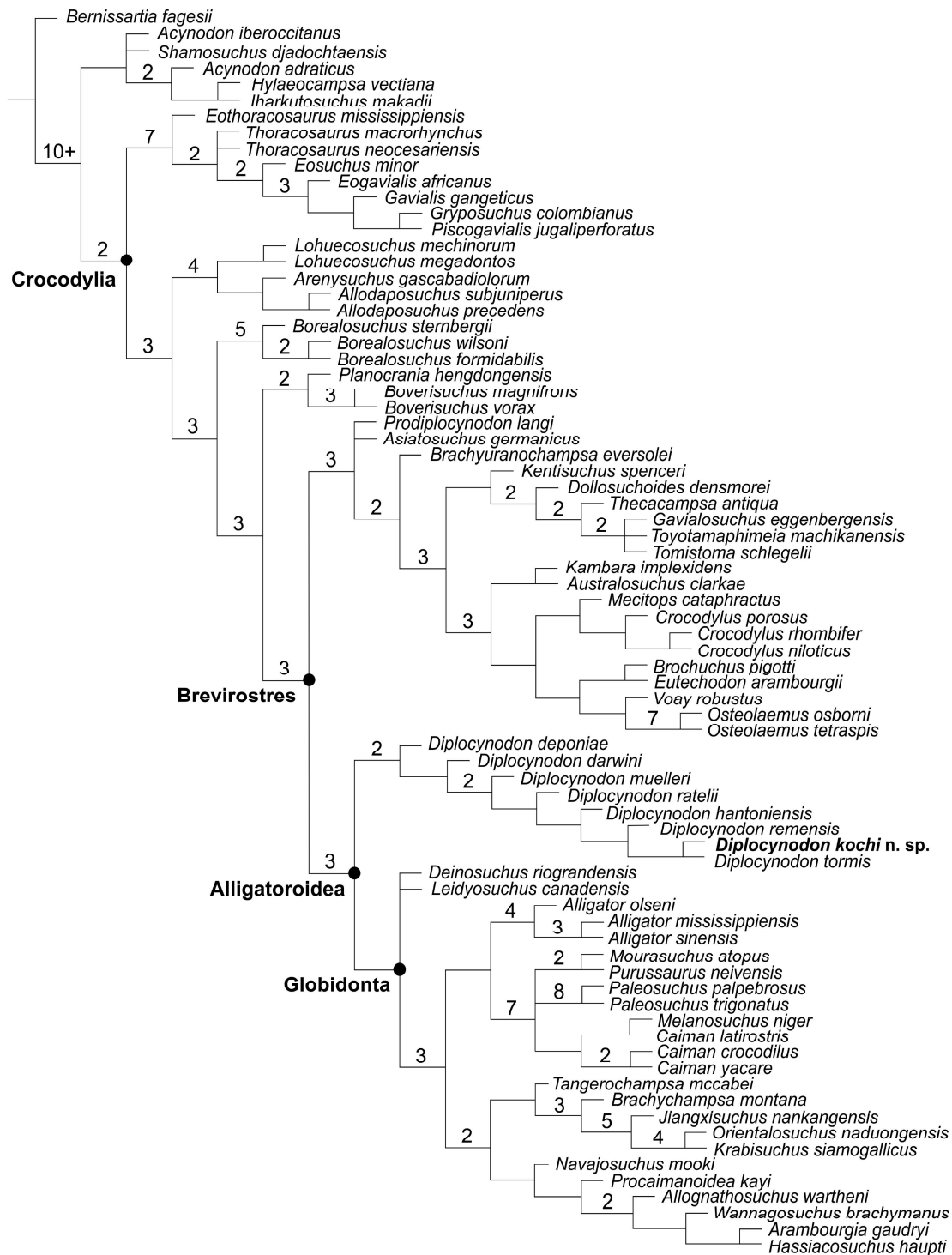
Kladisztikai analízis. A Massone et al. (2019) által összeállított taxon-karakter mátrixhoz (CTM) adtuk hozzá a *Diplocynodon kochi* holotípus koponyán megfigyelt fenotipikus csontmorfológiai karaktereket (106 karak-



34. ábra. *Diplocynodon kochi* Venczel & Codrea, 2022 holotípusa (PSMUBB V. 1453). A - a koponya oldalnézetben. B - az állközti csont kinagyított részlete. A nyíl az állközti csonti - állcsonti befűződést határoló csontgerince mutat. C - a koponya oldalnézetben a csonthatárok feltüntetésével. A nyíl a MAMEP izom eredési helyére mutat. Rövidítések: en, külső orrnyílás; ep, ectopterygoideum; fps, homlokcsonti-falcsoni varratvonal; fr, homlokcsont; jui, járomcsont lenyomata; la, könnycsont; lan, oldalsánc az állközti csonton; ls, laterosfenoideum; mx, állcsont; na, orrcsont; pa, falcson; pf, elő-homlokcsont; pm, állközti csont; po, postorbitále; qj, quadratojugále; qu, négyszögcsont; so, felső nyakszirtscsont; sq, pikkelycsont; mérce = 5 cm.

ter), majd az eredeti operacionális taxonómiai egységek (OTU) számát a könnyebb kezelhetőség érdekében, 115-ről 77-re csökkentettük és az utolsó három karaktert nem vettük figyelembe (mivel nem bizonyultak relevánsnak a vizsgálatban, így a karakterek száma 199-re csökkent). A TNT algoritmus hat egyformán legrövidebb törzsfát talált (hossza 812 evolúciós lépés, konzisztencia index = 0,322, retenciós index = 0,579, homoplázia index = 0,739, rekalkulált konzisztencia index = 0,237). A szigorúan konszenzusos fán a Diplocynodontidae monofiletikus kláduszként jelenik meg, mint az Alligatoroidea legősibb csoportja (35. ábra). A kládusz tövi részén egymást követi a *Diplocynodon deponiae*

és a *D. darwini*, míg a *D. kochi* végtaxonként jelenik meg, mint a *D. tormis* testvértaxonja. A *Leidyosuchus canadensis*, mint a legősibbnek tartott alligatoroid krokodil (Brochu 1999, 2004; Wang et al. 2016; Suess 2019), együtt a *Deinosuchus*-al fennebb került a törzsfán. A törzsfán a *D. kochi*-t két szinapomorfa támogatja a Diplocynodontidae kláduszbán: 131.(1), a homlokcsont széles, komplex varratvonal mentén ízesül az orrcsontokkal és 177.(1), a négyszögcsonton a foramen aëreum dorzálisan helyezkedik el. A (*D. kochi* + *D. tormis*) testvértaxont egyetlen közös szinapomorfa támogatja: 169.(1), a kifejlett példányokon a fejverőér a basisphenoideumtól dorzálisan nyílik. A *D. kochi* néhány fejlett jellege illetve



35. ábra. *Diplocynodon kochi* Venczel & Codrea, 2022 filogenetikai helyzete az Eusuchia krokodilok között.

Az ágak feletti értékek a Bremer-féle támogatási indexet jelölik.

egyedi karaktere (autapomorfia) az állközti csonton [82.(1), az orrcsontok ki vannak zárva a külső orrnyílásból; 88.(1), a foramen incisivum átmérője meghaladja az állközti csont legnagyobb szélességének a felét; 190.(3), a 3.

és 4. alveolusok a legnagyobbak], az állcsonton [79.(1), a legutolsó fogak és alveolusok oldalról összenyomottak] és a falcsonton [152.(1), a felső halántéklablakot határoló koponyacsontok a halántéklablak fölé hajolnak; a falcsont

mediális falán erőteljes bemélyedés van] sajátos életmódjával hozható összefüggésbe.

4.14.2. Diskusszió

A kladisztikai analízis alapján a *D. kochi* és a *D. tormis* testvértaxonok, az utóbbit eredetileg a spanyolországi középső eocén Areniscas de Cabrerizos Formációból írták le. Mindkettő kis vagy közepes testméretű faj lehetett, keskeny, hát hasi irányban lapított (platirosztrális) preorbitális tájékkal és sekély állközti csonti-állcsonti bemetszéssel (196-0). Mindkét fajnál, hasonlóan a *D. hantoniensis*hez és *D. rateli*hez, a külső orrnyílásokat oldalt mély sánc határolja (86-1) (Rio et al. 2020), míg a fejverőér nyílása a basisphenoideumtól dorzálisan helyezkedik el (169-1). Mindezzel szemben a *D. kochi* számos fenotipikus bélyege fejlettebb a nem többi tagjához képest, ami megmagyarázza a törzsfa csúcsán elfoglalt pozícióját (pl. az okklúziós üregek az alveolusoktól mediálisan helyezkednek el, a preorbitális csontgerinc kiemelkedő, a felső halántéklak fölé hajló csontperem nagyméretű, a hátsó fogak és alveolusok oldalról összenyomottak, stb.).

A *D. kochi* az első *diplocynodontid* faj, amelyet tengeri üledékes kőzetben fedeztek fel. A koponyán megfigyelhető törések egy része még a gyűjtéskor keletkezhetett, viszont a csontfelszíneken nem figyelhetők meg kopásnyomok, ami arra utal, hogy az elpusztulási helyszínhez közel került a főleg osztrakodák és puhatestűek vázából álló üledékbe.

Hurlburt et al. (2003) és Godoy et al. (2019) módszertana alapján a *D. kochi* egy kis-közepes testméretű faj lehetett (koponyahossz = 0,23 m, teljes testhossz = 1,76 m), hasonlóan a *D. tormis*hoz és a *D. darwini*hoz (1,4–1,8 m). A nem többi tagja közül a *D. hantoniensis* lehetett a legnagyobb méretű (CAMSM TN 917, koponyahossz = 0,376 m, teljes testhossz = 2,9 m), míg a *D. deponiae* a legkisebb (teljes testhossz = 0,73–0,83 m) (Delfino & Smith 2012).

A *D. kochi* osmoregulációja, a tengeri üledékes kőzetből történt kimutatása ellenére, hasonló lehetett a mai alligátor-félékhez, ami

sósvízi környezetben viszonylag korlátozott, tekintettel arra, hogy ennél a csoportnál hiányoznak a sómirigyek (Grigg & Kirschner 2015: 416). Ezzel szemben a valódi krokodilok (pl. *Crocodylus porosus*) a nyelv hátsó részén fejlett sómirigyekkel rendelkeznek (Taplin 1988), így akár túsósvízi környezetben is képesek hosszabb ideig tartózkodni (Taplin 1984). Feltételezik, hogy az eusuchiák sósvízi toleranciája pleziomorf bélyeg és az alligátor-félék ősei is rendelkeztek ezzel a képességgel, ami a mezozoikum során veszített el (Wheatley 2010, Wheatley et al. 2012). Viszont Brochu (2001) szerint nem lehet tudni, hogy a *Diplocynodon* rendelkezett-e sósvízi tűrőképességgel vagy sem, hisz nem az Alligatoridae tagja. Ugyanakkor közvetett módon mégis feltételezhető a csoportról, hogy csak korlátozott sótoleranciával rendelkezett, mivel esetükben nincs példa transzocéáni kolonizációra (Delfino et al. 2007). Ugyanakkor megfigyeltek nagyméretű *Alligator mississippiensis* példányokat a partvonalától akár 60 km távolságra is (Grigg & Kirschner 2015). Hasonló magatartás a *D. kochi* esetében is előfordulhatott, amint táplálékszerzés céljából időnként végig látogatta a zsákmányszerzésre alkalmas helyeket. A keskeny, platirosztrális rozstrum és az állkapcsok gyors záródásáért felelős egyes állkapcsi záróizmok (pl. *musculus adductor mandibulae externus profundus* = MAMEP) megnövekedett tapadási felülete a felső halántéklak falcsonti-pikkelycsonti részén (Ösi 2014), valamint az oldalról lapított utolsó állcsonti fogak egyaránt aktív táplálékszerzésről tanúskodnak. A potenciális zsákmányállatok közé gerinctelenek és apró tengeri gerincesek egyaránt kerülhettek.

A *Diplocynodon kochi* az első fajsztintén azonosított késő eocén krokodil, ami a Kolozsvár környéki paleogénből előkerült. Úgyszintén ez az első *diplocynodontid* krokodil, amely tengeri üledékes kőzetből került elő. Megjegyzendő, hogy a Jegenyé közelében található késő eocén (priabonai) külszíni kőfejtőből további, *D. kochi*-hoz köthető leletanyagot sikerült kimutatni (Sabău et al. 2021).

5. KÉTÉLTŰ- ÉS HÜLLŐ FAUNÁKVÁLTOZÁSAI A KÁRPÁT-MEDENCÉBEN. ÁLLATFÖLDRAJZI KAPCSOLATOK - ŐSKÖRNYEZETI ÉRTÉKELÉS

A Kárpát-medence tektonikai fejlődésével összhangban a vizsgált terület nagyrészt a késő krétától a késő miocénig tengervíz borította (a Tethys, majd később a Középső Paratethys). Ennek következtében az innen feltárt faunák (esetenként szórványleletek) is ezt az ősföldrajzi és őskörnyezeti helyzetet tükrözik. A fentiekből adódóan jóval kevesebb adat állt rendelkezésre a késő krétától - a középső miocénig, mint az azt követő időszakban a negyedkorig. Az általam felvázolt idő-törzsfá ábrázolások (36. és 37. ábra) ugyanezt a helyzetet tükrözik, de ugyanakkor rámutatnak az egyes csoportok filogenetikai viszonyaira is.

5.1. Késő kréta „Szigetfaunák”

A geológiai időskálán viszonylag rövid életű szigetfaunák csak részben tükrözik a közeli kontinensek faji összetételét, ugyanakkor a kialakult életközösségekben a specializálódás révén számos bennszülött faj alakulhat ki (Measey et al. 2007). A szigetfaunák faji összetétele nagyban függhet az adott sziget kontinensekhez viszonyított helyzetétől, a tengeráramlatok irányától, az időleges szárazföldi kapcsolatoktól és az állatcsoportok túlélési (pl. mozgási, szaporodási) képességétől (Heinicke et al. 2007). A szigeteket „meghódító” csoportok aktívan vagy passzívan (pl. sodródó fákön vagy azok belsejében, a kontinensről leszakadó „úszó” szigeteken) kerülhetnek az adott területre (Evans et al. 2003, Renner 2004), a sósvízre érzékeny kétéltűek akár az óceán felszínén időlegesen kialakuló édesvízi rétegben is sodródhatnak (Measey et al. 2007).

A késő-kréta 'szigetfaunák' esetében azt is figyelembe kell venni, hogy a késő-krétát végig magas tengervízszint jellemezte (Golonka & Kiessling 2002), a turoniban egy kiugró csúccsal (kb. 250 m-el magasabban a mai átlagos

tengerszínhez képest), majd stabilan magas átlagos tengervízszinttel a coniaci-campani között és végül fokozatosan csökkenő tendenciával (kb. 200 m-el magasabbra a mai átlagos tengervízszínhez képest) a maastrichtiban (Haq 2014), ami a kréta vége felé a szárazulatok terjeszkedését eredményezte és ezzel a szigetek potenciális elérhetősége is növekedhetett.

Az általunk vizsgált szigetfaunákban (Iharkút, „Hátszeg-sziget”) a kétéltűek és hüllők fontos szerepet játszhattak az ott kialakult életközösségek élelmi hálózatában, akár ragadozóként, akár zsákmányállatként (Cortéz-Gómez et al. 2015), de egyes pikkelyes hüllő fajoknak akár szerepe lehetett a zárwatermő növények megporzásában és a magvak terjesztésében is. A kialakult élelmi láncok pedig sokban különbözhetnek a kontinensek élelmi láncaitól és a táplálék elérhetőségének függvényében az egyes fajok akár méretnövekedéssel vagy méretcsökkenéssel is reagálhattak (lásd lennebb).

5.1.1. Iharkút

Az iharkúti gerinces fauna felfedezése és feltárása a kétezres évek elején kezdődött (Ősi et al. 2012). Az üledéksorban felhalmozódó nagyméretű gerincesek (dinoszauruszok, pteroszauruszok, vízi varánuszok, krokodil-félék) részleges csontvázai és izolált csontjai mellett, kisebb gerincesek (madarak, teknősök, atoposaurid krokodil-félék, gyíkok, békák, albanerpetontidék, halak) csontvázelemeit is sikerült azonosítani. Az albanerpetontidék eddig előkerült leletanyagát (állközti csont, felső- és alsó állkapocs töredékek) még nem sikerült család szint alatt azonosítani (Szentesi et al. 2013). A dajkabéka-féléket (Alytidae: *Bakonybatrachus fedori* Szentesi & Venczel, 2012) csak néhány csontmaradvány (csípőcsont, állcsont, angulospleniale, lapockacsont) képviseli, viszont a Neobatrachia alakkörébe tartozó *Hungarobatrachus szukacsi* Szentesi & Venczel, 2010 jóval gyakoribbnak számít (Venczel et al. 2021). További innen jelzett farkatlan kétéltű csoportok jelenléte (Pelobatidae, Palaeobatrachidae) az eddig előkerült leletek alapján (Szentesi 2010) nem

látszik bizonyítottnak. A pikkelyes hüllőket borioteioid gyíkok (*Bicuspidon* aff. *hatzegiensis*, *Distortodon rhomboideus* és *Pelsochamops infrequens*) és a bizonytalan rendszertani helyzetű, scincomorpha alakkörbe tartozó *Chromatogenys tiliquoides* képviselték (Makádi & Nydam 2015). Egy különleges pikkelyes hüllőt *Pannoniasaurus inexpectatus* Makádi, Caldwell & Ősi, 2012 néven írtak le, amely az édesvízi varánuszok (moszaszauruszok) bennszülött képviselője, amely egyedülálló módon az iharkúti édesvízi eredetű üledéksorokból került elő. Az egyébként kozmopolita elterjedésű vízi varánuszokat képviselő *Pannoniasaurus inexpectatus*, Makádi et al. (2012) szerint az iharkúti faunában minden bizonnyal a vízi élőhelyek csúcsragadozója lehetett.

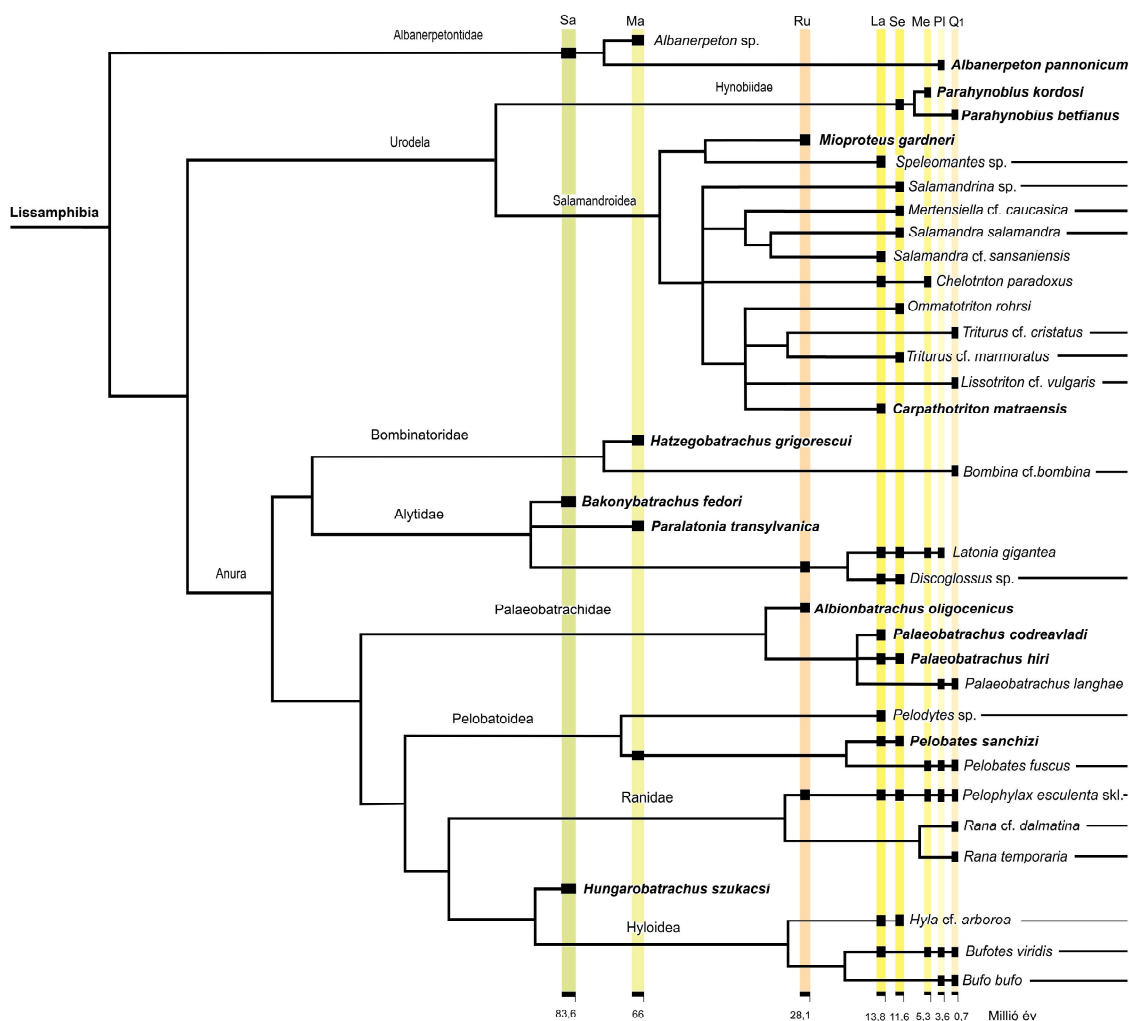
Az iharkúti faunában több faunaprovincia irányából érkező faunaelemeket találunk, amelyek többféle módon (repülve, úszva, sodródva) kerülhettek a szigetre. Az Iharkúti sziget stabil szárazföldről való távolsága jelentős lehetett (pl. a mai Spanyolország és Dél-Franciaország szárazulatai) és a lelőhelyek mai helyzetéhez képest többszáz kilométerrel délnyugatra helyezkedhetett el (Csontos & Vörös 2004), de erre vonatkozó pontos adatok nem állnak rendelkezésre (Ősi 2012).

Az albanerpetontidék elterjedési területe Paleolaurázsia (Gardner & Böhme 2008), amelyhez hozzáadódik az egyetlen gondwanai eredetű leletanyag a marokkói korai krétából (Gardner et al. 2003). Az albanerpetontidék táplálkozási szokásairól és szaporodási módjáról nincsenek adatok. Viszont fogazatuk erőteljes, nagyban különbözik a többi Lissamphibia fogazatától, amelyeknél mindig találunk egy kocsányszerű alapi részt és egy kéthegyű, mozgatható csúcsi részt. Az albanerpetontidéknél a fogak az állkapcsokban sűrűn helyezkedtek el, pleurodont módon rögzültek, meziodistálisan lapítottak, de labiolinguálisan hordószerűen kiszélesedtek és enyhén tricuspíd koronában végződtek. Ez a fogmorfológia alkalmas lehetett földalatti vagy felszíni gerinctelenek, vagy akár apró gerincesek fogyasztására. Egy közepső-kréta

borostyánkőben felfedezett albanerpetontid (*Yakhsa peretti*) fejlett nyelvcsonti nyúlványa arra utal, hogy a kaméleonokhoz hasonló (fán lakó, rejtőzködő) élelemszerzési stratégiájuk lehetett (Daza et al. 2020, Wake 2020).

A dajkabéka-félék elterjedési területe szintén Paleolaurázsia, így a legvalószínűbb, hogy a *Bakonybatrachus* európai területről kerülhetett az Iharkúti szigetre és ott fejlődhetett tovább. A mai dajkabékák életmódjából kiindulva a *Bakonybatrachus* legvalószínűbb élőhelye a nagyobb folyók mentén a vízben vagy a víz közelében lehetett, ahol többek között rovarokkal, lárvákkal táplálkozhatott. Ezzel szemben a *Hungarobatrachus* minden bizonnyal gondwanai területről kerülhetett Iharkútra (Szentesi & Venczel 2010, Venczel et al. 2021), ugyanis a Neobatrachia farkatlan kétélűek feltételezhetően ott alakultak ki és az összes tőlük származó mezozoós lelet is az egykori gondwanai kontinensről ismeretes (Venczel et al. 2021). Testfelépítése alapján a *Hungarobatrachus* vízi vagy vízközeli életmódot folytathatott, amelyre a nagyon magas és erőteljesen mintázott csípőcsonti taraja és a terjedelmes csípőcsontközi bütyök is utal, hasonlóan az állandóan vízi életmódot folytató palaeobatrachidákra, pipabékákra (Pipidae), és az ugyancsak vízi életmódot folytató egyes levelibéka-félékre (pl. *Pseudis*) (Gómez & Turazzini 2016: fig. 5B). Az eddig megtalált csontelemek (frontoparietale, pikkelycsont, állcsont, angulospiniale, csípőcsont, tibiofibula) kladisztikai vizsgálatából az derült ki, hogy a Hyloidea (Neobatrachia) fejlődési vonalába illeszthető be (Venczel et al. 2021).

A borioteioid gyíkok iharkúti jelenléte közvetlen európai-észak-amerikai, a santonit megelőző biogeográfiai kapcsolatra utal, ugyanis számos - az iharkúti *Bicuspidon*-hoz (Polyglyphanodontinae) és *Pelsochamops*-hoz (Chamopsiidae) hasonló - taxon ismeretes az észak-amerikai késő krétából (Makádi 2013). A marokkói késő krétából (cenomani) leírt *Bicuspidon* leletek azonban sokkal komplexebb biogeográfiai kapcsolatrendszerre utalnak (Vullo & Rage 2018). Ugyanakkor fontos



36. ábra. Lissamphibia kételtűek vázlatos idő-törzsfája a Kárpát-medencéből. Rövidítések: Sa, santoni; Ma, maastrichti; Ru, rupeli; La, langhei; Se, serravallei; Me, messinai; Pl, pliocén; Q1, alsó pleisztocén.

megjegyezni, hogy az iharkúti lelőhelyekről eddig még nem került elő egyetlen farkos-kétlábú, kígyó és emlős sem, annak ellenére, hogy mindhárom csoport már a jurától kezdve jelen volt Európában (Butler & Clemens 2001, Caldwell et al. 2015). Ez utóbbiak feltehetően alacsonyabb megtelepedési képességgel rendelkeztek, de az sem zárható ki, hogy a kutatások során később majd előkerülnek.

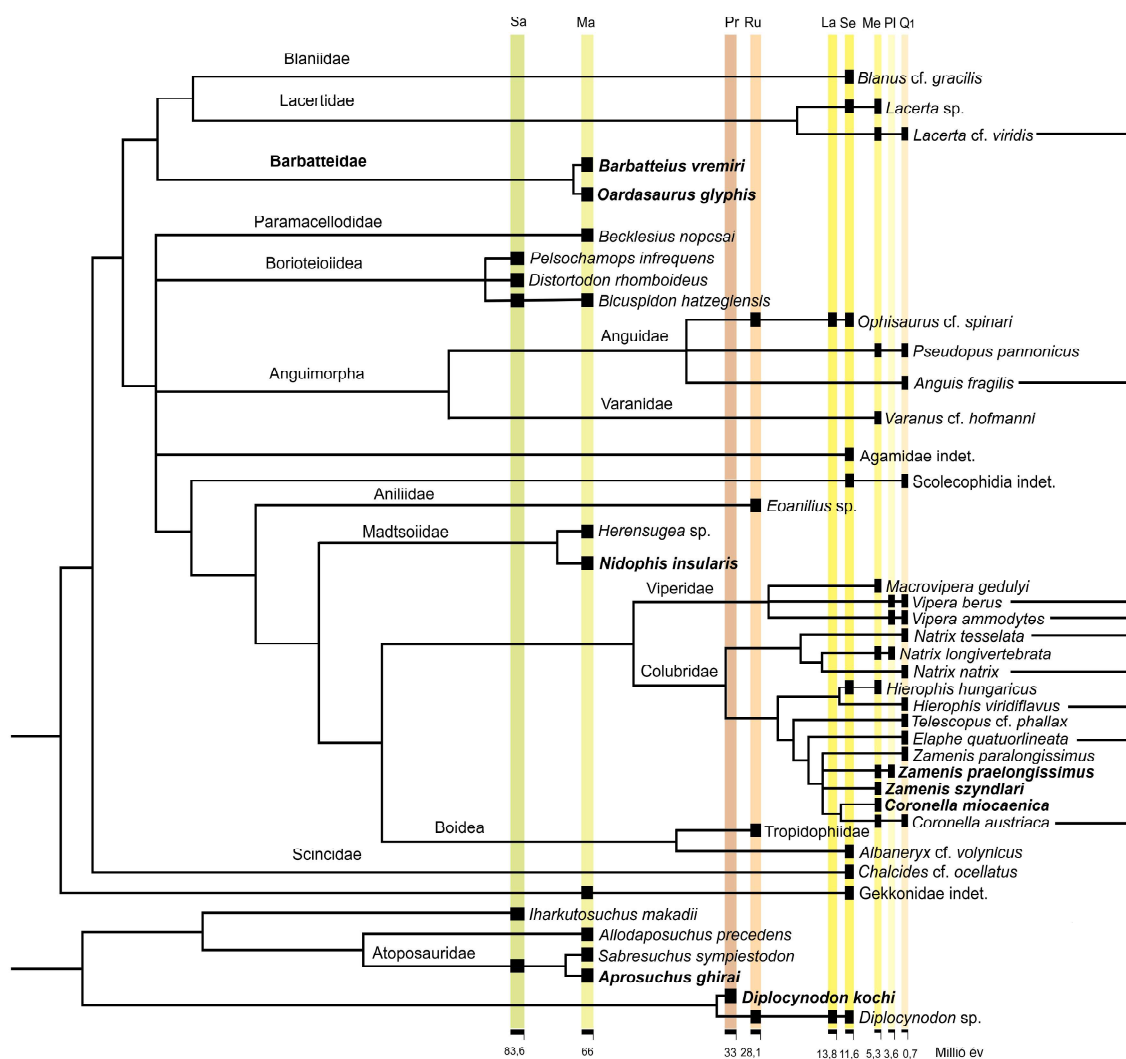
5.1.2. „Hátszeg-sziget”

A késő-krétában „Hátszeg-sziget” a Tisza-Dacia blokk kiemelkedő területeit ölelte fel, amelynek a szárazulati felszíne egyes becslések szerint legalább 7500 km² lehetett (Weishampel et al. 1991), más szerzők szerint

viszont elérhette akár a 80.000 km²-t is (Csiki 2005, Benton et al. 2010).

Az albanerpetontidákat az *Albanerpeton* sp. képviselte, amelynek számos izolált csonteleme került elő (homlokcsont, állközticsont, felső- és alsó állkapocs, csigolyák, felkarcsont, csípőcsont) (Grigorescu et al. 1999).

A békák közül a *Paralatonia transylvanica* Venczel & Csiki, 2003, számít a leggyakoribbnak, amelyet a holotípus lelőhelyén kívül (Valiora-Budurone) több késő-kréta (maastrichti) lelőhelyről is kimutattunk (pl. Valiora-Fántânele, Puj, Alsó Váradja (Venczel et al. 2016). A típuslelőhelyről Venczel & Csiki (2003) egy jobboldali töredékes csípőcsontot is *Paralatonia*-ként azonosított, de azt ké-



37. ábra. Squamata és Archosauria hüllők vázlatos idő-törzsfája a Kárpát-medencéből. Rövidítések: Sa, san-toni; Ma, maastrichti; Pr, priabonai; Ru, rupeli; La, langhei; Se, serravallei; Me, messinai; Pl, pliocén; Q1, korai pleisztocén.

sőbb Venczel et al. (2016) más diagnosztikus bélyegek alapján (alacsony tuber superius, magas csípőcsonti taraj) cf. *Bakonybatrachus*-ként határoztak meg, amely az egyedüli kapcsolat az iharkúti Alytidae faunával (ennek alaposabb bizonyítására további leletek szükségesek). Ugyanakkor a Pujról korábban cf. *Paradiscoglossus* sp.-ként azonosított csípőcsonti maradványok (Folie & Codrea 2005) is a *Paralatonia* nembe sorolhatók (Venczel et al. 2016). Az egyetlen cf. *Eodiscoglossus*-ként azonosított lelet (PSMUBB V. 356, baloldali töredékes csípőcsont) Puj-ról ismeretes (Folie & Codrea 2005), amely legalább három morfológiai jellegben különbözik a többi

erdélyi késő-kréta leletanyagától: (1) alacsony a csípőcsonti taraj, (2) kerekded, oldalra irányuló a csípőcsonti tuber superius, amelyet egy sekély sánc választ el a csípőcsonti tarajtól és (3) az acetabulum felett a fossa supraacetabularis jelen van (Folie & Codrea 2005). A *Paralatonia* legvalószínűbb élőhelye a folyók, csatornák mentén és azok környékén lehetett (ami a *Bakonybatrachus*-hoz hasonlóan, a magas csípőcsonti tarajból következtethető), ahol különböző ízeltlábúakkal, férgekkel, puhatestűekkel táplálkozhatott.

A *Hatzegobatrachus grigorescui* Venczel & Csiki, 2003, leletanyaga jóval szegényesebb. A típuslelőhelyről (Valiora-Fântânele) eredetileg

három töredékes csontlelet alapján, mint azonosítatlan családba tartozó békafélének írtuk le (Venczel & Csiki 2003). Az újabb gyűjtések során további fontos csontletek kerültek elő, amelyek csontmorfológiai sajátosságai alapján a *Hatzegobatrachus*-t a geológiailag legidősebb unkabéka-féléként azonosítottuk (Venczel et al. 2016). Feltételezhető, hogy a *Hatzegobatrachus* a mai unkabékákhoz hasonlóan kisebb vízfolyások mentén, mocsaras területeken, időszakos tócsákban élhetett és már rendelkezhetett az unkákra jellemző védekező magatartással ("unka-reflex"). Ilyenkor az állat a feltűnő színű hasoldalát mutatja (ezt a homorító mozgásban szerepet játszó zygosphen-zygantrum csigolyaközi ízesülés megléte igazolja), figyelmeztetve a potenciális támadóit a bőr méregtartalmára (Venczel et al. 2016).

További béka-leletek (töredékes állcsontok elsődleges labiális csontmintázattal) az ásóbékák (Pelobatidae) alakkörébe sorolhatók, míg mások Anura indet.-ként kerültek azonosításra (Venczel et al. 2016).

A Barbatteidae gyíkok mai ismereteink szerint kizárólag a Hátszegi- és az Erdélyi medence késő krétájában (maastrichti) fordultak elő és nem éltek túl a kréta/paleocén határt. Az *Oardasaurus glyphis* Codrea, Venczel & Solomon, 2017 szinapomorfiái révén a *Barbatteius vremiri* testvértaxonja és a második tejuszerű gyík, amely Laurázsia késő krétájából ismeretes. A Barbatteidae gyíkok morfológiailag közel állhattak a korai krétából ismeretes tejuszerű *Meyasaurus*-hoz, ami az eredetüket a nyugat-európai krátonhoz kötné. Származási helyük azonban valószínűleg az egykori Gondwana valamelyik utódkontinensre lehetett (pl. Afrika) és Ny-Európán át kerülhettek "Hátszeg-szigetre". Megtelepedésük után a csoport adaptív radiáción esett át és sajátos ökológiai fülkéket foglalt el a változatos élővilágú késő kréta ökoszisztémákban. Heterodont fogazatuk változatos táplálékra utal, ami főleg ízeltlábúakból tevődhetett össze, de a nagytermetű *Barbatteius* apró gerinceseket, de akár növényi részeket is fogyasztott (Venczel & Codrea 2016).

A paramacelloid gyíkok hátszegi jelenléte (Folie & Codrea 2005) nyugat-európai állatföldrajzi kapcsolatot feltételez, míg a *Bicuspidon hatzegiensis* az iharkúti *B. aff. hatzegiensis*-el együtt észak-amerikai származásra (Makádi 2013), esetleg gondwanai eredetre utal (Vullo & Rage 2018).

A fentiekkel ellentétben a hátszegi madtsoiid kígyó, a *Nidophis insularis* Vasile, Csiki-Sava & Venczel, 2013, minden kétséget kizáróan gondwanai eredetű lehetett, mivel a legtöbb fosszilis lelet onnan ismeretes (LaDuke et al. 2010). A "Hátszeg-sziget" meghódítása a nyugat-európai krátonról indulhatott, ugyanis a spanyolországi Laño lelőhelyről (késő campani - korai maastrichti) ismeretes *Herensugea caristorum* (Rage 1996) az egyetlen olyan európai madtsoiid kígyó, amely mind méretben mind morfológiailag közel áll a hátszegi *Nidophis insularis*-hoz (Vasile et al. 2013). Ugyanakkor, mindkettő mérete jóval elmaradt a nagytermetű dinoszaurusz fészekrabló madtsoiid-félékétől, mint amilyen a 3,5 m hosszú *Sanajeh indicus* (Wilson et al. 2010) vagy a 8 méteres *Madtsoia madagascariensis* (LaDuke et al. 2010). A *Nidophis*-nél a szigeti életmód következtében jelentős méretcsökkenés következett be (kb. 1 méteres testhossz) és feltételezhető tápláléka kisméretű hüllők tojásaitól apró gerinces állatokig terjedhetett (Venczel et al. 2015). A vaskos, kevésbé megnyúlt csigolyák (38. ábra) és a viszonylag alacsony és megnyúlt tövisnyúlványok alapján a *Nidophis insularis* egy lassan mozgó faj lehetett, szemifosszoriális életmóddal (Venczel et al. 2015). Méreténél fogva könnyen áldozatul eshetett nagyobb méretű ragadozóknak, mint amiről az egyik törzscsigolyán megfigyelt sérülés is árulkodott (38. ábra: F-H).

A "Hátszeg-szigeten" létrejött komplex ökológiai viszonyok egyik fontos ismérve a krokodil-félék sokfélesége, mivel a két leírt atoposaurid faj (*Sabresuchus*, *Aprosuchus*) mellett előfordult még a *Doratodon* (Csiki-Sava et al. 2015, 2016; Rabi & Sebők 2015), az *Acynodon* (Solomon & Codrea 2015), és a jóval nagyobb

termetű *Allodaposuchus precedens* (Delfino et al. 2008, Solomon & Codrea 2015), amely a táplálékhálózatban a csúcsragadozó szerepét tölthette be. A legkisebb termetű *Aprosuchus* (60 cm testhossz) a *Barbatteius* gyík méreténél (80 cm testhossz) is kisebb volt (Venczel & Codrea 2016, Codrea et al. 2017), ami arra utal, hogy az adott életközösségekben egy sajátos ökológiai fülkét foglalt el, kívül maradván a nagyméretű krokodil-félék hatótávolságán. Fogazata alapján az *Aprosuchus* táplálékának nagyobb részét különféle gerinctelenek és apró gerincesek teheték ki (Schwarz & Salisbury 2005).

A "Hátszeg-sziget" atoposaurid eusuchiák általi 'meghódítása' Ny-Európa krátoni részéről indulhatott, ahol a Tethys-i szigetvilág Hátszeginél idősebb egyes szigetei, mint közbeékelődő "ugrókövek" is szerepet játszhattak. Erre utalnak a Gamsból (turoni, Ausztria) és Iharkútról (santoni) előkerült atoposaurid leletanyagok is (Ósi et al. 2012, 2018, 2019).

A "Hátszeg-szigeten" meleg, szubtrópusi-trópusi éghajlat lehetett, ahol száraz és csapadékos évszakok válhattak egymást, amelyre többek között a vöröses színű őstalajok jellegzetes szerkezete (Van Itterbeeck et al. 2004; Csiki et al. 2005; Therrien 2005) és a *Nidophis insularis* madtsoiid kígyócsigolyák prezigapofízisein található növekedési gyűrűk is utalnak (Venczel et al. 2015). A csigolyákon megfigyelt növekedési gyűrűk jellege ugyanis arról árulkodik, hogy a kígyók növekedése nem volt folyamatos, a fejlődésükben leállt növekedési gyűrűket kívülről sötétebb vonalak (LAG-ok = „lines of arrested growth”) határolták, amelyek szezonálisan változó, szárazabb és nedvesebb időszakból álló időjárásra utalnak (38.ábra: A-C). Így a táplálékban szegényebb időszakokat az állatok nyugalmi állapotba kerülve (esztivációval) vészelhették át. A paleomágneses adatok alapján a fosszilis lelőhely a maastrichti idején a 23-28° északi szélességen helyezkedhetett el és a szedimentológiai, az őstalaj, a palinológiai adatok és a csigolyák növekedési gyűrűi mindmind igazolták az ottani időjárás szemiárid és szezonálisan változó jellegét.

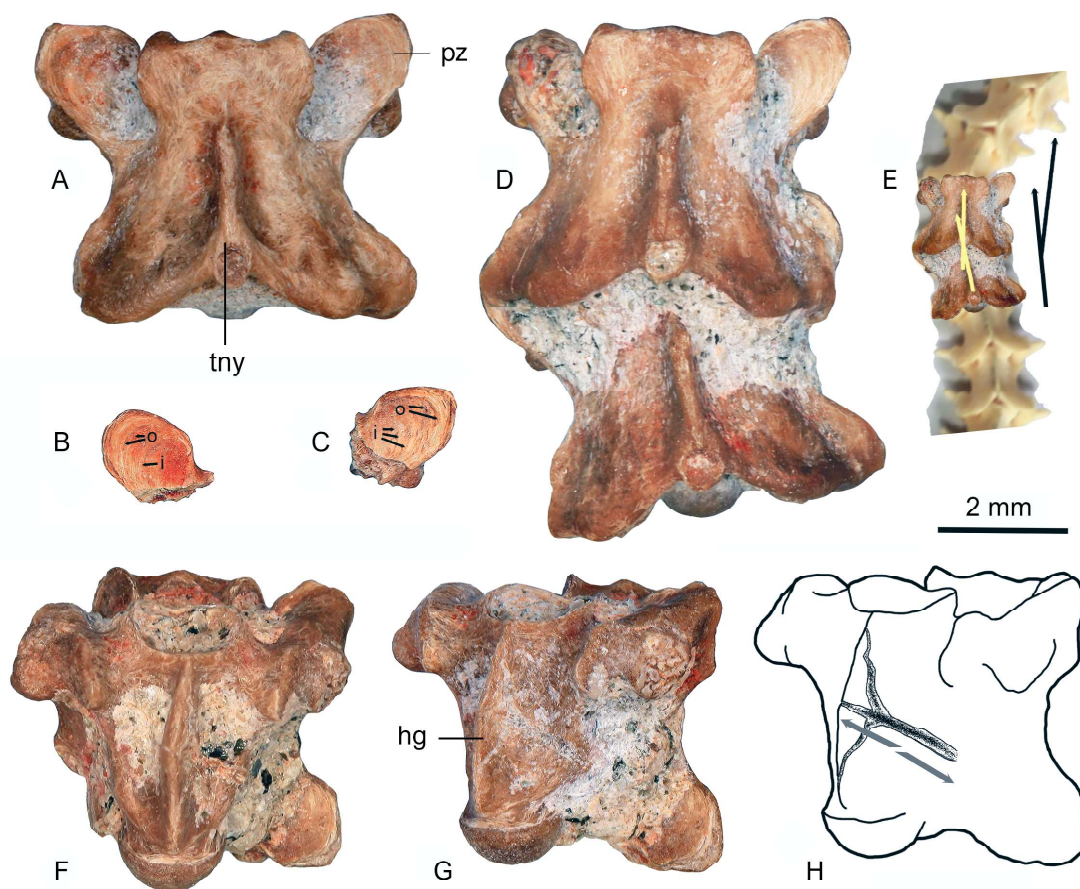
5.2. Paleogén időszak

A paleogén időszak (65,5 - 23,03 millió év) faunáiról kevés adat áll rendelkezésre, ami a produktív szárazulati lelőhelyek hiánya miatt van. Ugyanakkor az utóbbi időben előkerült leletek (pl. Zsibó, Ördögkút, Szilágy megye, Románia) feldolgozása még folyamatban van.

A késő eocén (priabonai emelet) egyik érdekes Eusuchia leletanyagát a kolozsmonostori mészkőfejtőben 1890-ben gyűjtötték és amelyet Koch Antal egy kisméretű „*Crocodilus* sp.” néven listázott, amelynek a „felső állkapcsa a koponya némely belső csontjaival” került a gyűjteménybe (Koch 1894: 247). Koch további megállapítása, hogy a felső állkapocs egyik vége letört és az azokon talált fogak száma 21-22 lehetett (Koch 1894: 247). A fenti információk alapján a leletanyagot sikerült beazonosítani, majd sajátkezűleg kipreparálni és amelyet új fajként (*Diplocynodon kochi* Venczel & Codrea, 2022) írtunk le.

A legtöbb eddig előkerült európai bennszülfött *Diplocynodon* leletanyag a kontinens nyugati részéből ismeretes és feltételezhető, hogy a keleti rész kolonizációja is nyugatról indult (eddig nem került elő egyetlen ázsiai képviselő sem). A *Diplocynodon* az egyetlen európai krokodil, amely az eocén-oligocén határt túlélte, viszont ez az első Kárpát-medencei lelet a késő eocénból. Így a *D. kochi* bizonyíthatóan összekötő kapocs lehetett az európai késő eocén és a korai oligocén alligatoroid populációk között.

A korai oligocén (rupeli emelet) kételtű és hüllő faunái a Danki Formáció kolozsvári (Fellegvár) és szucsági fosszilis lelőhelyek alapján ismertek (Venczel et al. 2013, Codrea & Venczel 2018, Venczel & Codrea 2018). A farkos kételtűek geológiailag legidősebb képviselője a Kárpát-medencéből a fenti lelőhelyekről leírt *Mioproteus oligocenicus* Venczel & Codrea, 2018, amely a Proteidae család (Vakgőtefélék) egyetlen ma élő európai fajához, a barlangi vakgőtehez (*Proteus anguinus*) hasonlóan szorosan kötődhetett a vízi élőhelyekhez, bár azzal ellentétben felszíni vizekben élhetett (Venczel & Codrea 2018). A farkat-



38. ábra. *Nidophis insularis* Vasile, Csiki-Sava & Venczel, 2013 madtsoiid kígyó izolált törzscsigolyái a Tustya késő kréta lelőhelyről. A - törzscsigolya a prezigapofíziseken megfigyelhető növekedési vonalakkal. B, C - izolált prezigapofízisek növekedési vonalakkal. D, E - két ízesült csigolya és a gerincoszlop potenciális rekonstrukciója. F-H - törzscsigolyát ért harapásnyom és annak vázlatos rajza. Rövidítések: hg, hemális gerinc; i, belső növekedési vonalak határa; o, külső növekedési vonalak határa; pz, prezigapofízis; tny, tövisnyúlvány. A-E - háti nézet, F - hasi nézet, G, H - oldal nézet. (Venczel et al. 2015 nyomán, módosítva).

lan kétéltűek közül szintén vízi élőhelyekhez köthető az *Albionbatrachus oligocenicus* paleobatrachida (Venczel et al. 2013), a dajkabékákhoz sorolt *Latonia* sp. (Alytidae) és a valódi békákhoz tartozó *Pelophylax* sp. (Ranidae). A gyíkok közül a lábatlan gyíkokhoz tartozó *Ophisaurus* sp. állkapocs maradványait és csontpikkelyeit, míg a kígyók közül a csavarodósikló-félékhez (Aniliidae) tartozó *Eoanilius* sp. és a Boiidea öregcsaládba sorolt kisméretű "Tropidophiidae" indet. kígyók csigolyáit sikerült azonosítani (Codrea & Venczel 2018). A fentiek mellett előkerültek még *Diplocynodon* sp. alsó állkapocs, járomcsont, csigolya, végtag, fog és csontpikkely maradványok is (pers. obs.), amelyek jelzik a fenti lelőhelyek paleoökológiai viszonyait.

Az eocénban az európai kontinens élővilága nagyrészt elszigetelt állapotban fejlődött, mivel csak az eocén végén alakult ki szárazulati kapcsolat Ázsiával az Urali-tenger bezárulásával kb. 34 millió éve (Rage & Roček 2003). Az eocén meleg, nedves éghajlata az oligocénban fokozatosan lehűlt és szárazabbá vált, amely jelentős kihalási eseménnyel kezdődött az eocén/oligocén határon. Ennek ellenére az évi átlaghőmérséklet nem csökkent 14,5° C alá, amint arra a *Diplocynodon* jelenléte is utal. Egyes csoportok elterjedésének (pl. farkos kétéltűek) viszont kedvezett az alacsonyabb átlaghőmérséklet. Fontos momentum a farkatlan kétéltű faunában a vízhez kötött életmódot folytató zöld békák (Ranidae) megjelenése (Rage & Roček 2003). Ugyanakkor a kígyók

között archaikus alakokat találunk (Aniliidae, Tropidophiidae), hasonlóan a nyugat-európai kígyó faunákhoz (Rage & Szyndlar 2005).

5.3. Neogén időszak

A neogén időszak (23,03–2,588 millió év) herpetofaunáiról az idősebb lelőhelyek hiánya miatt csak a középső miocéntől (badeni) kezdődően állnak rendelkezésre adatok.

5.3.1. Badeni korszak

A leggazdagabb, kizárólag izolált csontokból álló leletanyagok Litkéről (Venczel & Hír 2015), Sámsonházáról (Hír et al. 1998), Hasznosról (Venczel 2004), Szentendréről (Venczel 2004, Hír & Venczel 2018), és Kőaljáról (Hír & Venczel 2005, Venczel et al. 2005, Venczel 2007) és Mátraszőlős 1. és 2. lelőhelyekről kerültek elő (Venczel 2004, Hír et al. 2016).

A farkos kétéltűeket a nagytermetű *Salamandra* cf. *sansaniensis* (Litke 1.), a *Salamandra* sp. (Szentendre), az ázsiai eredetű krokodilusgötével (*Tylotriton*) rokon *Chelotriton* sp. (Litke 1.), a közönséges pettyes götte és a fosszilis *L. rohrsi* felkarcsontjára emlékeztető izolált csont alapján azonosított *Lissotriton* sp. (Szentendre) képviselte. A szorosan vízhez kötött életmódot folytató fosszilis götéket a *Carpathotriton matraensis* Venczel, 2008 (Mátraszőlős 1. és 2.) képviselte. A Sámsonházáról előkerült farkoskétéltű csigolya- és felkarcsont maradványokat Salamandridae indet.-ként határoztuk meg (Hír et al. 1998). Megjegyzendő, hogy a mai olaszországi élőhelyétől meglehetősen távol eső tüdőtlen szalamandra-féle *Speleomantes* (= *Hydromantes*) sp. egyetlen csigolyáját a szlovákiai Dévényújfalu (= Devinska Nova Ves) lelőhelyről mutattuk ki (Venczel & Sanchiz 2005).

A szorosan vízhez kötődő életmódú palaeobatrachidákat a *Palaeobatrachus hiri* Venczel, 2004 (Sámsonháza 3., Mátraszőlős 1. és 2.) és a *P. codreavlati* Venczel, 2021 (Kőalja 2/2), míg az ásóbékákat a *Pelobates sanchizi* Venczel, 2004 (Sámsonháza 3., Szentendre, Hasznos, Mátraszőlős 1. és 2.) és egy ahhoz morfológia-

ilag közelálló faj a *Pelobates* cf. *sanchizi* (Litke 1.) képviselte (Venczel & Hír 2015). Ezek mellett előfordult még a zöld varangyhoz közeli morfológiájú *Bufotes* (= *Bufo*) cf. *viridis* Litke 1.-ről és Sámsonháza 3.-ról, *Bufotes* sp. Szentendréről (Hír & Venczel 2018), a leve-li békához hasonló *Hyla* sp. Litke 1.-ről és a helyenként tömeges *Pelophylax esculenta* synklepton (Sámsonháza 3., Szentendre, Hasznos, Mátraszőlős 1. és 2.) (Venczel 2004, Venczel & Hír 2015), valamint *Pelophylax* sp. Litke 1. és 2.-ről (Venczel & Hír 2015).

A gyíkok közül gekkó-félék alsó állkapocs és csigolya maradványai (Geckonidae indet.) ismertek Kőalja 2/2.-ről (Venczel 2007), *Miolacerta* sp. alsó állkapcsok Litke 1.-ről, *Lacerta* sp. (Sámsonháza 3.), illetve Lacertidae indet. maradványok Litke 1., Kőalja 2/1. és 2/2.-ről (Hír et al. 1998, Venczel 2007, Venczel & Hír 2015). A lábatlangyík-alakúak (Anguimorpha) közül a leggyakoribb a csak genus szintig azonosított *Ophisaurus* sp. (Litke 1., Kőalja 2/1. és 2/2.) és a törékeny kuzmára emlékeztető *Anguis* cf. *fragilis* Sámsonháza 3.-ról (Hír et al. 1998). További érdekes leletek az *Agama* sp. (s.l.) állcsonti és a *Varanus* sp. csigolya maradványok Litke 2.-ről (Venczel & Hír 2015) és ez utóbbi genus fogmaradványai Kőalja 2/1.-ről (Venczel 2007).

A kígyók közül a vakkígyóféléket (Scoleophidia indet.) jellegzetes apró csigolyáik alapján sikerült kimutatni (Kőalja 2/1.) (Venczel 2011), míg egy homoki boa (*Eryx* sp.) törzscsigolyát Litke 2.-ről írtunk le (Venczel & Hír 2015). A siklófélék Natricinae alcsaládját *Neonatrix* cf. *crassa* (Litke 2.) (Venczel & Hír 2015) és *Natrix* sp. képviselte (Kőalja 2/1., Sámsonháza 3.) (Hír et al. 1998, Venczel 2011), míg a Colubrinae alcsaládot a *Texasophis* sp. és a *Texasophis* cf. *meini* (Sámsonháza 3., Litke 2.), a *Coluber* sp. (Sámsonháza 3.), és a *Coluber* cf. *caspioides* (Litke 1.) képviselte (Hír et al. 1998, Venczel & Hír 2015, Hír et al. 2016). Ismeretesek még apró termetű Elapidae-k, mint amilyen a *Micrurus* cf. *gallicus* Sámsonháza 3. lelőhelyről (Hír et al. 1998, 2016), és kistermetű vipe-

ra-félék (*Vipera* sp.) Kőalja 2/1.-ről (Venczel 2007, 2011). A krokodilokat a *Diplocynodon* sp. képviselte (Kőalja 2/1., 2/2. és Sámsonháza 3.) (Hír et al. 1998, Venczel 2007).

Európában a herpetofauna jelentős részét korábban megjelent csoportok továbbfejlődéséből származó taxonok tették ki (szalamandra-félék, dajkabéka-félék, paleobatrachidák, ásóbékák, zöldbékák, lábatlangyík-félék), de a farkos kétéltűek között Ázsiából- (*Chelotriton*) és Észak-amerikából (*Speleomantes*) származó alakok is megjelentek. A *Speleomantes* (Plethodontidae) jelenléte jelzi, hogy a tüdőtlen szalamandrák európai ágának jóval nagyobb lehetett az egykori elterjedési területe (Venczel & Sanchiz 2005), amely ma az Appenini félszigetre és Szardínia szigetére korlátozódik. A kígyófaunában bekövetkezett változás során a valódi siklófélék (Colubridae) és a viperák (Viperidae) kerültek túlsúlyba (Ivanov et al. 2000). A krokodil-félék (*Diplocynodon* sp.) jelenléte még viszonylag magas évi középhőmérsékletre (legalább 14,5 °C) és fagymentes telekre utal.

5.3.2. Szarmata korszak

A kizárólag izolált csontokból álló leletanyagok Felsőtárkány, Tauţ, Tasád és Vércsorog fosszilis lelőhelyeiről kerültek elő.

Az egyetlen pápaszemes szalamandra (*Salamandrina* sp., 39. ábra: E, F) leletanyagot a Felsőtárkány 1. lelőhelyről azonosítottuk, az apró méretű csigolyák, a jellegzetes zygosphene és a hátrafelé elágazó és felülről lapított tövisnyúlványok alapján (Venczel & Hír 2015). Viszont a legváltozatosabb szalamandra-féle leletanyag Tauţ-ról került elő, többek között *Chelotriton paradoxus*, *Carpathotriton* sp., *Lissotriton* sp. és *Triturus* cf. *marmoratus* vázelemek (Venczel & Ştiucă 2008). További *Lissotriton* sp. és *Lissotriton* cf. *rohri* maradványok ismeretesek még Vércsorogról és a Felsőtárkány 1., 2. és 3/2. lelőhelyekről (Hír et al. 2016).

A farkatlan kétéltűek közül az Alytidae (dajkabéka-félék) képviselői voltak a leggyakoribbak. A nagytermetű *Latonina seyfriedi* (= *L. gigantea*)

Vércsorogról, Feltóttról és valamennyi felsőtárkányi lelőhelyről előkerült (Hír et al. 2016). A jóval ritkább korongnyelvű béka (*Discoglossus* sp.) a Mátraszőlős 1. és 2. lelőhelyeken fordult elő (Venczel 2004, Hír et al. 2016).

A *Pelobates sanchizi* ásóbéka a felsőtárkányi lelőhelyekről (Venczel & Hír 2013), a *Hyla* cf. *arborea* leveli béka Tauţ, Felsőtárkány 1., 2., 2/3. és 2/7. (Venczel & Ştiucă 2008, Venczel & Hír 2013), a *Pelophylax* (= *Rana*) *esculenta* synklepton és a *Pelophylax* sp. zöldbéka Tauţ, Felsőtárkány 2., 2/3., 2/7. és 3/2. lelőhelyekről (Venczel & Ştiucă 2008, Venczel & Hír 2013) kerültek elő. További farkatlan kétéltűek a *Palaeobatrachus hiri* (Tauţ, Felsőtárkány 2/3., 2/7.) és a *Palaeobatrachus* sp. (Vércsorog) paleobatrachidák és a Felsőtárkány 2/7. lelőhelyről egyetlen csípőcsonti maradvány alapján azonosított *Pelodytes* cf. *caucasicus* (Venczel & Hír 2013, Hír et al. 2016) iszaptúró béka (40. ábra: A, B).

Geckonidae indet. leletek kerültek elő Vércsorogról, Tauţ-ról és Felsőtárkány 1. és 2.-ről (Venczel & Ştiucă 2008, Venczel & Hír 2013), a nyakörvös gyíkokat pedig *Lacerta* sp. vagy Lacertidae indet.-ként határoztuk meg valamennyi lelőhelyről (Hír et al. 2016). Gyakorinak mondhatók még a lábatlangyík-félék, mint amilyen az *Anguis* cf. *fragilis* és az *Ophisaurus* cf. *spinari* (valamennyi felsőtárkányi lelőhely), az *Ophisaurus* sp. (Vércsorog, Tasád, Tauţ) és a *Pseudopus* sp. (Vércsorog, Tasád, Felsőtárkány 2/3., 2/7. és 3/2.) (Hír et al. 2016). Sokkal ritkábbak a vakondgyík (Scincidae) leletek, mint amilyen a *Chalcides* cf. *ocellatus* (Felsőtárkány 2/3.) (40. ábra: C), a *Chalcides* sp. (Felsőtárkány 1.), illetve a Scincidae indet. (Felsőtárkány 2. és Vércsorog) (Venczel & Hír 2013, Hír et al. 2016), továbbá a *Blanus* cf. *gracilis* féreggyík (Blanidae) leletek Tauţ-ról (Venczel & Ştiucă 2008), a tasádi agáma (*Agama* sp.) leletek (Hír et al. 2002) és az egyetlen varánusz (*Varanus* sp.) lelet Vércsorogról (Hír et al. 2016).

A kígyókat a vakkígyó-szerűek (Scoleophidia indet.) képviselték Tauţ, Felsőtárkány 1., 2., 2/3. és 2/7.-ről, míg az Erycinae homoki bo-

ákat az *Albaneryx* cf. *volynicus* Felsőtárkány 2.-ről (40. ábra, D, E). A valódi siklófélék Natricinae alcsaládjából gyakoribb a *Natrix* cf. *rudabanyaensis* (Tauţ, Felsőtárkány 1., 3/2), míg a Colubrinae alcsaládból a *Hierophis* cf. *hungaricus* (Vércsorog, Tauţ, Felsőtárkány 2/3. és 2/7.) (Hír et al. 1998, 2016; Gál et al. 1999). További azonosított taxonok: *Coluber* cf. "*poucheti*" (Felsőtárkány 3/2), *Coronella* *miocaenica* (Tauţ), *Zamenis* sp. (Felsőtárkány 1.) és Colubrinae indet. (Tasád, Felsőtárkány 1. és 2.) (Gál et al. 1999, Hír et al. 2016). Kisméretű Elapidae indet. csigolyák kerültek elő Felsőtárkány 2. és 3/2. lelőhelyekről (Venczel & Hír 2013), míg a Viperidae családot *Macrovipera* sp. (Vércsorog, Tauţ) (Venczel & Ştiucă 2008, Venczel 2011), *Vipera* sp. '*aspis*' csoport (Felsőtárkány 2/3.) és '*berus*' csoport (Felsőtárkány 1., 2.) képviselte (Venczel & Hír 2013). A krokodilok közül a *Diplocynodon* sp. Tasád és Vércsorog lelőhelyekről izolált fogak és csontpikkelyek formájában került elő (Hír et al. 2016).

A farkoskétéltű faunában megjelennek az első máig fennmaradt szalamandra-félék nemei (*Lissotriton*, *Triturus* és *Salamandrina*). A *Salamandrina* ma csak az Appenini félszigeten él (Romano et al. 2009), de a miocén idején jóval nagyobb lehetett az elterjedési területe, ami a szarmatában északon elérte a Kárpát-medencét, míg a miocén legelején (MN 1-3) a sardiniái Oschiri lelőhelyen is jelen volt (Venczel & Sanchiz 2006). A *Pelodytes* felsőtárkányi jelenléte jelzi, hogy a mára kétfelé szakadt fajok populációi között (Ny. Európában a *P. punctatus* és *P. ibericus*; a Kaukázus vidékén a *P. caucasicus*) (AmphibiaWeb 2019) szorosabb kapcsolat létezhetett a szarmatában. Hasonlóan fontos állatföldrajzi momentum a vakondgyíkok (Scincidae) megjelenése a felsőtárkányi faunában, amely Čerňanský et al. (2019) szerint az Ázsia és Európa közötti állatföldrajzi kapcsolatot igazolja (korábban a csoportot afrikai eredetűnek tartották). Ugyanakkor egyedülállónak mondható a circum mediterrán elterjedésű féreggyíkfélék (Blanidae) felbukkanása Feltóton (Venczel &

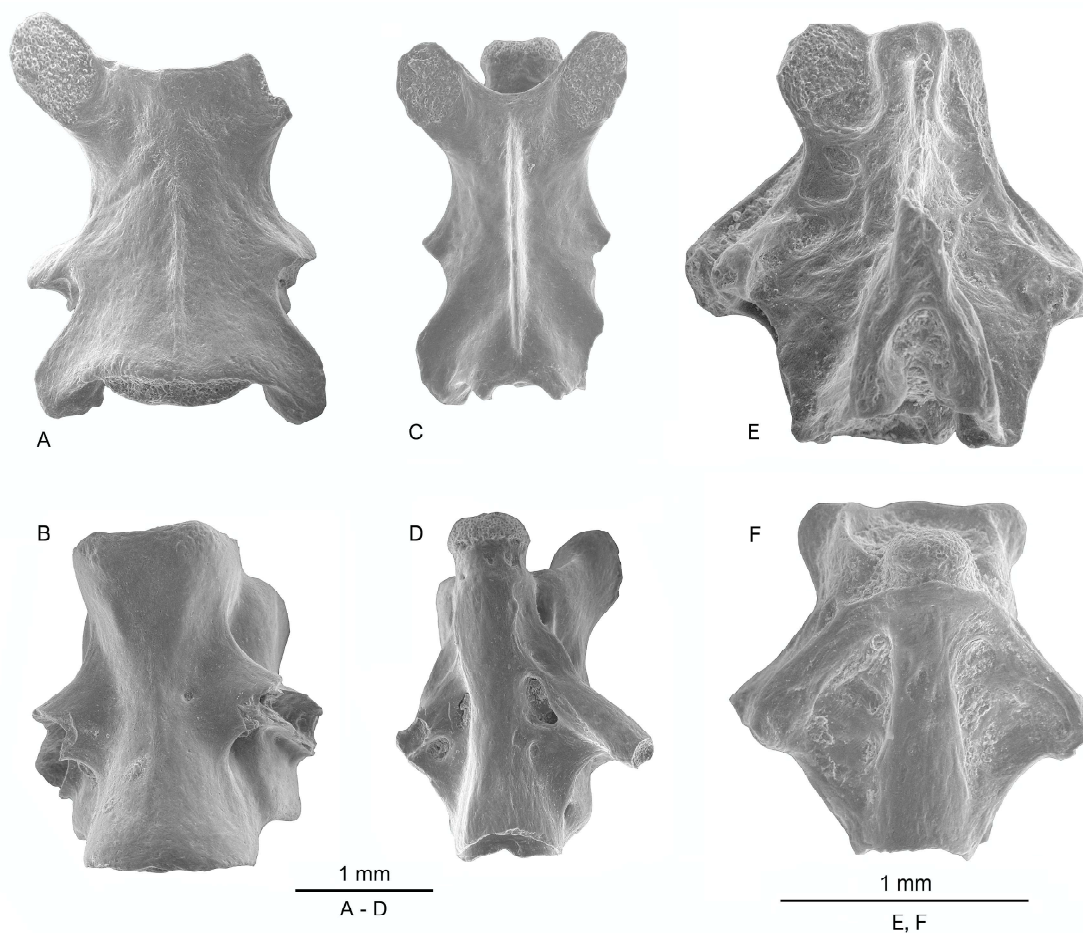
Ştiucă 2008). A melegkedvelő alakok (agáma-félék, legutolsó *Diplocynodon* leletek) csak az alsó szarmatából mutathatók ki, míg a vizes élőhelyeket igénylő nemek (*Palaeobatrachus*) jelentősen megritkultak, ami a szarmata későbbi időszakában az évi középhőmérséklet és a csapadék csökkenésére utalhat (Hír et al. 2016).

5.3.3. Szarmata - pannon átmeneti fauna

A késő szarmata - korai pannon átmenetet Felsőtárkány 3/10. lelőhely képviseli. Az apróemlős faunában a *Collimys* nem és a *Microtocricetus molassicus* jelenléte fauna váltást jelez a felsőtárkányi lelőhelyek legfelső 3/8. és 3/10. szintjeiben (Hír et al. 2016).

A felsőtárkányi lelőhelyek alsóbb szintjeivel összevetve a herpetofauna jóval változatosabb összetételű és jelentősebb éves átlagcsapadékot feltételez (Venczel & Hír 2013). A Kárpát-medence neogén faunáiban itt jelenik meg először albanerpetontid kételtű (Albanerpetontidae indet.), szögletes fogsorú götte (*Parahynobius* sp., 39. ábra: A, B), kaukázusi szalamandra (*Mertensiella* cf. *caucasica*, 39. ábra: C, D) és márványos götte (*Triturus* cf. *marmoratus*) (Venczel & Hír 2013). További innen leírt szalamandra-félék a *Salamandra* cf. *salamandra* és a *Lissotriton* cf. *rohri* (Venczel & Hír 2013). A farkatlan kételtűek közül előfordultak: *Latonia seyfriedi*, *Palaeobatrachus hiri*, *Pelobates sanchizi*, *Bufotes* cf. *viridis*, *Hyla* cf. *arborea* és *Pelophylax* sp. (Venczel & Hír 2013). A gyík fauna mérsékelten változatos, többek között előfordultak vakondgyíkok (*Chalcides* cf. *ocellatus*), közelebből meghatározatlan nyakörvös gyíkok (Lacertidae indet.) és lábatlan gyík-félék (*Ophisaurus* cf. *spinari*, *Pseudopus* sp.) (Venczel & Hír 2013). A kígyókat vakkígyó-szerűek (Scoleophidia indet.), valódi sikló-félék (*Natrix* cf. *rudabanyaensis*, '*Coluber*' *poucheti* és Colubrinae indet.) és kistermetű európai viperák (*Vipera* sp.) képviselték (Venczel & Hír 2013).

Felsőtárkány 3/10. faunája leginkább Rudabánya korai pannon faunájával rokonítható, azzal a különbséggel, hogy a farkos kételtű



39. ábra. Fosszilis, állatföldrajzi jelentőségű farkos kétéltűek a felsőtárkányi medencéből. A, B - *Parahynobius* sp. törzscsigolyák. C, D - *Mertensiella* cf. *caucasica* törzscsigolyák. E, F - *Salamandrina* sp. törzscsigolyák. A, C, E - felülnézet, B, D, F - alulnézet. (Venczel & Hír 2013 nyomán, módosítva).

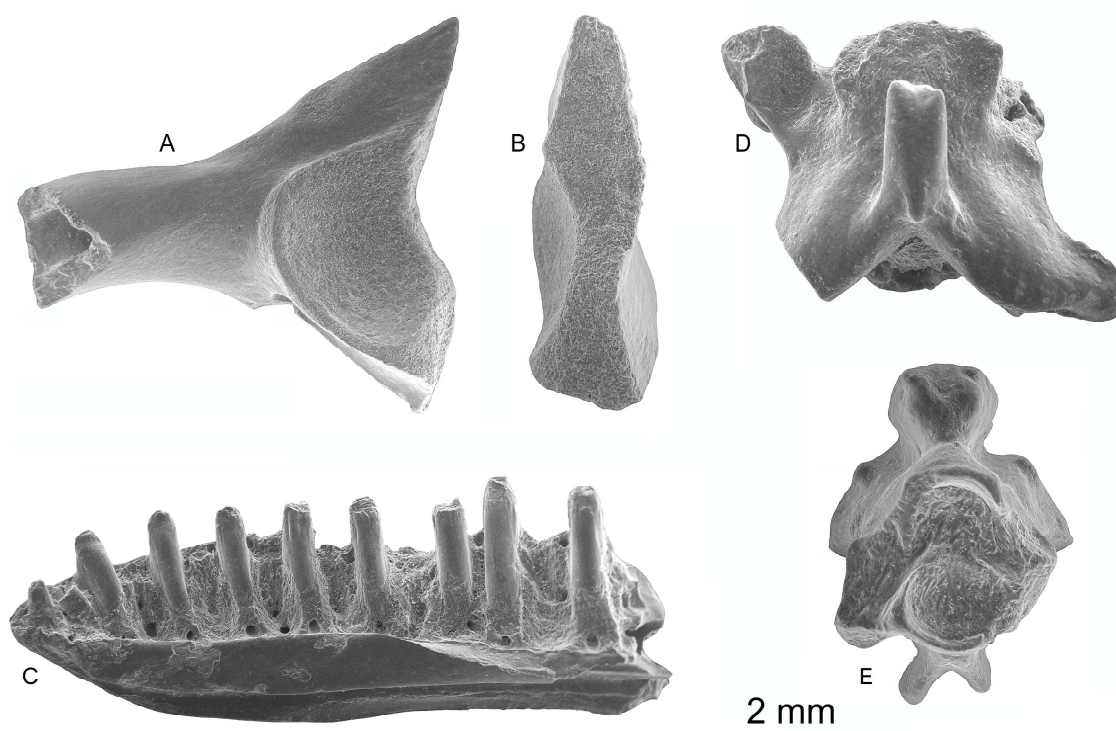
tűek közül onnan még jeleztek vízi életmódot folytató vakgöte-félét (*Mioproteus causicus*), továbbá *Chelotriton* sp.-t, a farkatlan kétéltűek közül *Bombina* sp.-t (Roček 2005), a siklóféle kígyók közül a macskakígyóval rokon *Telescopus bolkay*-t, egy nagytermetű kobrát (*Naja romani*) és egy nagytestű viperafélét (Szyndlar 2005).

Fontos állatföldrajzi momentum a szarmata/pannon határon az ázsiai eredetű szögletes fogsorú gótek (*Hynobiidae*) megjelenése a Kárpát-medencében. További érdekesség a kaukázusi szalamandra (*Mertensiella* cf. *caucasica*) jelenléte, amelynek a mai elterjedési területe Örményország és Törökország, míg a hozzá genetikailag legközelebbi nem, az ibériai szalamandra (*Chioglossa lussitanica*) (Veith et al. 2018), az Ibériai félsziget északnyugati

régiójában fordul elő (AmphibiaWeb 2019). Ugyanakkor először sikerült kimutatni a Pannon-medencéből albanerpetontid maradványokat (Venczel & Hír 2013), modern unka-félét (*Bombina*) (Roček 2005), kobrát (*Naja romani*) (Szyndlar 2005), a keresztesviperához morfológiailag közel álló kistermetű viperát (*Vipera*) (Venczel & Hír 2013) és nagytestű levantei viperát (*Macrovipera*) (Szyndlar 2005). Az új alakok nagy része (szögletes fogsorú gótek, vakondgyíkok, kobrák, viperák) Ázsia irányából érkezhettek a Kárpát-medencébe.

5.3.4. Messinai (pontuszi) korszak

Az eddigi szakirodalom alapján a Polgárdi lelőhelyek (Polgárdi 1.-5.) herpetofaunája (messinai, MN 13) a legismertebb. A leletanyagok barlangok, karsztrepedések üledékeiből



40. ábra. Fosszilis, állatföldrajzi jelentőségű farkatlan kétéltű (A, B) és pikkelyes hüllők (C-E) a felsőtárkányi medencéből. A, B - *Pelodytes* cf. *caucasicus* baloldali csípőcsontja. C - *Chalcides* cf. *ocellatus*, jobboldali dentale. D, E - *Albanerxys* cf. *volynicus* törzs- (D) és farokcsigolyája (E). A - oldalnézet, B - hátulnézet, C - linguális nézet, D - felülnézet, E - előlnézet. (Venczel & Hír 2013 nyomán, módosítva).

kerültek elő (Freudenthal & Kordos 1989).

A farkos kétéltűek közül egy kisméretű szögletes fogsorú götte fajt új fajként írtam le (*Parahynobius kordosi* Venczel, 1999), ami mellett előfordult még a krokodilusgőtével rokon *Chelotriton paradoxus* és a *Triturus* sp. (Venczel 1999a). A farkatlan kétéltűeket a nagytermetű korongnyelvű béka, a *Latonia seyfriedi* (= *gigantea*) képviselte. Megjegyzendő, hogy ez utóbbi fajhoz sorolhatók a klasszikus Polgárdi 2 lelőhelyről a Bolkay (1913) által leírt *Pelobates robustus* és a *Rana batthyanyi* néven leírt maradványok is (Venczel 1997a). További kimutatott fajok a barna ásóbékához morfológiailag közel álló *Pelobates* cf. *fuscus*, zöld varangy (*Bufo viridis*), leveli béka (*Hyla* sp.) és kecskebéka (*Pelophylax esculenta* synklepton) (Venczel 1997a). A nyakörvös gyíkok közül előkerült egy zöld gyíkhöz közeli faj (*Lacerta* cf. *viridis*), a lábatlan gyíkok közül a *Dopasia* (= *Ophisaurus*) sp., a nagytermetű páncélos sel-

topuzik (*Pseudopus pannonicus*), a varánuszok közül a *Varanus* cf. *hofmanni* (Venczel 2007). A kígyók közül a valódi siklófélek voltak többségben pl. *Coronella miocaenica*, *Hierophis* (= *Coluber*) *hungaricus*, *Zamenis* (= *Elaphe*) *kormosi*, Z. (= *Elaphe*) *praelongissimus*, *Zamenis* (= *Elaphe*) *szynclari* és *Telescopus* sp. (Venczel 1994, 1998). A viperák közül gyakori volt a nagytermetű levantei *Macrovipera* (= *Vipera*) *gedulyi*, de előfordultak a kisebb termetű európai viperák (*Vipera* sp.) képviselői is (Venczel 1994, 1998).

A farkos kétéltű faunában az ázsiai származású szögletes fogsorú götétek (*Parahynobius*) és szalamandra-félék (*Chelotriton*) mellett modern európai alakokat (*Triturus*) is találunk. A farkatlan kétéltű fauna uralkodó nemei a *Pelobates*, *Bufo* és a *Pelophylax*. A nyakörvös gyíkokat (Lacertidae), a lábatlan gyíkokat (Anguidae) és a valódi siklóféleket (Colubridae) is a modern, Európára jellemző nemek

képviselték. A viszonylag száraz, mérsékelt meleg éghajlatot a varánuszok (*Varanus*) és a seltopuzikok (*Pseudopus*) kedvelhették. A nagytestű viperák (*Macrovipera*) genetikai centruma Stümpel et al. (2016) szerint Közép Keleten (a mai Irán területén) lehetett, ahonnan a pannon időszakban vándorolhattak a Keleti- majd Középső Paratethys északi partvonalára mentén a Kárpát-medencéig (Codrea et al. 2017a). Megjegyzendő, hogy a Polgárdiből leírt *Macrovipera* (= *Vipera*) *gedulyi* törzscsigolyái jóval kisebb méretűek a pannon korszakból származó csigolyák méreténél (Codrea et al. 2017a), ami feltételezhetően arra utal, hogy a messinaiban az öskörnyezeti feltételek jóval elmaradtak a pannon jóval kedvezőbb (melegebb és csapadékosabb) öskörnyezeti feltételeitől.

5.3.5. Pliocén

A pliocén herpetofaunáról jó áttekintést nyújtanak az észak-magyarországi Esztramos 1. (MN 14) és a dél-magyarországi Villányi hegységéből feltárt Csarnóta 2. (MN 15-16) és Csarnóta 3. (MN 16A) lelőhelyek ősmaradványai. Mindkét lelőhely komplexumban karszthasadékokat kitöltő-, részben breccsásodott, vöröses-barnás színű agyagos üledékekből kerültek ki az ősmaradványok.

A geológiailag legfiatalabb albanerpetontida faj (*Albanerpeton pannonicum*) a Csarnóta 2. és 3. lelőhelyről került elő (Venczel & Gardner 2003, 2005; Szentesi et al. 2015).

A szögletes fogsorú gőtéket Esztramos 1C-ről 2 törzscsigolya és egy keresztcsigolya alapján cf. *Parahynobius*-ként azonosítottam (Venczel 1999a). További farkos kétéltű taxonok Csarnóta 2.-ről a *Salamandra* sp. és a *Triturus* sp. nemekbe sorolhatók (Jánossy 1986). Ugyanakkor, a Jánossy (1986) által listázott Megalobatrachidae indet. Szentesi et al. (2020) szerint nem sorolhatók az *Andrias* nembe.

A korongnyelvű békák közül még előfordult a *Latonia seyfriedi* (Esztramos 1B., 1C. és 1E.), amelynek a frontoparietale és az állcsont másodlagos csontmintázatot, míg az angulospleniale kettős coronoid nyúlványt viselt

(Venczel 2001). Az unkabékákat Esztramos 1C.-ről csípőcsonti leletek alapján *Bombina* sp.-ként sikerült azonosítani (Venczel 2001). A palaeobatrachidákat Esztramos 1B.-ről a *Palaeobatrachus* (= *Pliobatrachus*) cf. *langhae*, az ásóbékákat *Pelobates* sp. (Csarnóta 2.) és az *Eopelobates* sp. (Esztramos 1B., 1C. és 1E.) képviselte, míg a varangyok közül előfordult a *Bufo bufo* és a *Bufo viridis* (Venczel 2001). A valódi békák (Ranidae) közül az Esztramos 1B., 1C. és 1E.-ről származó leletek alapján megállapítható, hogy ott a barna- és zöld békák egyaránt előfordultak (Venczel 2001).

Az Esztramos 1.-ről leírt pikkelyes hüüllő fauna nagyfokú változatosságot mutat. A gyíkok közül előfordultak gekkók (Geckonidae indet.), a nyakörvös gyíkok közül pedig *Lacerta* sp., amelynek egyes példányai a fürge gyíkra, míg mások a zöld gyíkra emlékeztetnek (Venczel 2001). A lábatlan gyíkok közül előfordult a törékeny kuszma (*Anguis fragilis*) és a páncélos seltopuzik ősének tekintett *Pseudopus pannonicus*. A kígyók közül érdekes a homoki boa jelenléte (*Eryx* sp.), míg a valódi siklóféleket *Hierophis* (= *Coluber*) *hungaricus*, *Coronella* cf. *austriaca*, *Zamenis* (= *Elaphe*) *kormosi*, *Z. praelongissimus* és *Zamenis* sp. képviselték. A vízisiklók közül *Natrix longivertebrata*-t és egy sokkal ritkább taxont a cf. *Neonatrix* sp.-t sikerült csigolyák alapján azonosítani (Venczel 2001). A viperák közül előfordult a homoki vipera (*Vipera* cf. *ammodytes*) és a keresztresvipera (*Vipera* cf. *berus*) (Venczel 2001).

A Csarnóta 2.-es és 3.-as lelőhelyen a nyakörvös gyíkok (*Lacerta*) és a lábatlan gyíkok [*Dopasia* (= *Ophisaurus*) és *Pseudopus* sp.] egyaránt tömegesek voltak. Szentesi et al. (2015) szerint a gyíkok "felül reprezentáltságát" valamilyen tömeges elhullás okozhatta (pl. hibernálás alatti gyors hóolvadás vagy nagyobb esőzés). A Csarnóta 3-as lelőhely egyes szintjeiben a valódi siklófélek szintén gyakoriak, például a tizedikben a *Zamenis* (= *Elaphe*), míg másokban (pl. az ötödik szinttől felfelé) a *Natrix* dominancia érvényesül (Szentesi et al. 2015).

A pliocén faunákban a mai modern alakok vannak túlsúlyban, a kipusztult nemek,

mint amilyen az albanerpetontidék utolsó képviselője, az *Albanerpeton pannonicum* Venczel & Gardner, 2005, még tömegesen mondhatók, de a szögletes fogsorú gőték (*Parahynobius*), a *Palaeobatrachus*, az ásóbékák egy ősi típusa (*Eopelobates*) és egy tisztázatlan rokon viszonyokkal rendelkező sikló-féle (*Neonatrix*) már jóval ritkébbak (Venczel 2001). Egyes meleg kedvelő sikló-félék (*Zamenis*, *Hierophis*), a homoki boa (*Eryx*) és a homoki vipera (*Vipera* cf. *ammodytes*) előfordulása azt jelzi, hogy az éghajlat a mainál melegebb volt, de az európai észak-déli hőmérsékleti gradiens már jelentős lehetett.

5.4. Negyedkor

5.4.1. Korai pleisztocén

A Betfia 2. lelőhely szolgáltatta az egyik legismertebb korai pleisztocén herpetofaunát, ahonnan Bolkay (1913), Fejérváry (1917) és Fejérváry-Lángh (1923) az alábbi taxonokat írták le: *Palaeobatrachus langhae*, *Pelobates* sp., *Bufo bufo*, *Bufo viridis*, *Pelophylax esculentus* skl., *Pseudopus pannonicus*, *Anguis fragilis*, *Lacerta viridis*, *Dolichophis caspius*, *Zamenis longissimus*, *Natrix natrix* és *N. tessellata*.

Újabb gyűjtések a betfiai korai pleisztocén herpetofaunát számos eddig nem azonosított fajjal gazdagították (Venczel 1997b, 1999a-b, 2000a-c, 2018). Az egyik legérdekesebb és állatföldrajzi szempontból is jelentős adat, hogy a késő szarmatában először megjelent ázsiai szögletes fogsorú gőték (*Hynobiidae*) itt fordultak elő legutoljára a Kárpát-medencében. A Betfia 2. (9/C.) lelőhelyről leírt *Parahynobius betfianus* Venczel, 1999 viszonylag nagytermetű faj és néhány innen kimutatott taxonhoz hasonlóan (*Lissotriton* cf. *vulgaris*, *Triturus* cf. *cristatus*, *Bombina* cf. *bombina*, *Palaeobatrachus langhae*, *Natrix tessellata*) feltehetően szorosan kötődött a vizes élőhelyekhez. A Betfia 2. (9/C.) lelőhely további érdekessége, hogy a leletanyagban az erdős területeket kedvelő békák (*Bufo bufo* és *Rana dalmatina*) aránya is nagyon magas volt (Venczel 2000b).

A betfiai hulló faunában a *Pseudopus pan-*

nicus-t és a *Zamenis paralongissimus*-t leszámítva csak recens taxonok fordultak elő (Venczel 2000c), de egyes fajok elterjedési területe a maihoz képest jóval északabbra húzódott. A betfiai faunában gyakori volt a tojásevésre specializálódott négysávú erdei sikló (*Elaphe quatuorlineata*), amelynek néhány nyaktájéki csigolyáján a hipapofízisek előre irányulnak, így nyeléskor a tojáshéjat könnyen feltudja törni. Előfordult a vízhez kötött életmódot folytató kockás sikló (*Natrix tessellata*), a homoki vipera (*Vipera ammodytes*), a napjainkban a Földközi-tenger környékén gyakori sárgászöld haragossikló (*Hierophis viridiflavus*) és a balkáni haragossikló (*H. gemonensis*). Néhány csigolya alapján, amelyeken nem alakult ki tövisnyúlvány és paradiapofízisek helyett synapofízisek vannak, sikerült azonosítani egy vakgígyó-félét (*Scolecophidia*) (Venczel 1997b), valamint csigolyák és baziparasphenoideum alapján egy, a macskakígyóhoz morfológiailag közel álló fajt (*Telescopus* cf. *fallax*) (Venczel 1999b, 2000c).

A mediterrán fajok (pl. *Elaphe quatuorlineata*, *Hierophis gemonensis*, *Telescopus fallax* és *Vipera ammodytes*) és a paramediterrán melegkedvelő alakok jelenléte alapján (*Hierophis viridiflavus* és *Natrix tessellata*) az évi átlaghőmérséklet Közép-Európában a mainál 2-3 °C-al magasabb lehetett (Szyndlar 1984). Ugyanakkor a vízi élőhelyekhez szorosan kötődő egyes kétélűek és kígyók jelenléte (pl. *Parahynobius*, *Lissotriton*, *Triturus*, *Palaeobatrachus langhae*, *N. tessellata*) arra utal, hogy az éghajlat a mainál jóval csapadékosabb lehetett. A *P. langhae* a klíma hidegebbre és szárazabbra fordulását valószínűleg nem bírta elviselni és a korai/késő pleisztocén határt már nem élte túl; a geológailag legfiatalabb palaeobatrachida leletek a Kőalja 1. lelőhelyről ismertek (Venczel 1991). Ugyanakkor a külső megtermékenyítésű szögletes fogsorú gőték (*Parahynobius betfianus*) eltűnését a Kárpát-medencéből az éghajlat változás mellett a fejlettebb belső megtermékenyítésű szalamandra-félékkel (*Lissotriton* és *Triturus*) folytatott versengés is okozhatta.

6. ÖSSZEFOGLALÁS

Az elmúlt 30 év során a Kárpát-medence 55 őslénytani lelőhely fosszilis kétéltű és hüllő leletanyagát vizsgáltuk át. A kiválogatott, rendszerint háromdimenziósan fosszilizálódott, izolált vagy ritkábban egymáshoz kapcsolódó csontokból álló példányokon megállapítható volt az adott taxon egy vagy több diagnosztikus karaktere. A csontmaradványok alapján 12 nagyobb rendszertani egységbe sorolható (család szint), a tudomány számára új kétéltű (Lissamphibia), pikkelyes hüllő (Squamata) és Archosauria taxont ismertünk fel és írtunk le.

Albanerpeton-félék (Albanerpetontidae): A Csarnóta 2. pliocén lelőhelyről a geológiai-lag legfiatalabb albanerpetontid kétéltűt írtuk le (*Albanerpeton pannonicum* Venczel & Gardner, 2005). A teljesen egybeforrat agykoponya microCT vizsgálatával sikerült igazolni, hogy az *A. pannonicum* a Lissamphibia része (Maddin et al. 2013). A korábbi koponya rekonstrukciókkal ellentétben sikerült kimutatni, hogy az állkőzti csontokhoz posterolaterálisan nagyméretű orrcsontok ízesültek, míg ezekhez a homlokcsontok kétoldalán kisméretűj előhomlokcsontok illeszkednek.

Az albanerpeton-félék már jelen voltak a vizsgált késő kréta faunákban (Iharkút, "Hátszeg-sziget"), a paleogénban viszont egész Európából hiányoztak és csak a korai miocénben jelentek meg újra (a Kárpát-medencében a késő szarmatában), majd a korai pleisztocén klíma és környezetváltozásai miatt végleg kipusztultak (Gardner & Böhme 2008, Gardner et al. 2021).

Szögletes fogsorú gőtéek (Hynobiidae): A farkoskétéltűek közül az ősi testfelépítésű és szaporodású (külső megtermékenyítésű) szögletes fogsorú gőtéek egy új nemét és két új fajtát (*Parahynobius betfianus* és *P. kordosi*) írtam le Polgárdi (késő miocén, Magyarország) és Betfia (korai pleisztocén, Románia) lelőhelyekről. Az eddigi vizsgálatok alapján az ázsiai elterjedésű szögletes fogsorú gőtéek a szarma-

ta korszak végén jelentek meg legelőször a Kárpát-medencében (Felsőtárkányi medence) és a korai pleisztocénig maradtak fenn (Betfia, Románia). Közép-európai elterjedési területük legnyugatibb pontját a mai Gerecse hegység jelenthette (Tardosbánya, MN 12). A szarmata végén nyugati irányú terjeszkedésüket a csapadékosra forduló időjárás, valamint a vizes élőhelyekhez kötődő szaporodásmódjuk segíthette elő (nagyobb számú peterakás). Az európai és ázsiai populációk közötti génáramlás a késő miocén során megszakadhatott és így az európai szögletesfogsorú gőte populációk fokozatosan elszigetelődtek és a korai pleisztocénben kipusztultak.

Vakgőtefélék (Proteidae): Az újabban a szalamandraszerűekhez sorolt belső megtermékenyítésű vakgőtefélék legkorábbi képviselőjét írtuk le (*Mioproteus gardneri* Venczel & Codrea, 2018) a kolozsvári és a szucsági korai oligocén (rupeli, MP 23-24) lelőhelyekről. A *M. gardneri* már rendelkezett a nemre jellemző több csontmorfológiai sajátossággal (pl. az elcsökevényesedett állcsonttal, amelyet az ekecsont helyettesített) és az oxigéndús, vizes élőhelyekhez kötődő életmóddal.

Szalamandra-félék (Salamandridae): A mátraszőlősi és feltóti középső miocén (badeni és szarmata) lelőhelyekről egy különleges testfelépítésű gőtét mutattam ki (*Carpathotriton matraensis* Venczel, 2008), amelynek a törzscsigolyák nagyon magas tövisnyúlványai, az állkapocs rövid fogsora, valamint a hosszú és vékony végtagcsontok arra utalnak, hogy szorosán vízhez kötődő életmódot folytatott és sajátos táplálékszerzési mód jellemezte.

Dajkabéka-félék (Alytidae): A dajkabéka-félék egy késő kréta (maastrichti) képviselőjét mutattuk ki "Hátszeg-szigetről" (*Paralatonia transylvanica* Venczel & Csiki, 2003), ami a csoport elterjedését igazolja a nyugat-tethysi szigetvilágban. Tavi-folyóvízi eredetű üledékekben fordult elő, ami a mai korongnyelvű békákhoz hasonló életmódra utal.

Unkabéka-félék (Bombinatoridae): "Hátszegsziget" néhány késő kréta (maastrichti) lelőhelyéről a geológiailag legidősebb unkabéka-féléket mutattuk ki (*Hatzegobatrachus grigorescui* Venczel & Csiki, 2003), amely rendelkezett az unkabékákra jellemző néhány csontmorfológiai sajátossággal (a törzscsigolyák zygosphen-zyantrum típusú ízesüléssel kapcsolódtak egymással; a keresztcsigolya - farkcsíkcsontról ízesülésben egy ízületi bütyök van; a csípőcsonton nem alakult ki csípőcsonti taraj, a tuber superius hátra tolódott az acetabulum fölé és erőteljes csípőcsontközi bütyök alakult ki) (Venczel et al. 2016).

Palaeobatrachida békák (Palaeobatrachidae): A palaeobatrachida békák 3 új fajt írtuk le a szucsági korai oligocénből (*Albionbatrachus oligocenicus* Venczel, Codrea & Fărcaș, 2013), az észak magyarországi és a partiumi középső miocénből (*Palaeobatrachus hiri* Venczel, 2004 és *P. codreavladii* Venczel, 2021). A betfiai korai pleisztocénből leírt, de az 1956-os magyarországi forradalom idején megsemmisült *Palaeobatrachus langhae* típusanyagának pótlására neotípust jelöltünk ki. A palaeobatrachida békák valamennyi képviselője vízhez kötődő életmódot folytatott és a legutolsó faj (*P. langhae*) kipusztulását az éghajlat hidegebbre és szárazabbra fordulása okozhatta.

Ásóbékafélék (Pelobatidae): A mátraszőlősi középső miocén (badeni) lelőhelyekről az ásóbékafélék egy új fajt (*Pelobates sanchizi* Venczel, 2004) írtam le. A holotípus (frontoparietale) oldalsó felső nyúlványán (processus lateralis superior) megfigyelhető ízületi felszín arra utal, hogy a frontoparietale és a pikkelycsontról között széles csontív alakult ki. Ez kevésbé széles a késő oligocénből ismeretes *P. decheni* csontívéhez képest, de jóval szélesebb, mint a recens zöld ásóbékáé (*P. syriacus*); a fosszilis *Eopelobates* és a barna ásóbéka (*P. fuscus*) nem rendelkezik ilyen csontívvel.

Neobatrachia békák: A különös csontvázú *Hungarobatrachus szukacsi* Szentesi & Venczel,

2010 (erőteljesen elcsontosodott koponyával, a fedőcsontokon gödörkés-csontgumós diszizációval, a csípőcsonton kiemelkedő és vonalkás mintázatú csonttarajjal és mediolaterálisan megvastagodott csípőcsontközi bütyökkel) az egyetlen fajszerűt azonosított Neobatrachia kételtű az iharkúti késő kréta (santoni) faunában. A parszimónia analízis megerősítette azt a korábbi feltevést, hogy a Neobatrachia békákhoz tartozik, de a korábbi elgondolástól eltérően nem a ranoid- hanem a hyloid-csoport része lehetett. Testfelépítéséből adódóan feltehetően gyors sodrású folyóvizekben, illetve azok környékén élhetett.

Tejuszerű gyíkok (Barbatteidae): A "Hátszegsziget" késő kréta lelőhelyeiről egy új tejuszerű gyíksaladot (Barbatteidae Codrea, Venczel & Solomon, 2017) és annak két új tagját (*Barbatteius vremiri* Venczel & Codrea, 2016; *Oardasaurus glyphis* Codrea, Venczel & Solomon, 2017) írtuk le. Kimutattuk, hogy a koponya egyes csontjain megfigyelhető csontmintázat (pileus) átmenetet képez a tejufélék és a nyakörvös gyíkok között. Szemben a nyakörvös gyíkokkal, amelyeknél a recessus scalae tympani medialis nyílását az otooccipitale határolja (pleziomorfiá), a *Barbatteius vremiri* tejuszerű gyíknál és a teioid gyíkoknál a MARST-ot legalább részben a prooticum posteroventrális része határolja (szinapomorfiá).

Siklófélék (Colubridae): A Polgárdi 4. késő miocénből (messinai) 3 új valódi siklóféléket írtam le (*Coronella miocaenica* Venczel, 1998; *Zamenis praelongissimus* Venczel, 1994 és *Z. szyndlari* Venczel, 1998), ezzel az onnan azonosított valódi siklófélék száma legalább hatra emelkedett (onnan még ismeretesek: *Elaphe kormosi*, *Hierophis hungaricus* és *Telescopus* sp.). Az új fajok egyes morfológiai bélyegei már a mai recens fajokéra emlékeztetnek (a *Coronella miocaenica* a *C. austriaca*-ra, a *Zamenis praelongissimus* a *Z. longissimus*-ra és a *Zamenis szyndlari* a *Z. situla*-ra). A késő miocén kígyó-faunájának faji összetétele már tükrözi a miocén végére kialakult valódi siklófélék dominanciáját.

Atoposaurid krokodilok (Atoposauridae): A korábban egyes szerzők által kipusztultnak hitt kistermetű atoposaurid eusuchia krokodiloknak egy késő kréta (maastrichti) képviselőjét írtuk le a Hátszegi-medence, Puj lelőhelyéről (*Aprosuchus ghirai* Venczel & Codrea, 2019). Az *A. ghirai* több szinapomorfia alapján a „Hátszeg-szigetről” ismeretes és jóval nagyobb *Sabresuchus sympiestodon* testvértaxonja; a ketjük közötti csontmorfológiai és méretbeli különbségek a szigeti körülmények között kialakult adaptív radiáció következményének tekinthető.

Alligatoroid krokodilok (Diplocynodontidae): Az európai bennszülött alligatoroid krokodilok Diplocynodontidae családjának egy késő eocén (priabonai) képviselőjét a kolozsmonostori egykori kőfejtő leletanyaga alapján mutattuk ki. A *Diplocynodon kochi* Venczel & Codrea, 2022 különlegessége, hogy sekélytengeri üledékes kőzetből került elő. Sajátos csontmorfológiai karakterei között említendő az állkapcsi záróizom tapadási felületének fejlettsége a falcsonton és a pikkelycsonton és az oldalról lapított utolsó állcsonti fogak és alveolusok. Mindezek aktív táplálékszerzési magatartásról tanúskodnak az egykori sekélytengeri és folyóvízi környezetekben.

Fauna változások a késő krétától a negyedkorig: A vizsgált kételtű- és hüllő faunák a késő krétától a negyedkorig, a tektonikai folyamatokkal és az ezekkel összefüggő klíma- és környezetváltozásokkal összhangban folyamatosan változtak. A környezetváltozásokra érzékeny farkos- és farkatlan kételtű (gőték, vakgőtefélék, palaeobatrachidák), és egyes hüllők (varánuszok, krokodilok) is alkalmasnak bizonyultak az egykori környezeti rekonstrukciókra.

A késő kréta sziget-faunákban a környező kontinensekről bevándorló fajokból (főleg Ny-Európa és Afrika) számos bennszülött taxon alakult ki és fejlődött tovább. A kréta végén bekövetkező kihalási eseményt több csoport is túlélte (albanerpetontidék, dajkabéka-félék, unkabéka-félék, anguimorph squamaták).

Az eocén-oligocén faunaváltást a krokodilok közül a Diplocynodontidae család képviselői éltek túl és azok a középső miocénig (korai szarmatáig) maradtak fenn a Kárpát-medencében. Az oligocén folyamán először jelentek meg a régióban az első farkos kételtűek (Proteidae), a gondwanai rokonságú palaeobatrachidák (*Albionbatrachus*) és a valódi békák (Ranidae). Európa nyugati részével összhangban, a paleogén végétől az ősi kígyók (Boidae, Aniliidae) fokozatosan kiszorultak a faunából és helyüket a miocénben a modern siklófélék (Colubridae) és a viperák (Viperidae) veszik át.

A középső miocénben (a szarmata korszak végén) megjelennek Ázsia felől az első európai szögletes fogsorú gőték (Hynobiidae), a szkinkek (*Chalcides*) és újra felbukkannak az albanerpetontidék. A tüdőtlen szalamandrák (*Speleomantes*), egyes ősi szalamandrafélék (*Salamandrina*, *Mertensiella*, *Chelotriton*), izsaptúró békák (*Pelodytes*) és a nagytű viperák (*Macrovipera*) a Kárpát-medencében is előfordultak. A *Mertensiella* és a *Pelodytes* kimutatása állatföldrajzi szempontból azért fontos, mivel dokumentálják az egykori migrációs útvonalat az adott taxonok kelet-európai (kaukázusi: *Mertensiella caucasica*, *Pelodytes caucasicus*) és nyugat-európai (ibériai: *Chioglossa lusitanica*, *Pelodytes ibericus*) populációi között. A kígyó faunákban a miocén végére a modern siklófélék kerülnek túlsúlyba.

A negyedkor elején az újabb klíma- és környezeti változásoknak jelentős hatása volt egyes ektoterm csoportokra, ami az albanerpetontidék és palaeobatrachidák végleges kipusztulását okozta, míg számos melegkedvelő alak elterjedési területe jóval délebbre tolódott (*Latonia*, *Pseudopus*, *Scolecophidia*, *Hierophis viridiflavus*, *H. gemonensis*, *Telescopus fallax*, *Elaphe quatuorlineata*, *Vipera ammodytes*).

7. A KUTATÁSOK TÁVLATI IRÁNYAI

Az albanerpetontidék esetében a származásuk kérdése megválaszolatlan maradt, amely egyes szakértők szerint valamelyik paleozoikumi

temnospondyl vagy lepospondyl kételtű csoportban keresendő; a csoport geológiai léptékben rendkívül gyors kipusztulásának okai még szintén válaszra várnak.

A korongnyelvű békák esetében a hátszegi produktív lelőhelyek anyagaiban fellelhető (még publikálatlan) egyes koponyacsontok (pl. prooticum-exoccipitale) microCT vizsgálata közelebb vihet a recens fajokkal való rokoni kapcsolataik tisztázásához.

A Hátszegi és az Erdélyi-medence késő kréta (maastrichti) fauna diverzitásának alapos feltérképezése távolról sem fejeződött be, az albanerpetontidék, békák és a squamaták körében további új taxonok leírása várható.

A Kárpát-medencében az eocén - oligocén határon bekövetkező mélyreható faunaváltozásokat még nem sikerült alaposan dokumentálni. Erre a Kolozsvártól-Egeresig terjedő korai oligocén (rupeli) Danki Formáció produktív lelőhelyei mellett, a magánkézben lévő késő eocén (priabonai) kőfejtők is alkalmasak lehetnek.

A késő miocénből leírt valódi siklófélek és viperák (*Macrovipera* és *Vipera*) filogenetikai viszonyait kladisztikai vizsgálatokkal kelleme alátámasztani, ugyanakkor jónéhány taxon státusza [pl. *Vipera burgenlandica* (versus *Macrovipera gedulyi*), *Z. paralongissimus*, *Natrix longivertebrata* (versus *N. rudabanyensis*] megérett a revízióra.

Több területen (késő kréta - paleogén, középső miocén, pliocén) jelenleg is intenzív kutatások folynak, így a közeljövőben az egykori fauna diverzitásra és a környezeti rekonstrukciókra is további lehetőségek nyílnak.

8. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Köszönettel tartozom Jurcsák Tibor, Marossy Anna, Rozalia Poliș és Mircea Paina néhai muzeológusoknak, akik kezdeti munkámat önzetlenül támogatták, beleértve az alapvető szakirodalomhoz való hozzáférést, recens összehasonlító anyagok begyűjtését, kipreparálását és a szükséges infrastruktúrához való hozzáférést.

A recens összehasonlító anyagok begyűjtésében és a szakirodalomhoz való hozzáférésben önzetlenül segített Ioan Ghira (Kolozsvár), Dan Cogălniceanu (Bukarest), Deli Olivér György (Budapest), Hír János (Pásztó), Kordos László (Budapest), James D. Gardner (Drumheller), Anthony P. Russell (Calgary), Sergius L. Kuzmin (Moszkva), Alexey V. Ischnenko (Ekatyerinburg), Farkas Balázs (Budapest), Korsós Zoltán (Budapest), Ujhelyi Péter (Budapest), Dankovics Róbert (Szombathely), Zbigniew Szyndlar (Krakkó), Wolfgang Böhme és Dennis Rödder (Bonn), Borja Sanchíz (Madrid), Gernot Rabeder, Karl L. Rauscher, Ortwine Schultz és Cabela Antonia (Bécs), Michael J. Benton (Bristol), Susan E. Evans (London), Ermi Zhao (Peking) és Walter Auffenberg (Gainesville).

Köszönettel tartozom Kordos Lászlónak, Jánossy Dénesnek, Hír Jánosnak, Gasparik Mihálynak, Szabó Jánosnak, Szabó T. Attilának, Dulai Alfrédnek, Szentesi Zoltánnak, Ősi Attilának, Makádi Lászlónak, Szabó Mártonnak, Pazonyi Piroskának, Vlad Aurel Codreanának, Csiki-Sava Zoltánnak, Emanoil Știucának, Paul Dammnak, Dan Grigorescunak, Ștefan Vasilenak, Sevket Sennek, Zbyněk Ročeknek, Thierry Smithnek, Eberhard „Dino” Freynek, Stephan Schaalnak, Alexandru Solomonnak, Kessler Jenőnek, Vremir Mátyásnak, Liana Săsărannak, Cristina Fărcașnak, Dorina Golbannak, Radu R. Huzanak és még számos kollégának, akik részt vettek a fosszilis leletanyagok begyűjtésében, illetve segítettek a gyűjteményi anyagokhoz való hozzáférésben.

Köszönet illeti a szakmai tanácsokért Kordos Lászlót, Hír Jánost, Bogdan Stugrent, Nicolae Tomescut, Kessler Jenőt, Zbigniew Szyndlart, James D. Gardnert, Jean-Claude Raget, Borja Sanchízt, Zbyněk Ročeket, Susan E. Evanst, Massimo Delfinot, Martin Ivanovot, Salvador Bailont, Hugues-Alexandre Blaint, Wolfgang Böhmét, Tomias Massonnet és Elena Syromyatnikovat.

Az évek során eredményes szakmai együttműködés alakult ki számos kutatóval, akikkel egy vagy több közös cikkünk szül-

etett. Itt csak a legfontosabb szerzőtársaimat említem meg: Hír Jánost, Vlad A. Codreat, Szentesi Zoltánt, James D. Gardnert, Borja Sanchízt, Zbyněk Ročeket, Jean-Claude Rage, Csiki-Sava Zoltánt, Ștefan Vasilet, Ioan Ghirat, Dan Cogălniceanu, Thierry Smith, Alexandru Solomont és Marian Bordeianu.

Munkámat számos intézmény és szervezet elnyert pályázatok révén támogatta: Savaria Múzeum (Szombathely, 1990), Soros Alapítvány (Budapest, Bécs, 1991), Kulturális Minisztérium, Bukarest (Krakkó, 1993), Societas Europaea Herpetologica (Bonn, 1995); MTA Bolyai János kutatói ösztöndíj (Budapest, 1998-2000); MTA Domus Hungarica Scientiarum et Artium (Budapest, 2002, 2006); MNCN, Madrid, EU-BIODIBERIA (2003); Marie-Céline Buchy (Basel, 2003); SYNTHESYS (ES-TAF 934/2005, ES-TAF 4548/2008, ES-TAF 5747/2016); Royal Tyrell Museum Cooperating Society (Drumheller, 2008), MTA Domus Szülőföldi Senior Pályázat (5697/35/2015/HTMT); OTKA T-014412, T-029148, T-046719; CNCSIS (PN-II-IDPCE-2011-3-0381).

9. ENGLISH ABSTRACT

I completed during the last 30 years a number of co-authored researches devoted to the fossil amphibian and reptile assemblages derived from at least 55 fossil localities in the Carpathian basin. The identified amphibian and reptile taxa, mainly consist of tridimensionally preserved isolated examples, or more rarely of fused skeletal parts, bearing one or more diagnostic characters. Based on the skeletal remains we recognized and described a series of new lissamphibians, squamate reptiles and archosaurian taxa, that have been assigned to 12 higher taxonomic units (families).

Allocaudates (Albanerpetontidae): We described the geologically youngest albanerpetontid amphibian (*Albanerpeton pannonicum*

Venczel & Gardner, 2005) from the Pliocene of Csarnóta 2 locality. The microCT investigation of the completely preserved neurocranium of *A. pannonicum* has confirmed that the latter and all Allocaudata amphibians are part of Lissamphibia (Maddin et al. 2013). In contrary to previous cranial reconstructions, it has been proven that the relatively large nasal bones fuse to the premaxillary pars dorsalis and posteriorly the nasals are in contact with the relatively small prefrontal bones. The albanerpetontids were recorded from the Late Cretaceous of Iharkút and "Hátszeg-island", they were lacking from the European Paleogene, but reappeared again during the early Miocene (in the Carpathian Basin in the late Sarmatian), and finally went extinct in the early Pleistocene due to climate and environmental changes (Gardner & Böhme 2008, Gardner et al. 2021).

Asiatic salamanders (Hynobiidae): Among the morphologically and reproductively primitive (external fertilization) hynobiid caudates I have described a new extinct genus with two new species (*Parahynobius betfianus* and *P. kordosi*) from the late Miocene of Polgárdi, Hungary and early Pleistocene of Betfia, Romania. The fossil record of these Asiatic salamanders revealed that their first appearance date in the Carpathian basin is from the late Sarmatian (Felsőtárkány basin) and the last occurrence date from the early Pleistocene of Betfia. The westernmost location of their distribution is known from present day Gerecse Mountains (Tardosbánya, MN 12). Their west-directed distribution were favoured probably by the increasing precipitation tendency in latest Sarmatian and by their reproductive strategy (higher number of eggs laid). The gene flow between the European and Asiatic populations was interrupted probably during the late Miocene leading to isolation of the European populations that finally might resulted in their withdrawal (local extinction) from the European continent.

Proteids (Proteidae): We described the geologically oldest representative of proteids (*Mioproteus gardneri* Venczel & Codrea, 2018), from the early Oligocene (Rupelian, MP 23-24) localities of Cluj-Napoca and Suceag. *M. gardneri* possessed several typical attributes of the genus *Mioproteus* (e.g., the reduced maxilla is replaced by the vomer), and preferred probably well-oxygenated, freshwater environments.

Salamandrids (Salamandridae): The morphologically peculiar newt (*Carpathotriton matraensis* Venczel, 2008), recorded from the middle Miocene (badenian - sarmatian) localities of Mátraszőlős and Tauț, has been provided with extremely high neural spines on its presacral vertebrae, with short tooth row in its mandible and with long and slender extremities indicating that it has been linked closely to the aquatic habitats with a peculiar food preference.

Alytid frogs (Alytidae): One of the Late Cretaceous (Maastrichtian) representatives of alytid frogs (*Paralatonia transylvanica* Venczel & Csiki, 2003) has been recorded from "Hațeg-island" suggesting the fact that the group populated successfully the Western-Tethyan archipelago. Most frequently, it has been recovered from lacustrine-fluviatile sediments indicating its similar habitat preference with those of present day discoglossid frogs.

Bombinatorid frogs (Bombinatoridae): The geologically oldest representative of bombinatorine frogs (*Hatzegobatrachus grigorescui* Venczel & Csiki, 2003) has been recorded from a number of Late Cretaceous (Maastrichtian) localities of "Hațeg-island". *H. grigorescui* possessed already several diagnostic characters on its skeleton (e.g., the presence of zygosphenes-zygantrum joint between presacral vertebrae, the articulation between the sacral vertebra and urostyle was monocondylar, the ilium was devoid of an iliac crest, the tuber superius of the ilium is positioned back above the acetabulum and provided with a large

interiliac tubercle) typical of Bombinatoridae frog family (Venczel et al. 2016).

Palaeobatrachid frogs (Palaeobatrachidae): We described three new species of palaeobatrachid frogs from the early Oligocene of Suceag (*Albionbatrachus oligocenicus* Venczel, Codrea & Fărcaș, 2013), from the middle Miocene of N-Hungary (*Palaeobatrachus hiri* Venczel, 2004) and Partium, Romania (*Palaeobatrachus codreavlahi* Venczel, 2021). We designated a neotype for the early Pleistocene *Palaeobatrachus* (= *Pliobatrachus*) *langhae* (Fejérváry, 2017), that has been destroyed during the Hungarian Revolution of 1956. All palaeobatrachids were linked closely to freshwater habitats, while the geologically youngest *P. langhae* went extinct probable during the early Pleistocene, due to climate and environmental changes.

Pelobatid frogs (Pelobatidae): I described a new pelobatid frog species (*Pelobates sanchizi* Venczel, 2004) from the middle Miocene of Mátraszőlős, Hungary. The articulating surface of the processus lateralis superior on the holotype specimen (frontoparietal) suggests that it possessed a rather wide frontoparietal-squamosal bridge. However, that bridge was somewhat narrower than that known in the late Oligocene pelobatid frog *P. decheni*, but significantly wider than that in recent green spadefoot toad (*P. syriacus*); in the fossil *Eopelobates* and the recent brown spadefoot toad (*P. fuscus*) such bridge is lacking.

Neobatrachian frogs: Hungarobatrachus szukacsi Szentesi & Venczel, 2010, provided with an over-ossified skeleton (strongly ossified skull bones, covered by pitted or tubercular sculpture, the ilium possessed a high iliac crest bearing striation laterally and with medio-laterally thick interiliac tubercle), is the only species level Neobatrachian anuran, known solely from the Late Cretaceous (Santonian) of Iharkút. The parsimony analyses reconfirmed the earlier supposition that it is a mem-

ber of Neobatrachia, however, surprisingly it was placed within the hylids, instead of ranoid frogs, as considered previously. Derived from its peculiar skeleton, *Hungarobatrachus* putatively might have been distributed along fast-flowing rivers.

Teioid lizards (Barbatteidae): We described from the Late Cretaceous (Maastrichtian) localities of "Hațeg-island" a new teioid lizard family (Barbatteidae Codrea, Venczel & Solomon, 2017), with two new members (*Barbatteius vremiri* Venczel & Codrea, 2016; *Oardasaurus glyphis* Codrea, Venczel & Solomon, 2017). We demonstrated that the osteodermal crust bearing the impressions of the cephalic scales (pileus), is transitional between teiid- and lacertid lizards. In contrary to lacertids, in which the medial aperture of recessus scalae tympani (MARST) is bordered by the otooccipital (plesiomorphy), in the barbatteid lizard *Barbatteius vremiri* and in other teioids, the MARST is bordered at least partially by the posteroventral margin of the prootic (synapomorphy).

Colubrid snakes (Colubridae): I described from the late Miocene (Messinian) localities of Polgárdi 4 three new colubrid taxa (*Coronella miocaenica* Venczel, 1998; *Zamenis praelongissimus* Venczel, 1994 and *Z. szynllari* Venczel, 1998), which demonstrates a more diverse colubrid assemblage in the Polgárdi localities than previously known (other known taxa: *Elaphe kormosi*, *Hierophis hungaricus* and *Telescopus* sp.). Some of the morphological characters seen in the newly described fossil taxa is reminiscent of those of some recent snakes (e.g., *Coronella miocaenica* rem. of *C. austriaca*, *Zamenis praelongissimus* rem. of *Z. longissimus* and *Zamenis szynllari* rem. of *Z. situla*). The composition of these snake assemblages already reflects the clear dominance of true colubrids.

Atoposaurid crocodylians (Atoposauridae): We described from the Late Cretaceous

(Maastrichtian) of Pui locality in the Hațeg-basin, a small-sized atoposaurid eusuchia crocodylian (*Aprosuchus ghirai* Venczel & Codrea, 2019), considered previously by some authors as being extinct. *A. ghirai*, based on several synapomorphies, appears as the sister-taxon of *Sabresuchus sympiestodon*, known also from the "Hațeg-island". Disparity between these taxa may be considered a consequence of adaptive radiation amid insular conditions.

Alligatoroid crocodylians (Diplocynodontidae): Based on the fossil material collected from the former limestone quarry of Cluj-Mănăsturi about 130 years ago, we described a new late Eocene (Priabonian) representative of the family Diplocynodontidae (*Diplocynodon kochi* Venczel & Codrea, 2022). The peculiarity of *D. kochi* is related to the fact that it has been recovered from shallow marine sediments. Among the diagnostic characters, it possessed an extended insertion surface of jaw adductor muscles (MAMEP) on the parietal and squamosal, and it has been provided with mediolaterally compressed posterior maxillary teeth and alveoli. All these features might be linked to its food procuring behaviour in the shallow marine or fluvial environments.

Late Cretaceous - Early Pleistocene faunal changes: The faunal changes of the studied amphibian and reptile assemblages were continuous during the Late Cretaceous - early Pleistocene interval being closely linked to climate and environmental changes in association with the ongoing tectonical processes. Several caudate and anuran taxa (newts, proteids, palaeobatrachids) and some reptiles (e.g., varanids and crocodylians) were highly responsive to climate and environmental changes, therefore considered adequate for paleoenvironmental reconstructions.

Numerous taxa from the Late Cretaceous of western-Tethyan archipelago, resulted from transoceanic dispersal or immigration through temporary land bridges (mostly from W-Europe or Africa), evolved into endemic

genera and species. Several groups survived the Cretaceous–Paleogene extinction event (e.g. albanerpetontids, alytid- and bombinatorine frogs and anguimorph squamates).

Among crocodylians, the extinction event across the Eocene - Oligocene boundary was survived only by the representatives of Diplocynodontidae, that group being present in the Carpathian basin up to the middle Miocene (early Sarmatian). During the Oligocene, the representatives of the salamandroids (Proteidae), of the Gondwanan related palaeobatrachids (*Albionbatrachus*) and the true frogs (Ranidae) appeared first in the Carpathian region. Similarly to western Europe, the end of the Paleogene marks the fall of the ancient snake faunas (Boidae, Aniliidae) being replaced step-by-step by modern colubrids and viperids.

During the middle Miocene (late Sarmatian) appeared the first asiatic salamanders (Hynobiidae), the scincids (*Chalcides*) and reappeared the albanerpetontids. The presence of plethodontids (*Speleomantes*), of some primitive salamandrids (*Salamandrina*, *Mertensiella* and *Chelotriton*), some pelodytid frogs (*Pelodytes*) and those of large bodied vipers (*Macrovipera*) is also confirmed. The presence of *Mertensiella* and *Pelodytes* is of zoogeographical importance, because it documents the former migration route between the related eastern European (Caucasian: *Mertensiella caucasica*, *Pelodytes causicus*) and western European (Iberian: *Chioglossa lusitanica*, *Pelodytes ibericus*) amphibian taxa. In the snake fauna, there is a clear dominance of modern colubrids at the end of the Miocene.

The climate turning into colder and drier, and the associated environmental changes during the early Pleistocene, caused probably the extinction of albanerpetontids and palaeobatrachids. A number of thermophilous taxa shifted their area of distribution southwards (*Latonia*, *Pseudopus*, *Scolecophidia*, *Hierophis viridiflavus*, *H. gemonensis*, *Telescopus fallax*, *Elaphe quatuorlineata*, *Vipera ammodytes*).

Future research perspectives: The origin of the albanerpetontids still remains an open question, which, according to some authors should be expected from one of the Paleozoic amphibian groups.

MicroCT investigations of some cranial bones (e.g., prootic-exoccipital) in the alytid frogs derived from some productive Late Cretaceous fossil sites may solve their closer phylogenetic relationships with the other alytid frogs.

The evaluation of the Late Cretaceous diversity of vertebrate assemblages from the Hațeg and Transylvanian basin is far to be completed and new discoveries are expected in the future especially among anurans, squamates and albanerpetontids.

The Eocene–Oligocene transition in the Carpathian basin is still weakly documented. Beside the few productive fossil localities from the early Oligocene (Rupelian) Dâncu Formation, there are a number of late Eocene limestone quarries, that should be investigated.

The phylogenetic relationships of late Miocene colubrids and viperids should be established by parsimony analyses. On the other hand, the status of several taxa (e.g. *Vipera burgenlandica* versus *Macrovipera gedulyi*, *Zamenis paralongissimus*, *Natrix longivertebrata* versus *Natrix rudabanyaensis*) should be urgently re-evaluated.

10. FELHASZNÁLT IRODALOM

- Adams, T. L. 2014. Small crocodyliform from the Lower Cretaceous (late Aptian) of central Texas and its systematic relationship to the evolution of Eusuchia. *Journal of Paleontology* **88**: 1031–1049.
- Agnolin, F. 2012. A new Calyptocephalellidae (Anura, Neobatrachia) from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina, with comments on its systematic position. *Studia Geologica Salmanticensia* **48**(2): 129–178.
- AmphibiaWeb. 2019. <http://amphibiaweb.org>. University of California, Berkeley, USA.
- Andrade, M. B., Hornung, J. J. 2011. A new look into the periorbital morphology of *Goniopholis*

- (Mesoeucrocodylia: Neosuchia) and related forms. *Journal of Vertebrate Paleontology* **31**: 352–368.
- Averianov, A. O., Tjutkova, L. A. 1995. *Ranodon* cf. *sibiricus* (Amphibia, Caudata) from the Upper Pliocene of Southern Kazakhstan: the first fossil record of the family Hynobiidae. *Paläontologische Zeitschrift* **69**: 257–264.
- Báez, A. M., Gómez, R. O. 2016. Revision of the skeletal morphology of *Eodiscoglossus santonjae*, an Early Cretaceous frog from northeastern Spain, with comments on its phylogenetic placement. *Fossil Imprint* **72**(1-2): 67–77.
- Báez, A. M., Gómez, R. O. 2019. Redescription of the overlooked basal frog *Wealdenbatrachus* reveals increased diversity among Early Cretaceous anurans. *Cretaceous Research* **99**: 14–29.
- Bailon, S. 1991. Amphibiens et reptiles du Pliocène et du Quaternaire de France et d'Espagne: mise en place et évolution des faunes. Unpublished Thesis, Université Paris 7.
- Bailon, S. 1999. Différentiation ostéologique des anoures (Amphibia, Anura) de France In: Desse, J. & Desse-Berset, N. (Eds.), *Fiches d'ostéologie animale pour l'archéologie Serie C, varia: 1–42*, (APDCA), Antibes.
- Başoğlu, M., Zaloglu, S. 1964. Morphological and osteological studies in *Pelobates syriacus* from Izmir region, Western Anatolia. *Senckenbergiana biologica* **45**: 233–242.
- Benton, M. J., Csiki, Z., Grigorescu, D., Redelstorff, R., Sander, P. M., Stein, K., Weishampel, D. B. 2010. Dinosaurs and the island rule: the dwarfed dinosaurs from Hațeg Island. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **293**: 438–454.
- Biton, R., Boistel, R., Rabinovich, R., Gafny, S., Brumfeld, V., Bailon, S. 2016. Osteological observations on the alytid anura *Latonia nigriventer* with comments on functional morphology, biogeography, and evolutionary history. *Journal of Morphology* **277**(9): 1131–1145.
- Biton, R., Geffen, E., Vences, M., Cohen, O., Bailon, S., Rabinovich, R., Malka, Y., Oron, T., Boistel, R., Brumfeld, V., Gafny, S. 2013. The rediscovered Hula painted frog is a living fossil. *Nature Communications*, **4**(1959): 1–6.
- Blackburn, D. C., Bickford, D. P., Diesmos, A. C., Iskandar, D. T., Brown, R. M. 2010. An ancient origin for the enigmatic Flatheaded Frogs (Bombinatoridae: *Barbourula*) from the islands of Southeast Asia. *PloS ONE*, **5**(8): 1–9. e12090.
- Blackburn, D. C., Wake, D. B. 2011. Class Amphibia Gray, 1825; pp. 39–55 in Z.-Q. Zhang (ed.), *Animal Biodiversity: An Outline of Higher-level Classification and Survey of Taxonomic Richness*. *Zootaxa* 3148. Magnolia Press, Auckland, New Zealand.
- Blanco, A. C. 2017. Vertebrate microfossil diversity from the Tresp Formation (Maastrichtian): Contributions to evolution of the Late Cretaceous terrestrial ecosystems from the northeastern Iberian Peninsula, Unpublished PhD Thesis, Universitat Autònoma de Barcelona, 357 pp.
- Bodor, E. R., Baranyi, V. 2012. Palynomorphs of the Normapolles group and related plant mesofossils from the Iharút vertebrate site, Bakony Mountains (Hungary). *Central European Geology* **55**(3): 259–292.
- Bojar, A.-V., Grigorescu, D., Ottner, F., Csiki, Z. 2005. Palaeoenvironmental interpretation of dinosaur- and mammal-bearing continental Maastrichtian deposits, Hațeg basin, Romania. *Geological Quarterly* **49**: 205–222.
- Bojar, A. V., Halas, S., Bojar, H.-P., Grigorescu, D., Vasile, Ș. 2011. Upper Cretaceous volcanoclastic deposits from the Hațeg Basin, South Carpathians (Romania): K-Ar ages and intrabasinal correlation. *Geochronometria* **38**: 182–188.
- 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.
- Bolkay, S. J. 1919. Osnove uporedne osteologije anurskih batrahija. *Glasnik Zamaljskog Muzeja Bosni i Hercegovini* (1919): 277–357.
- Bona, P., Desojo, J. B. 2011. Osteology and cranial musculature of *Caiman latirostris* (Crocodylia: Alligatoridae). *Journal of Morphology* **272**: 780–795.
- Borsuk-Bialynicka, M., Lubka, M., Böhme, W. 1999. A lizard from Baltic amber (Eocene) and the ancestry of the crown group lacertids. *Acta Palaeontologica Polonica* **44**: 349–382.
- Bossuyt, F., Roelants, K. 2009. Anura. In S. B. Hedges & S. Kumar (Eds.), *The timetree of life* (pp. 357–364). New York: Oxford University Press.
- Botfalvai, G., Ösi, A., Mindszenty, A. 2015. Taphonomic and paleoecologic investigations of the Late Cretaceous (Santonian) Iharút vertebrate assemblage (Bakony Mts, Northwestern Hungary). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **417**: 379–405.
- Botfalvai, G., Csiki-Sava, Z., Grigorescu, D., Vasile, Ș. 2017. Taphonomical and palaeoecological investigation of the Late Cretaceous (Maastrichtian) Tuștea vertebrate assemblage (Romania);

- Hațeg Basin) - insights into a unique dinosaur nesting locality. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **468**: 228–262.
- Botfalvai, G. 2018. Az iharkúti késő-kréta (santonni) kontinentális gerinces lelőhely szedimentológiai, tafonómiai és paleoökológiai vizsgálata. PhD thesis, ELTE, Budapest.
- Böhme, M. 1998. *Archaeotriton basalticus* (v. Meyer, 1859) (Urodela, Salamandridae) aus dem Unteroligozän von Hammerunterwiesenthal (Freistaat Sachsen). *Abhandlungen des Staatlichen Museums für Mineralogie und Geologie zu Dresden* **43/44**: 265–562.
- 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.
- Böhme, W., Roček, Z., Špinar, Z. V. 1982. On *Pelobates decheni* Troschel, 1861, and *Zaphrissa eurypelis* Cope, 1866 (Amphibia: Salientia: Pelobatidae) from the Early Miocene of Rott near Bonn, West Germany. *Journal of Vertebrate Paleontology* **2**(1): 1–7.
- Bremer, K. 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics* **10**: 295–304.
- Brochu, C. A. 1999. Phylogenetics, taxonomy, and historical biogeography of Alligatoroidea. *Journal of Vertebrate Paleontology* **19**(S2): 9–100.
- Brochu, C. A. 2001. Congruence between physiology, phylogenetics and the fossil record on crocodylian historical biogeography, in Grigg G. C., Seebacher F. & Franklin C.E. (Eds.), *Crocodylian biology and evolution*. Surrey Betty & Sons, Chipping Norton NSW, Australia, 446 p.
- Brochu, C. A. 2004. Alligatorine phylogeny and the status of *Allognathosuchus* Mook, 1921. *Journal of Vertebrate Paleontology* **24**(4): 857–873.
- Bunzel, E. 1871. Die Reptilfauna der Gosauformation in der Neuen Welt bei Weiner-Neustadt. *Abhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Geologischen Reichsanstalt* **5**: 1–18.
- Burbrink, F. T., Lawson, R. 2007. How and when did Old World rat snakes disperse into the New World? *Molecular phylogenetics and evolution* **43**: 173–189.
- Butler, P. M., Clemens, W. A. 2001. Dental morphology of the Jurassic Holotherian mammal *Amphitherium*, with a discussion of the evolution of mammalian post-canine dental formulae. *Palaeontology* **44**(1): 1–20.
- Busbey, A. B. 1995. Structural consequences of skull flattening in crocodylians. In: Thomason, J. F. (Ed.), *Functional morphology in vertebrate paleontology*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 173–192.
- Caldwell, M. W., Nydam, R. L., Palci, A., Apes-teguía, S. 2015. The oldest known snakes from the Middle Jurassic-Lower Cretaceous provide insights on snake evolution. *Nature Communications* **6**: 5996.
- Čerňanský, A., Augé, M. L. 2013. New species of the genus *Plesiolacerta* (Squamata: Lacertidae) from the Upper Oligocene (MP28) of southern Germany and a revision of the type species *Plesiolacerta lydekkeri*. *Palaeontology* **56**: 79–94.
- Clark, J. M. 1986. Phylogenetic relationships of the crocodylomorph archosaurs. PhD thesis, University of Chicago, 556 pp.
- Clarke, B. T. 1981. Comparative osteology and evolutionary relationships in the African Raninae (Anura Ranidae). *Monitore Zoologico Italiano. Supplemento* **15**(1): 285–331.
- Codrea, V., Fărcaș, C. 2002. Principalele asociații de tetrapode continentale paleogene din Transilvania: distribuție stratigrafică și semnificații paleoambientale. *Armonii Naturale* **4**: 80–90.
- Codrea, V., Hosu, A., Filipescu, S., Vremir, M., Dica, P., Săsăran, E., Tanțău, I. 2001. Aspecte ale sedimentației Cretacic superioare din aria Alba-Iulia – Sebeș (jud. Alba). *Studii și Cercetări (Geologie Geografie)* **6**: 63–68.
- Codrea, V., Smith, T., Venczel, M., Solomon, A., Fărcaș, C. 2012. Maastrichtian multituberculates from Oarda de Jos, Metaliferi sedimentary area (Transylvania, Romania). In: Processes and Forcing Factors in Geology, Brussels, 4th Int. Geol. Bel. Meet., Moving Plates and Melting Ice Caps, Abs., 153.
- Codrea, V., Solomon, A. 2012. Peculiar fossilization and taphonomy in Maastrichtian terrestrial deposits of Pui (Hațeg Basin, Romania). *Studii și cercetări (Geologie-Geografie)* **17**: 51–69.
- Codrea, V., Solomon, A., Venczel, M., Smith, T. 2014. A new kogaionid multituberculate mammal from the Maastrichtian of the Transylvanian Basin, Romania. *Comptes Rendus Palevol* **13**: 489–499.
- Codrea, V., Venczel, M., Solomon, A. 2017. A new family of teioid lizards from the Upper Cretaceous of Romania with notes on the evolutionary history of early teioids. *Zoological Journal of the Linnean Society* **181**(2): 385–399.
- Codrea, V., Venczel, M., Ursachi, L., Rățoi, B. 2017a. A large viper from the early Vallesian (MN 9) of Moldova (Eastern Romania) with notes on the palaeobiogeography of late Miocene “Oriental vipers”. *Geobios* **50**: 401–411.
- Codrea, V., Vremir, M., Jipa, C., Godefroit, P.,

- Csiki, Z., Smith, T., Fărcaș, C. 2010. More than just Nopcsa's Transylvanian dinosaurs: a look outside the Hațeg Basin. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **293**: 391–405.
- Cortéz-Gómez, A. M., Ruiz-Agudelo, C. A., Valencia-Aguilar, A., Ladle, R. J. 2015. Ecological functions of neotropical amphibians and reptiles: a review. *Universitas Scientiarum* **20**(2): 229–245.
- Costa, O. G. 1864. Paleontologia del Regno di Napoli. *Atti dell Accademia Pontaniana, Napoli* **8**: 1–198.
- Csiki, Z. 2005. Sistemática, tafonomia și paleoecologia microvertebratelor și dinosaurilor saurischieni din Maastrichtianul Bazinului Hațeg. PhD Thesis, University of Bucharest, 527 pp.
- Csiki, Z., Grigorescu, D., Rucklin, M. 2005. A new multituberculate specimen from the Maastrichtian of Pui, Romania and reassessment of affinities of *Barbatodon*. *Acta Palaeontologica Romaniae* **5**: 73–86.
- Csiki-Sava, Z., Buffetaut, E., Ősi, 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.
- Csiki-Sava, Z., Vremir, M., Vasile, Ș., Brusatte, S. L., Dyke, G., Naish, D., Norell, M. A., Totoianu, R. 2016. The east side story – the Transylvanian latest Cretaceous continental vertebrate record and its implications for understanding Cretaceous–Paleogene boundary events. *Cretaceous Research* **57**: 662–698.
- Csontos, L., Vörös, A. 2004. Mesozoic plate tectonic reconstruction of the Carpathian region. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **210**: 1–56.
- 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.
- Delfino, M., Böhme, M., Rook, L. 2007. First European evidence for transcontinental dispersal of *Crocodylus* (late Neogene of southern Italy). *Zoological Journal of Linnean Society* **149**: 239–307.
- Delfino, M., Codrea, V., Folie, A., Dica, P., Godefroit, P., Smith, T. 2008. A complete skull of *Allodaposuchus precedens* Nopcsa, 1928 (Eusuchia) and a reassessment of the morphology of the taxon based on the Romanian remains. *Journal of Vertebrate Paleontology* **28**: 111–122.
- Delfino, M., Sala, B. 2007. Late Pliocene Albanerpetontidae (Lissamphibia) from Italy. *Journal of Vertebrate Paleontology* **27**: 716–719.
- Delfino, M., Smith, T. 2012. Reappraisal of the morphology and phylogenetic relationships of the middle Eocene alligatoroid *Diplocynodon deponiae* (Frey, Laemmert, and Riess, 1987) based on a three-dimensional specimen. *Journal of Vertebrate Paleontology* **32**(6): 1358–1369.
- De l'Isle, M. A. 1877. Note sur un genre nouveau de batraciens Bufoniformes du terrain à *Elephas meridionalis* de Durfort (Gard) (*Platosphus gervaisii*). *Journal de zoologie* **6**: 472–478.
- DeMar, D. G. Jr. 2013. A new fossil salamander (Caudata, Proteidae) from the Upper Cretaceous (Maastrichtian) Hell Creek Formation, Montana, U.S.A. *Journal of Vertebrate Paleontology* **33**: 588–598.
- Duellman, W. E., Trueb, L. 1986. Biology of amphibians. New York: McGraw-Hill Book Company.
- Edwards, J. L. 1976. Spinal nerves and their bearing on salamander phylogeny. *Journal of Morphology* **148**: 305–328.
- Estes, R. 1964. Fossil vertebrates from the Late Cretaceous Lance Formation, eastern Wyoming. *University of California Publications in Geological Sciences* **49**: 1–180.
- Estes, R. 1969. Prosirenidae, a new family of fossil salamanders. *Nature* **224**: 87–88.
- Estes, R. 1981. Gymnophiona, Caudata. In: Wellnhofer P. (Ed.), *Handbuch der Paläoherpetologie*. Part 2. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 115 pp.
- Estes, R., Hoffstetter, R. 1976. Les Urodèles du Miocène de La Grive-Saint-Alban (Isère, France). *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle, Serie 398, Sciences de la Terre* **57**: 297–343.
- Evans, B. J., Brown, R. M., McGuire, J. A., Supriatna, J., Andayani, N., Diesmos, A., Melnick, D. J., Cannatella, D. C. 2003. Phylogenetics of fanged frogs: testing biogeographical hypotheses at the interface of the Asian and Australian faunal zones. *Systematic Biology* **52**: 1–29.
- Evans, S. E., Groenke, J. R., Jones, M. E. H., Turner, A. H., Krause, D. W. 2014. New material of *Beelzebubo*, a hyperossified frog (Amphibia: Anura) from the Late Cretaceous of Madagascar. *PLoS ONE* **9**: e87236.
- Evans, S. E., Jones, M. E. H., Krause, D. W. 2008. A giant frog with South American affinities from the Late Cretaceous of Madagascar. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **105**: 2951–2956.
- Evans, S. E., Milner, A. R. 1996. A metamorphosed salamander from the Early Cretaceous of Las

- Hoyas, Spain. *Philosophical Transactions of the Royal Society, Biological Sciences* **351**: 627–646.
- Fabrezi, M. 2006. Morphological evolution of the Ceratophryinae (Anura, Neobatrachia). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* **44**: 153–166.
- Fărcaș, C., Codrea, V. 2008. Overview on the Eocene/Oligocene boundary formations bearing mammals in northwestern Transylvania. *Drobeta Seria Științele Naturii* **18**: 24–32.
- Fejérváry, G. J. von. 1917. Annoures fossiles des couches préglaciaires de Püspökfürdő en Hongrie. *Földtany Közlöny* **47**: 141–172.
- Fejérváry-Lángh, A. 1923. Beiträge zu einer Monographie der fossilen Ophisaurier. *Palaeontologia Hungarica* **1**: 123–220.
- Folie, A., Codrea, V. 2005. New lissamphibians and squamates from the Maastrichtian of Hațeg Basin, Romania. *Acta Palaeontologica Polonica* **50**: 57–71.
- Folie, A., Rana, R. S., Rose, K. D., Sahni, A., Kumar, K., Singh, L., Smith, T. 2013. Early Eocene frogs from Vastan Lignite Mine, Gujarat, India. *Acta Palaeontologica Polonica* **58**: 511–524.
- Fox, R. C., Naylor, B. G. 1982. A reconsideration of the relationships of the fossil amphibian *Albanerpeton*. *Canadian Journal of Earth Sciences* **19**: 118–128.
- Freudenthal, M., Kordos, L. 1989. *Cricetus polgardiensis* sp. nov. and *Cricetus kormosi* Schaub, 1930 from the late Miocene Polgárdi localities (Hungary). *Scripta Geologica* **9**: 71–100.
- Frost, D. R., Grant, T., Faivovich, J., Bain, R. H., Haas, A., Haddad, C. F. B., de Sá, et al. 2006. The amphibian tree of life. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **297**: 1–370.
- Fry, B. G., Vidal, N., Norman, J., Vonk, F. J., Scheib, H., Ramjan, R., Kuruppu, S., Fung, K., Hedges, S. B., Richardson, M. K., Hodgson, W. C., Ignjatovic, V., Summerhayes, R., Kochva, E. 2006. Early evolution of the venom system in lizards and snakes. *Nature* **439**: 584–588.
- Gao, K. Q., Shubin, H. N. 2003. Earliest known crown-group salamanders. *Nature* **422**: 424–428.
- Gao, K. Q., Shubin, H. N. 2012. Late Jurassic salamandroid from western Liaoning, China. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **109**: 5767–5772.
- Gardner, J. D. 1999. Redescription of the geologically youngest albanerpetontid (?Lissamphibia): *Albanerpeton inexpectatum* Estes et Hoffstetter, 1976, from the Miocene of France. *Annales de Paléontologie* **85**: 57–84.
- Gardner, J. D. 2000. Revised taxonomy of albanerpetontid amphibians. *Acta Palaeontologica Polonica* **45**: 55–70.
- Gardner, J. D. 2002. Monophyly and intra-generic relationships of *Albanerpeton* (Lissamphibia; Albanerpetontidae). *Journal of Vertebrate Paleontology* **22**: 12–22.
- Gardner, J. D., Averianov, A. O. 1998. Albanerpetontid amphibians from the Upper Cretaceous of Middle Asia. *Acta Palaeontologica Polonica* **43**: 453–467.
- 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 Paleocology and Paleobiogeography*. Indiana Univ. Press, Bloomington.
- Gardner, J. D., DeMar, D. G. Jr. 2013. Mesozoic and Palaeocene lissamphibian assemblages of North America: a comprehensive review. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* **93**: 459–515.
- Gardner, J. D., Evans, S. E., Sigogneau-Russell, D. 2003. New albanerpetontid amphibians from the Early Cretaceous of Morocco and Middle Jurassic of England. *Acta Palaeontologica Polonica* **48**(2): 301–319.
- Gardner, J. D., Villa, A., Colombero, S., Venczel, M., Delfino, M. 2021. A Messinian (latest Miocene) occurrence for *Albanerpeton* (Lissamphibia: Albanerpetontidae) at Moncucco Torinese, Piedmont Basin, northwestern Italy, and a review of the European Cenozoic record for albanerpetontids. *Geodiversitas* **43** (14): 391–404.
- Gauthier, J. A., Kearney, M., Maisano, J. A., Rieppel, O., Behlke, D. B. 2012. Assembling the squamate tree of life: perspectives from the phenotype and the fossil record. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History* **53**: 3–308.
- Gál, E., Hír, J., Kessler, E., Kókay, J., Mészáros, L., Venczel, M. 1999. A Mátraszőlős 1. Lelőhely középső miocén ősmaradványai (Rövid szinopszis). *Nógrád Megyei Múzeumok Évkönyve* **23**: 41–48.
- Gál, E., Hír, J., Kessler, E., Kókay, J., Mészáros, L., Venczel, M. 2000. Középső-miocén ősmaradványok a Mátraszőlős, Rákóczi-kápolna alatti útbeágásból. II. A Mátraszőlős 2. lelőhely. *Folia Historico Naturalia Musei Matraensis* **24**: 39–75.
- Godoy, P. L., Benson, R. B. J., Bronzati, M., Butler, R. J. 2019. The multi-peak adaptive landscape of crocodylomorph body size evolution. *BMC Evolutionary Biology* **19**: 167.
- Goloboff, P. A., Farris, J. S., Nixon, K. C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* **24**: 774–786.

- Golonka, J., Kiessling, W. 2002. Phanerozoic time scale and definition of time slices. In: Kiessling, W., Flügel, E., Golonka, J. (Eds.), *Phanerozoic Reef Patterns*. SEPM Special Publication 72:11–20.
- Gómez, R. O., Turazzini, G. F. 2016. An overview of the ilium of anurans (Lissamphibia, Salientia), with a critical appraisal of the terminology and primary homology of main ilial features. *Journal of Vertebrate Paleontology* **36** (1): e1030023.
- Grigg, G., Kirshner, D. 2015. Biology and evolution of crocodylians. Cornell Univ. Press, Ithaca, New York, 649 p.
- Grigorescu, D. 1992. Nonmarine Cretaceous formations of Romania. In: Matter N. J., Chen P.-J. (eds.) *Aspects of Nonmarine Cretaceous Geology*. China Ocean Press, Beijing, pp. 142–164.
- Grigorescu, D., Csiki, Z. 2002. Geological introduction to the uppermost Cretaceous formations with dinosaurs and other vertebrates of the Hațeg Basin. *Seventh European Workshop on Vertebrate Palaeontology, Sibiu (Romania)*, 51–58. Ars Docendi, Bucharest.
- Grigorescu, D., Hartenberger, J.L., Rădulescu, C., Samson, P., Sudre, J., 1985. Découverte de mammifères et dinosaures dans le Crétacé supérieur de Pui (Roumanie). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris II* 301, 1365–1368.
- 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.
- Hámor, G. 1985. A Nógrád-cserhádi kutatási terület földtani viszonyai. *Geologica Hungarica, Series Geologica* **22**: 1–307.
- Haq, B. U. 2014. Cretaceous eustasy revisited. *Global and Planetary Change* **113**: 44–58.
- Hecht, M.K., Edwards, J. L. 1977. The methodology of phylogenetic inference above the species level. In: Hecht M. K., Goody P. C., Hecht, B.M., eds. Major patterns in vertebrate evolution. New York & London: Plenum Press, 3–53.
- Hedges, S. B., Vidal, N. 2009. Lizards, snakes, and amphisbaenians (Squamata). Pp. 383–389 in Hedges S. B., Kumar S. (Eds.) *The timetree of life*. Oxford University Press, New York.
- Heinicke, M. P., Duellman, W. E., Hedges, S. B. 2007. Major Caribbean and Central American frog faunas originated by ancient oceanic dispersal. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **104**(24): 10092–10097.
- Henrici, A. C. 1994. *Tephrodytes brassicarvalis*, new genus and species (Anura: Pelodytidae), from the Arikareean Cabbage Patch beds of Montana, USA, and pelodytid-pelobatid relationships. *Annals of Carnegie Museum* **63**(2): 155–183.
- Heyer, W. R. 1969. Studies on the genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae) III. A redefinition of the genus *Leptodactylus* and a description of a new genus of leptodactylid frogs. *Los Angeles County Museum Contributions in Science* **155**: 1–14.
- Hír, J., Kókay, J. 2004. Middle Miocene molluscs and rodents from Mátraszőlös (Mátra Mountains, Hungary). *Fragmenta Palaeontologica Hungarica* **22**: 83–97.
- Hír, J., Kókay, J. 2011. Late Badenian (MN 7/8) molluscs and rodents from Mátraszőlös 3 (Northern Hungary). *Fragmenta Palaeontologica Hungarica* **29**: 69–78.
- Hír, J., Kókai, J., Mészáros, L., Venczel, M. 1998. Középső miocén puhatestű és gerinces maradványok a sámsonházi Oszkoruzsa-árokából. A Nógrád Megyei Múzeumok Évkönyve **22**: 171–204.
- Hír, J., Kókay, J., Venczel, M. 2002. Middle Miocene molluscs and microvertebrata from Tășad (Bihar County, Romania). *Acta Palaeontologica Romaniaae* **3**: 161–172.
- Hír, J., Venczel, M. 1997. New excavation at the locality Betfia IX (Romania, Bihar county). *Nymphaea* **23-25**: 93–116.
- Hír, J., Venczel, M. 2005. New middle Miocene vertebrate localities from Subpiatră (Bihar District, Romania). *Acta Palaeontologica Romaniaae* **5**: 211–221.
- Hír, J., Venczel, M. 2018. A preliminary report on the first results of the reexcavation of the middle Miocene palaeovertebrate locality Szentendre, Cseresznyés-árok (Hungary, Pest County). *Nymphaea, Folia Naturae Bihariae* **45**: 35–80.
- 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.
- Hodrová, M. 1981. Plio-Pleistocene frog fauna from Haináčka and Ivanovce, Czechoslovakia. *Věst-*

- nik Ústředního ústavu geologického **56**: 215–224.
- Hodrová, M. 1982a. The genus *Pliobatrachus* from the Upper Pliocene of Czechoslovakia. *Časopis pro Mineralogii a Geologii* **27**: 37–49.
- Hodrová, M. 1982b. Pliocene frogs of the genus *Pliobatrachus*: their mode of movement. *Acta Universitatis Carolinae – Geologica* **4**: 439–446
- Holman, J. A. 1996. A palaeobatrachid anuran ilium from the British Eocene. *Herpetological Journal* **6**: 35–36.
- Hossini, S., Rage, J. C. 2000. Palaeobatrachid frogs from the earliest Miocene (Agenian) of France, with description of a new species. *Geobios* **33**: 223–231.
- Hurlburt, G. R., Heckert, A. B., Farlow, J. O. 2003. Body mass estimates of phytosaurs (Archosauria: Parasuchidae) from the Petrified Forest Formation (Chinle group: Revueltian) based on skull and limb bone measurements, In: Zeigler, K.E., Heckert, A.B., Lucas, S.G., (eds.), Paleontology and Geology of the Snyder Quarry. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* **24**: 105–114.
- Ivachnenko, M. F. 1978. Urodela from the Triassic and Jurassic of Soviet Central Asia. *Paleontologicheskij Zhurnal* **3**: 84–89.
- Ivanov, M., Rage J. -C., Szyndlar, Z., Venczel, M. 2000. Origine géographique et histoire des faunes de serpents en Europe. *Bulletin de la Société Herpétologique de France* **96**: 15–24.
- Jánossy, D. 1979. A magyarországi pleisztocén tagolása gerinces faunák alapján. Akadémiai Kiadó, Budapest, 207 p.
- Jánossy, D. 1986. Pleistocene vertebrate faunas of Hungary. Akadémiai Kiadó and Elsevier, Amsterdam, 208 p.
- Kálin, D., Kempf, O. 2009. High-resolution stratigraphy from the continental record of the Middle Miocene northern Alpine Foreland Basin of Switzerland. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* **254**(1-2): 177–235.
- Kessler, E., Venczel, M. 2009. Bird remains from the Middle Miocene of Subpiatră (W-Romania). *Nymphaea, Folia Naturae Bihariae* **36**: 27–36.
- Khozatski, L. I. 1982. Amphibians. In: Shantser E. V., Nikiforova K. V., eds. Stratigraphy of the USSR. Quaternary system 1. Moscow: *Nauka*, 248–252.
- Knauer, J., Siegl-Farkas, Á. 1992. Palynostratigraphic position of the Senonian beds overlying the Upper Cretaceous bauxite formations of the Bakony Mts. *A Magyar Állami Földtani Intézet Évi Jelentése az 1990. évről*: 463–471.
- Koch, A. 1894. Az erdélyrészi medencze harmadkori képződményei. *Magyar Állami Földtani Intézet évkönyve* **10**(6): 159–356.
- Kormos, T. 1905. A Püspökfürdő hévvízi faunájának eredete. *Földtani Közlöny* **35**(8-9): 375–402.
- Kormos, T. 1911. Der pliozäne Knochefund bei Polgárdi. *Földtani Közlöny* **41**(1-2): 171–189.
- Kormos, T. 1914. Az 1913. évben végzett ásatásaim eredményei. *A Magyar Királyi Földtani Intézet 1913. évi jelentése*: 498–540.
- Kormos, T. 1930. Új adatok a püspökfürdői Somlyóhegy preglaciális faunájához. *Állattani Közlemények* **27**(1-2): 40–62.
- Kretzoi, M. 1941. Ősemlős maradványok Betfiáról. *Földtani Közlöny* **71**(7-12): 235–261.
- Krézsek, C., Bally, A. W. 2006. The Transylvanian Basin (Romania) and its relation to the Carpathian Fold and Thrust Belt: insights in gravitational salt tectonics. *Marine and Petroleum Geology* **23**: 405–446.
- Kuhn, O. 1960. Amphibia. In: W. Quenstedt (ed.) Fossilium Catalogus 1: Animalia 97 (Supplementum 1 ad Partes 61 et 84), 1-164. Gravenhage: Uitgeverij Dr. W. Junk.
- LaDuke, T. C., Krause, D. W., Scanlon, J. D., Kley, N. J. 2010. A Late Cretaceous (Maastrichtian) snake assemblage from the Maevarano Formation, Mahajanga Basin, Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology* **30**: 109–139.
- Laloy, F., Rage, J.-C., Evans, S. E., Boistel, R., Lenoir, N., Laurin, M. 2013. A re-interpretation of the Eocene anuran *Thaumastosaurus* based on microCT examination of a ‘mummified’ specimen. *PLoS ONE* **8**: e74874.
- Lambrecht, K. 1933. Handbuch der Palaeornithologie. Berlin, Gebrüder Borntraeger, 1024 p.
- Lynch, J. D. 1971. Evolutionary relationships, osteology, and zoogeography of leptodactylid frogs. *University of Kansas Museum of Natural History Miscellaneous Publication* **53**: 1–238.
- Maddin, H. C., Venczel, M., Gardner, J. D., Rage, J.-C. 2013. Micro-computed tomography study of a three-dimensionally preserved neurocranium of *Albanerpeton* (Lissamphibia, Albanerpetontidae) from the Pliocene of Hungary. *Journal of Vertebrate Paleontology* **33**(3): 568–587.
- Makádi, L. 2006. *Bicuspidon* aff. *hatzegiensis* (Squamata: Scincomorpha: Teiidae) from the Upper Cretaceous Csehbánya Formation (Hungary, Bakony Mts). *Acta Geologica Hungarica* **49**(4): 373–385.
- Makádi, L. 2013a. A new polyglyphanodontine lizard (Squamata: Borioteiioidea) from the Late Cretaceous Iharkút locality (Santonian, Hungary). *Cretaceous Research* **46**: 166–176.
- Makádi, L. 2013b. The first known chamopsiid

- lizard (Squamata) from the Upper Cretaceous of Europe (Csehbánya Formation; Hungary, Bakony Mts). *Annales de Paléontologie* **99**(3): 261–274.
- Makádi, L., Caldwell, M. W., Ósi, A. 2012. The first freshwater mosasauroid (Upper Cretaceous, Hungary) and a new clade of basal mosasauroids. *PLoS ONE* **7**(12): e51781.
- Makádi, L., Nydam, R. L. 2015. A new durophagous scincomorph lizard genus from the Late Cretaceous Iarkút locality (Hungary, Bakony Mts). *Paläontologische Zeitschrift* **89**: 925–941.
- Marjanović, D., Laurin, M. 2008. A reevaluation of the evidence supporting an unorthodox hypothesis on the origin of extant amphibians. *Contributions to Zoology* **77**: 149–199.
- Martin, J. E., Rabi, M., Csiki, Z. 2010. Survival of *Theriosuchus* (Mesoeucrocodylia: Atoposauridae) in a Late Cretaceous archipelago: a new species from the Maastrichtian of Romania. *Naturwissenschaften* **97**: 845–854.
- Martin, J. E., Rabi, M., Csiki-Sava, Z., Vasile, Ş. 2014a. Cranial morphology of *Theriosuchus sympiestodon* (Mesoeucrocodylia, Atoposauridae) and the widespread occurrence of *Theriosuchus* in the Late Cretaceous of Europe. *Journal of Paleontology* **88**: 444–456.
- Martin, J. E., Smith, T., De Broin, L. F. D., Escuillié, F., Delfino, M. 2014b. Late Palaeocene eusuchian remains from Mont de Berru, France, and the origin of the alligatoroid *Diplocynodon*. *Zoological Journal of the Linnean Society* **172**: 867–891.
- Massone, T., Vasilyan, D., Rabi, M., Böhme, M. 2019. A new alligatoroid from the Eocene of Vietnam highlights an extinct Asian clade independent from extant *Alligator sinensis*. *PeerJ* **7**: e7562.
- Matsumoto, R., Evans, S. E. 2018. The first record of albanerpetontid amphibians (Amphibia: Albanerpetontidae) from East Asia. *PLoS ONE* **13**(1): e0189767:1–58
- McGowan, G. J., Evans, S. E. 1995. Albanerpetontid amphibians from the Cretaceous of Spain. *Nature* **373**: 143–145.
- Measey, G. J., Vences, M., Drewes, R. C., Chiari, Y., Melo, M., Bourles, B. 2007. Freshwater paths across the ocean: molecular phylogeny of the frog *Ptychadena newtoni* gives insights into amphibian colonization of oceanic islands. *Journal of Biogeography* **34**: 7–20.
- Mészáros N. 2000. Correlation of the Paleogene and Neogene deposits from Northern Transylvania. *Studia Universitatis Babeş-Bolyai, Geologia* **45**(2): 9–12.
- Meszoely, C. A. M., Špinar, Z. V., Ford, R. L. E. 1984. A new palaeobatrachid frog from the Eocene of British Isles. *Journal of Vertebrate Paleontology* **3**: 143–147.
- Meyer, H. 1860. Frösche aus Tertär-Gebilden Deutschlands. *Palaeontographica* **7**: 123–182.
- Michard, J. G., Broin, F., Brunet, M., Hell, J. 1990. Le plus ancien crocodylien néosuchien spécialisé à caractères ‘eusuchiens’ du continent Africain (Crétacé inférieur, Cameroun). *Comptes Rendus de l’Académie des Sciences Paris* **311**: 365–371.
- Młynarski, M. 1961. Płazy (Amphibia) z pliocenu Polski. *Studia nad trzeciorzędową fauną brekcji kostnej w miejscowości Węle koło Działoszyna. Część XV [Amphibians from the Pliocene of Poland]. Acta Palaeontologica Polonica* **6**(3): 261–282.
- Młynarski, M. 1962. Notes on the amphibian and reptilian fauna of the Polish Pliocene and Early Pleistocene. *Acta Zoologica Cracoviensia* **7**(11): 177–194.
- Młynarski, M. 1966. Die fossilen Schildkröten in den ungarischen Sammlungen. *Acta Zoologica Cracoviensia* **11**(8): 223–288.
- Młynarski, M. 1977. New notes on the amphibian and reptilian fauna of the Polish Pliocene and Pleistocene. *Acta Zoologica Cracoviensia* **22**(2): 13–36.
- Młynarski, M., Mészáros, M. 1963. Systematic position of *Clemmys strandi* (Szalai, 1934) (Testudines, Emydidae), from the Upper Oligocene of Cluj (Rumania). *Acta Zoologica Cracoviensia* **8**(9): 327–334.
- Moisescu, V. 1975. Stratigrafia depozitelor paleogene și miocen inferioare din regiunea Cluj-Huedin-Românași (NV Bazinului Transilvaniei). *Anuarul Institutului de Geologie și Geofizică*, **47**: 5–211.
- Montefeltro, F. C., Andrade, D. V., Larsson, H. C. E. 2016. The evolution of the meatal chamber in crocodyliforms. *Journal of Anatomy* **228**: 838–863.
- Mook, C. C. 1921. Individual and age variations in the skulls of recent Crocodylia. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **44**: 51–66.
- Muzzopappa, P., Nicoli, L. 2010. A glimpse at the ontogeny of the fossil neobatrachian frog *Calyptocephalella canqueli* from the Deseadan (Oligocene) of Patagonia, Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica* **55**: 645–654.
- Müller, J., Hipsley, C. A., Head, J.J., Kardjilov, N., Hilger, A., Wuttke, M., Reisz, R. R. 2011. Eocene lizard from Germany reveals amphisbaenian origins. *Nature* **473**: 364–367.

- Naylor, B. G. 1979. The Cretaceous salamander *Prodesmodon* (Amphibia: Caudata). *Herpetologica* **35**: 11–20.
- Nessov, L. A. 1997. Cretaceous Nonmarine Vertebrates of Northern Eurasia. University of Saint Petersburg Institute of Earth's Crust, Saint Petersburg, 218 pp.
- Nopcsa, F. 1905. Zur Geologie der Gegend zwischen Gyulaférvár, Déva, Ruszkabánya und der rumänischen Landesgrenze. *Mitteilungen aus dem Jahrbuch der königlich ungarischen Geologischen Reichsanstalt* **14**: 93–279.
- Nydam, R. L. 2013. Squamates from the Jurassic and Cretaceous of North America. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* **93**: 535–565.
- Nydam, R. L., Eaton, J., Sankey, J. 2007. New taxa of transversely toothed lizards (Squamata: Scincomorpha) and new information on the evolutionary history of “Teiids.” *Journal of Paleontology* **81**: 538–549.
- Ősi, A. 2012. Dinoszauruszok Magyarországon. Geolitera, Szeged, 168 p.
- Ősi, A. 2014. The evolution of jaw mechanism and dental function in heterodont crocodyliforms. *Historical Biology*: **26**(3): 279–414.
- 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.
- Ősi, A., Szabó, M., Kalmár, R., Makádi, L., Botfalvai, G. 2018. Szigetről szigetre: egy turon korú ősgerinces lelőhely Gamsból (Ausztria) In: Kivonatok, 21. Magyar Őslénytani Vándorgyűlés 2018. május 24–26, Félixfürdő, p. 20–21.
- Ősi, A., Szabó, M., Kollmann, H., Wagreich, M., Kalmár, R., Makádi, L., Szentesi, Z., Summesberger, H. 2019. Vertebrate remains from the Turonian (Upper Cretaceous) Gosau Group of Gams, Austria. *Cretaceous Research* **99**: 190–208.
- Panaïotu, C. G., Panaïotu, C. E. 2010. Palaeomagnetism of the Upper Cretaceous Sânpetru Formation (Hațeg Basin, South Carpathians). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **293**: 343–352.
- Paná, I., Grigorescu, D., Csiki, Z., Costea, C. 2001. Paleocological significance of the continental gastropod assemblages from the Maastrichtian dinosaur beds of the Hațeg Basin. *Acta Palaeontologica Romaniaae* **3**: 337–343.
- Pol, D., Turner, A. H., Norell, M. A. 2009. Morphology of the Late Cretaceous crocodylomorph *Shamosuchus djadochtaensis* and a discussion of neosuchian phylogeny as related to the origin of eusuchia. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **324**: 1–103.
- Přikryl, T., Aerts, P., Havelková, P., Herrel, A., Roček, Z. 2009. Pelvic and thigh musculature in frogs (Anura) and origin of anuran jumping locomotion. *Journal of Anatomy* **214**: 100–139.
- Prondvai, E., Botfalvai, G., Stein, K., Szentesi, Z., Ősi, A. 2017. Collection of the thinnest: A unique eggshell assemblage from the Late Cretaceous vertebrate locality of Iharkút (Hungary). *Central European Geology* **60**(1): 73–133.
- Puértolas-Pascual, E., Rabal-Garcés, R., Canudo, J. I. 2015. Exceptional crocodylomorph biodiversity of “La Cantalera” site (lower Barremian; Lower Cretaceous) in Teruel, Spain. *Palaeontologia Electronica* **18.2.28A** 1e16.
- Pyron, R. A., Wiens, J. J. 2011. A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2,800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **61**(2): 543–583.
- Rabi, M., Sebők, N. 2015. A revised Eurogondwana model: Late Cretaceous notosuchian crocodyliforms and other vertebrate taxa suggest the retention of episodic faunal links between Europe and Gondwana during most of the Cretaceous. *Gondwana Research* **28**: 1197–1211.
- Rafı, I., Wade, B. S., Pálike, H. 2020. The Neogene period. In: Gradstein, F. M., Ogg, J. G., Schmitz, M. D., Ogg, G. M. (Eds.), *Geologic Time Scale 2020*(2): 1141–1215. Elsevier, Amsterdam.
- Rage, J.-C. 1984. Serpentes. In: Wellnhofer P. (Ed.), *Handbuch der Paläoherpetologie*. Part 11. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 80 pp.
- Rage, J.-C. 1987. Fossil History In: Seigel R. A., Collins, J. T., Novak, S. S. (Eds.), *Snakes. Ecology and Evolutionary Biology*, McMillan Publishing Co., New York, Toronto, London, pp. 51.
- Rage, J.-C. 1996. Les Madtsoiidae (Reptilia, Serpentes) du Crétacé supérieur d’Europe: témoins gondwaniens d’une dispersion transthésyenne. *Comptes Rendus de l’Académie de Sciences Paris* **322**(IIa): 603–608.
- Rage, J.-C., Buffetaut, E., Buffetaut-Tong, H., Chaimanee, Y., Ducrocq, S., Jaeger, J. -J., Suteethorn, V. 1992. A colubrid snake in the late Eocene of Thailand: the oldest known Colubridae (Reptilia, Serpentes). *Comptes Rendus de l’Académie des Sciences Paris* **314**(ser. II): 1085–1089.
- Rage, J.-C., Hossini, S. 2000. Les Amphibiens du Miocène moyen de Sansan. In: Ginsburg, L.

- (Ed.), La faune miocène de Sansan et son environnement, 183, *Mémoires du Muséum national d'histoire naturelle*, pp. 177–217.
- 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.
- Rage, J.-C., Roček, Z. 2007. A new species of *Thaumastosaurus* (Amphibia: Anura) from the Eocene of Europe. *Journal of Vertebrate Paleontology* **27**: 329–336.
- Rage, J.-C., Szyndlar, Z. 2005. Latest Oligocene–Early Miocene in Europe: Dark Period for booid snakes. *Comptes Rendus Palevol* **4**: 428–435.
- Ratnikov, V. Y. 1997. On the finds of *Pliobatrachus* (Anura, Palaeobatrachidae) in eastern Europe. *Paleontologicheskij Zhurnal* **1997**: 70–76.
- Ratnikov, V. Y. 2001. Pliocene anurans of East-European platform. *Russian Journal of Herpetology* **8**: 171–178.
- Reichenbacher, B., Codrea, V. 1999. Fresh- to brackish water fish faunas from continental Early Oligocene deposits in the Transylvanian Basin (Romania). *Bulletin de l'Institut Royal de Sciences Naturelles Belgique, Sciences de la Terre* **69**: 197–207.
- Renner, S. 2004. Plant dispersal across the tropical Atlantic by wind and sea currents. *International Journal of Plant Science* **165**(Suppl. 4): 23–33.
- Rieppel, O., 1993. Studies on skeleton formation in reptiles. V. Patterns of ossification in the skeleton of *Alligator mississippiensis* Daudin (Reptilia, Crocodylia). *Zoological Journal of the Linnean Society of London* **109**: 301–325.
- Rio, J. P., Mannion, P. D., Tschopp, E., Martin, J. E., Delfino, M. 2020. Reappraisal of the morphology and phylogenetic relationships of the alligatoroid crocodylian *Diplocynodon hantoniensis* from the late Eocene of the United Kingdom. *Zoological Journal of the Linnean Society* **188**: 579–629.
- Roček, Z. 1981. Cranial anatomy of frogs of the family Pelobatidae Stannius, 1856, with outlines of their phylogeny and systematics. *Acta Universitatis Carolinae Biologica* **1980**(1-2): 1–164.
- Roček, Z. 1994. Taxonomy and distribution of Tertiary discoglossid (Anura) of the genus *Latonina* v. Meyer, 1843. *Geobios* **27**(6): 717–751.
- Roček, Z. 2005. Late Miocene Amphibia from Rudabánya. *Palaeontographia Italica* **90**: 11–29.
- Roček, Z. 2013. Mesozoic and Tertiary Anura of Laurasia. In Gardner J. D. & Nydam R. L. (Eds.), Mesozoic and Cenozoic lissamphibian and squamate assemblages of Laurasia. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* **93**: 397–457.
- Roček, Z., Lamaud, P. 1995. *Thaumastosaurus bottii* De Stefano, 1903, an anuran with Gondwanan affinities from the Eocene of Europe. *Journal of Vertebrate Paleontology* **15**: 506–515.
- 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.
- Roček, Z., Boistel, R., Lenoir, N., Mazurier, A., Pierce, S. E., Rage, J.-C., Smirnov, S. V., Schwermann, A. H., Valentin, X., Venczel, M., Wuttke, M., Zikmund, T. 2015. Frontoparietal bone in extinct Palaeobatrachidae (Anura): its variation and taxonomic value. *The anatomical record* **298**: 1848–1863.
- Roelants, K., Bossuyt, F. 2005. Archaeobatrachian paraphyly and the Pangaeian diversification of crown-group frogs. *Systematic Biology* **54**: 111–126.
- Romano, A., Mattoccia, M., Marta, S., Bogaerts, S., Pasmans, F., Sbordoni, V. 2009. Distribution and morphological characterization of the endemic Italian salamanders *Salamandrina perspicillata* (Savi, 1821) and *S. terdigitata* (Bonnaterre, 1789) (Caudata: Salamandridae). *Italian Journal of Zoology* **76**(4): 422–432.
- Rusu, A. 1970. Corelarea faciesurilor Oligocenului din regiunea Treznea-Bizuşa. *Studii și cercetări de Geologie, Geofizică, Geografie, Seria Geologie* **15**: 513–519.
- Sabău, I., Venczel, M., Codrea, A.V., Bordeianu, M. 2021. *Diplocynodon*: A salt water Eocene Crocodile from Transylvania? *North-Western Journal of Zoology* **17**(1): 117–121.
- Salisbury, S. W., Willis, P. M. A., Peitz, S., Sander, P. M. 1999. The crocodylian *Goniopholis simus* from the Lower Cretaceous of North-Western Germany. *Palaeontology* **60**: 121–148.
- San Mauro, D., García-París, M., Zardoya, R. 2004. Phylogenetic relationships of discoglossid frogs (Amphibia: Anura: Discoglossidae) based on complete mitochondrial genomes and nuclear genes. *Gene* **343**: 357–366.
- Sanchíz, B. 1998. Salientia. In: Wellnhofer, P. (Ed.): *Encyclopedia of Paleoherpetology* **4**: 1–276, München.
- Sanchíz, F. B., Młynarski, M. 1979. Remarks on the fossil anurans from the Polish Neogene. *Acta Zoologica Cracoviensia* **24**(3): 153–174.
- Schwarz, D., Raddatz, M., Wings, O. 2017. *Knoetschkesuchus langenbergensis* gen. nov. sp. nov., a new atoposaurid crocodyliform from the Upper Jurassic Langenberg Quarry (Lower Saxony, northwestern Germany), and its relationships to *Theriosuchus*. *PLoS ONE* **12**: e0160617.
- Schwarz, D., Salisbury, S. W. 2005. A new species

- of *Theriosuchus* (Atoposauridae, Crocodylomorpha) from the Late Jurassic (Kimmeridgian) of Guimarota, Portugal. *Geobios* **38**: 779–802.
- Sereno, P. C., Larsson, H. C. E. 2009. Cretaceous crocodyliforms from the Sahara. *ZooKeys* **28**: 1–143.
- Siegl-Farkas, A. 1993. Palynostratigraphy of the Upper Cretaceous in Hungary. *Cretaceous Research* **14**(6): 663–668.
- Siegl-Farkas, Á., Wagreich, M. 1996. Correlation of palyno- (spores, pollen, dinoflagellates) and calcareous nannofossil zones in the Late Cretaceous of the Northern Calcareous Alps (Austria) and the Transdanubian Central Range (Hungary). *Advances in Austrian–Hungarian Joint Geological Research*, Budapest, pp. 127–135.
- Skutschas, P. P. 2013. Mesozoic salamanders and albanerpetontids of Middle Asia, Kazakhstan, and Siberia. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* **93**: 441–457.
- Skutschas, P. P. 2016. A relict stem salamander: Evidence from the Early Cretaceous of Siberia. *Acta Palaeontologica Polonica* **61**(1): 119–123.
- Smith, K. T. 2009. A new lizard assemblage from the earliest Eocene (zone Wa0) of the Bighorn Basin, Wyoming, USA: biogeography during the warmest interval of the Cenozoic. *Journal of Systematic Palaeontology* **7**: 299–358.
- Solomon, A., Codrea, V. 2015. Some Maastrichtian vertebrates from fluvial channel fill deposits at Pui (Hațeg Basin). *Oltenia studii și comunicări Științele Naturii* **31**: 26–36.
- Stümpel, N., Rajabizadeh, M., Avci, A., Wüster, W., Joger, U. 2016. Phylogeny and diversification of mountain vipers (*Montivipera*, Nilson et al., 2001) triggered by multiple Plio–Pleistocene refugia and high-mountain topography in the Near and Middle East. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **101**: 336–351.
- Suess, H. D. 2019. The rise of reptiles: 320 million years of evolution. John Hopkins University Press, Baltimore, 400 pp.
- Szalai, T. 1934. Die fossilen schildkröten Ungarns. *Folia Zoologica et Hydrobiologica* **6**(2): 97–192.
- Sweetman, S. C., Gardner, J. D. 2013. A new albanerpetontid amphibian from the Barremian (Early Cretaceous) Wessex Formation of the Isle of Wight, southern England. *Acta Palaeontologica Polonica* **58**(2): 295–324.
- Swofford, D. L. 2002. PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and other methods), version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Syromyatnikova, E. V. 2014. The first record of *Salamandrella* (Caudata: Hynobiidae) from the Neogene of Russia, *Russian Journal of Herpetology* **21**(3): 217–220.
- Szentesi, Z. 2010. *Hungarobatrachus szukacsi* és egyéb békamaradványok a felső-kréta iharkúti gerinces lelőhelyről. 13. Magyar Őslénytani Vándorgyűlés, absztrakt kötet, pp. 26–27.
- 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.
- Szentesi, Z., Venczel, M. 2012. A new discoglossid frog from the Upper Cretaceous (Santonian) of Hungary. *Cretaceous Research* **34**: 327–333.
- Szentesi, Z., Gardner, J. D., Venczel, M. 2013. Albanerpetontid amphibians from the Late Cretaceous (Santonian) of Iharkút, Hungary, with remarks on regional differences in Late Cretaceous Laurasian amphibian assemblages. *Canadian Journal of Earth Sciences* **50**: 268–281.
- Szentesi, Z., Pazonyi, P., Mészáros, L. 2015. Albanerpetontidae from the late Pliocene (MN 16A) Csarnóta 3 locality (Villány Hills, South Hungary) in the collection of the Hungarian Natural History Museum. *Fragmenta Palaeontologica Hungarica* **32**: 49–66.
- Szentesi, Z., Sebe, K., Szabó, M. 2020. Giant salamander from the Miocene of the Mecsek mountains (Pécs-Danitzpuszta, southwestern Hungary). *PalZ* **94**: 353–366.
- Szunyoghy, J. von. 1932. Beiträge zur vergleichenden Formenlehre des Colubridenschädels, nebst einer kranialogischen Synopsis der fossilen Schlangen ungarns mit nomenklatorischen, systematischen und phyletischen Bemerkungen. *Acta Zoologica* **13**: 1–56.
- Szyndlar, Z. 1984. Fossil snakes from Poland. *Acta Zoologica Cracoviensia* **28**(1): 1–156.
- Szyndlar, Z. 1991a. A review of Neogene and Quaternary snakes of Central and Eastern Europe. Part I: Scolecophidia, Boidae, Colubrinae. *Estudios Geológicos* **47**: 103–126.
- Szyndlar, Z. 1991b. A review of Neogene and Quaternary snakes of Central and Eastern Europe. Part II. Natricinae, Elapidae, Viperidae. *Estudios Geológicos* **47**: 237–266.
- Szyndlar, Z. 2005. Snake fauna from the late Miocene of Rudabánya. *Palaeontologia Italica* **90**: 31–52.
- Taplin, L. E. 1984. Homeostasis of plasma electrolytes, sodium and water pools in the estuarine crocodile, *Crocodylus porosus*, from fresh, saline and hypersaline waters. *Oecologia* **63**: 63–70.
- Taplin, L. E. 1988. Osmoregulation in crocodilians. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* **63**: 333–377.
- Tennant, J. P., Mannion, P. D., Upchurch, P. 2016.

- Evolutionary relationships and systematics of Atoposauridae (Crocodylomorpha: Neosuchia): implications for the rise of Eusuchia. *Zoological Journal of the Linnean Society* **177**: 854–936.
- Terzea, E. 1988. La faune de vertebres du pleistocene inferieur de Betfia-IX (Depart. de Bihor, Roumanie). *Travaux de l'Institut de Spéologie „Émile Racovitza”* **27**: 79–85.
- Therrien, F. 2005. Palaeoenvironments of the latest Cretaceous (Maastrichtian) dinosaurs of Romania: insights from fluvial deposits and paleosols of the Transylvanian and Hațeg basins. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **218**(1): 15–56.
- Therrien, F. 2006. Depositional environments and fluvial system changes in the dinosaur-bearing Sânpetru Formation (Late Cretaceous, Romania): postorogenic sedimentation in an active extensional basin. *Sedimentary Geology* **192**: 183–205.
- Townsend, T., Larson, A., Louis, E., Macey, J. R. 2004. Molecular phylogenetics of squamata: the position of snakes, amphisbaenians, and dibamids, and the root of the squamate tree. *Systematic Biology* **53**: 735–757.
- Turner, A. H. 2015. A review of *Shamosuchus* and *Paralligator* (Crocodyliformes, Neosuchia) from the Cretaceous of Asia. *PLoS ONE* **10**: e0118116.
- Uetz, P. 2013. The Reptile Database. <http://www.reptile-database.org/>. (megtekintve, 2023. 04. 17.).
- Underwood, G. 1967. A contribution to the classification of snakes. Trustees of the British Museum (Natural History), Publication No. 653, London, pp. 1–179.
- Utiger, U., Helfenberger, N., Schätti, B., Schmidt, C., Ruf, M., Ziswiler, V. 2002. Molecular systematics and phylogeny of Old and New World ratsnakes, *Elaphe* Auct., and related genera (Reptilia, Squamata, Colubridae). *Russian Journal of Herpetology* **9**(2): 105–124.
- Van Itterbeeck, J., Sasaran, E., Codrea, V., Sasaran, L., Bultynck, P. 2004. Sedimentology of the Upper Cretaceous mammal-and dinosaur-bearing sites along the Râul Mare and Barbat rivers, Hațeg Basin, Romania. *Cretaceous Research* **25**(4): 517–530.
- Vasile, Ș., Csiki-Sava, Z., Venczel, M. 2013. A new madtsoiid snake from the Upper Cretaceous of the Hațeg Basin, western Romania. *Journal of Vertebrate Paleontology* **33**: 1100–1119.
- Vasilyan, D., Böhme, M. 2012. Pronounced peramorphosis in lissamphibians – *Aviturus exsecratus* (Urodela, Cryptobranchidae) from the Paleocene-Eocene Thermal Maximum of Mongolia. *PLoS ONE* **7**: e40665.
- Vasilyan, D., Böhme, M., Chkhikvadze, V. M., Semenov, Y. A., Joyce, W. G. 2013. A new giant salamander (Urodela, Pancryptobranchia) from the Miocene of Eastern Europe (Grytsiv, Ukraine). *Journal of Vertebrate Paleontology* **33**: 301–318.
- Veith, M., Bogaerts, S., Pasmans, F., Kieren, S. 2018. The changing views on the evolutionary relationships of extant Salamandridae (Amphibia: Urodela). *PLoS One* **13**(8): e0198237.
- Venczel, M. 1991. New contributions to the fossil herpetofauna of Subpiatră (Bihor county, Romania). *Nymphaea, Folia Naturae Bihariae* **21**: 81–88.
- Venczel, M. 1994. Late Miocene snakes from Polgárdi (Hungary). *Acta Zoologica Cracoviensia* **37**: 1–29.
- Venczel, M. 1997a. Late Miocene anurans from Polgárdi (Hungary). Pp. 383–389, in: Böhme, W., Bischoff, W. & T. Ziegler (Eds.), *Herpetologia Bonnensis*, Bonn (SEH), 416 pp.
- Venczel, M. 1997b. A new group of snakes for the paleoherpetofauna of Romania. *Nymphaea Folia Naturae Bihariae* **23-25**: 77–88.
- Venczel, M. 1998. Late Miocene snakes (Reptilia: Serpentes) from Polgárdi (Hungary): a second contribution. *Acta Zoologica Cracoviensia* **41**: 1–22.
- Venczel, M. 1999a. Land salamanders of the family Hynobiidae from the Neogene and Quaternary of Europe. *Amphibia-Reptilia* **20**: 401–412.
- Venczel, M. 1999b. *Telescopus* cf. *fallax* (Serpentes: Colubridae) from the Lower Pleistocene of Betfia (Bihor County, Romania). *Nymphaea, Folia Naturae Bihariae* **27**: 91–96.
- Venczel, M. 2000a. Fossil land salamanders (Caudata, Hynobiidae) from the Carpathian Basin: relation between extinct and extant genera. *Acta Palaeontologica Romaniae* **2**: 489–492.
- Venczel, M. 2000b. Amphibians from the Lower Pleistocene Betfia 9 locality (Bihor County, Romania). *Studii și comunicări seria Științele naturii* **1**: 28–37.
- Venczel, M. 2000c. Quaternary snakes from Bihor (Romania). Țării Crișurilor Museum, Oradea, 144 pp.
- Venczel, M. 2001. Anurans and squamates from the Lower Pliocene (MN14) Osztramos 1 locality (Northern Hungary). *Fragmenta Paleontologica Hungarica* **19**: 79–90.
- Venczel, M. 2004. Middle Miocene anurans from the Carpathian Basin. *Palaeontographica Abteilung A* **271**: 151–174.
- Venczel, M. 2006. Lizards from the late Miocene of Polgárdi (W-Hungary). *Nymphaea, Folia Naturae Bihariae* **33**: 25–38.
- Venczel, M. 2007. Late Middle Miocene amphibians

- ans and reptiles from Subpiatră (Bihor district, Romania). *Nymphaea, Folia Naturae Bihariae* **34**: 39–66.
- 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. 2011. Middle-late Miocene snakes from the Pannonian Basin. *Acta Palaeontologica Romaniaae* **7**: 343–349.
- Venczel, M. 2018. The type material of *Parahynobius betfianus*. *Nymphaea, Folia Naturae Bihariae*, **45**: 99–118.
- 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. 2002. Mesozoic and Neozoic anurans (Amphibia: Anura) from the Carpathian Basin In: D. Grigorescu & Z. Csiki (Eds.), Abstracts Volume, 7th European Workshop on Vertebrate Palaeontology. Bucharest: Ars Docendi. p. 42.
- 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. 2003. The geologically youngest albanerpetontid amphibian. *Journal of Vertebrate Paleontology* **23**(Suppl. 3): 106A.
- 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. 2008. Középső-miocén gerincesfaunák Partiumból. *Földtani Közlemény* **138**(4): 339–344.
- Venczel, M., Hír, J. 2013. Amphibians and Squamates from the Miocene of Felsőtárkány Basin, N-Hungary. *Palaeontographica Abteilung A* **300**: 117–158.
- Venczel, M., Hír, J. 2015. Lissamphibians and squamate reptiles from the early middle Miocene of Litke, Northern Hungary. *Geobios* **48**: 491–504.
- Venczel, M., Sanchíz, B. 2005. A fossil plethodontid salamander from the Middle Miocene of Slovakia (Caudata, Plethodontidae). *Amphibia-Reptilia* **26**: 408–411.
- Venczel, M., Sanchíz, B. 2006. Lower Miocene amphibians and reptiles from Oschiri (Sardinia, Italy). *Hantkeniana* **5**: 72–75.
- Venczel, M., Ştiucă, E. 2008. Late middle Miocene amphibians and squamate reptiles from Tauț, Romania. *Geodiversitas* **30**: 731–763.
- Venczel, M., Codrea, V. A., Fărcaş, C. 2013. A new palaeobatrachid frog from the early Oligocene of Suceag, Romania. *Journal of Systematic Palaeontology* **11**: 179–189.
- Venczel M., Szentesi Z., Gardner J. D. 2021. 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, In: Steyer J.-S., Augé M. L. & Métais G. (Eds.), Memorial Jean-Claude Rage: A life of paleo-herpetologist. *Geodiversitas* **43** (7): 187–207.
- Venczel, M., Vasile, Ş., 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.
- Venczel, M., Hír, J., Huza, R. R., Popa, E., Golban, D. 2005. A new Middle Miocene vertebrate fauna from Subpiatră (Bihor County, Romania). *Nymphaea, Folia Naturae Bihariae* **32**: 23–38.
- Vergnaud Grazzini, C., Młynarski, M. 1969. Position systématique du genre *Pliobatrachus* Fejérváry 1917. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences ser. D* **268**: 2399–2402.
- Vidal, N., Hedges, S. B. 2005. The phylogeny of squamate reptiles (lizards, snakes, and amphisbaenians) inferred from nine nuclear protein-coding genes. *Comptes Rendus Biologies* **328**: 1000–1008.
- Vidal, N., Hedges, S. B. 2009. The molecular evolutionary tree of lizards, snakes, and amphisbaenians. *Comptes Rendus Biologies* **332**: 129–139.
- Vullo, R., Rage, J.-C. 2018. The first Gondwanan

- borioteioid lizard and the mid-Cretaceous dispersal event between North America and Africa. *The Science of Nature* **105** (11-12): 61.
- Wake, D. B. 2020. A surprising fossil vertebrate: an ancient amphibian converged on a chameleon-like way of feeding. *Science* **370** (6517): 654–655.
- Wang, Y. Y., Sullivan, C., Liu, J. 2016. Taxonomic revision of *Eoalligator* (Crocodylia, Brevirostres) and the paleogeographic origins of the Chinese alligatoroids. *PeerJ* **4**(5562), e2356.
- Weishampel, D. B., Grigorescu, D., Norman, D. B. 1991. The dinosaurs of Transylvania. *National Geographic Research* **7**: 196–215.
- Wheatley, P. V. 2010. Understanding salt water tolerance and marine resource use in the Crocodylia: a stable isotope approach. PhD thesis, University of California, Santa Cruz.
- Wheatley, P. V., Peckham, H., Newsome, S. D., Koch, P. L. 2012. Marine resource use in the American crocodile (*Crocodylus acutus*) in Southern Florida. *Marine Ecology Progress Series* **447**: 211–229.
- Wiens, J. J., Bonett, R. M., Chippindale, P. T. 2005. Ontogeny discombobulates phylogeny: paedomorphosis and higher-level salamander relationships. *Systematic Biology* **54**: 91–110.
- Wilson, J. A., Mohabey, D. M., Peters, S. E., Head, J. J. 2010. Predation upon hatchling dinosaurs by a new snake from the Late Cretaceous of India. *PLoS Biology* **8**: e1000322.
- Wolterstorff, W. 1886. Ueber fossile Frosche, insbesondere das Genus *Palaeobatrachus*. I Theil. *Jahresbericht und Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Magdeburg* **1885**: 1–94.
- Wolterstorff, W. 1887. Ueber fossile Frösche insbesondere das Genus *Palaeobatrachus*. II Theil. *Jahresbericht und Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Magdeburg* **1886**: 1–81.
- Wu, X. C., Sues, H. D., Brinkman, D. B. 1996. An atoposaurid neosuchian (Archosauria: Crocodyliformes) from the Lower Cretaceous of Inner Mongolia (People's Republic of China). *Canadian Journal of Earth Sciences* **33**: 599–605.
- Wuttke, M., Přikryl, T., Ratnikov, V. Y., Dvořák, Z., Roček, Z. 2012. Generic diversity and distributional dynamics of the Palaeobatrachidae (Amphibia: Anura). *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* **92**: 367–395.
- Zhang, P., Chen, Y. Q., Zhou, H., Liu Y.-F., Wang, L., Papenfuss, T. J., Wake, D. B., Qu, L.-H. 2006. Phylogeny, evolution, and biogeography of Asiatic salamanders (Hynobiidae). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **103**(19): 7360–7365.
- Zhang, P., Wake, D. B. 2009. Higher-level salamander relationships and divergence dates inferred from complete mitochondrial genomes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **53**: 492–508.
- Zhao, E. M., Hu, Q. X. 1983. Taxonomy and evolution of Hynobiidae in western China, with a description of a new genus. *Acta Herpetologica Sinica* **2**: 29–35.
- Zhao, E. M., Hu, Q. X. 1984. Studies on Chinese Tailed Amphibians. Chengdu, Sichuan Scientific and Technical Publishing House, 67 pp.