

PRONDVAI EDINA

**A PTEROSZAURUSZOK (REPÜLŐ HÜLLŐK) EGYES
FUNKCIONÁLIS ANATÓMIAI ÉS EGYEDFEJLŐDÉSI
ASPEKTUSAINAK VIZSGÁLATA**

Témavezető: **DR. GALÁCZ ANDRÁS**

egyetemi tanár
az MTA doktora

Konzulens: **DR. ŐSI ATTILA**

MTA-MTM Paleontológiai Kutatócsoport

ELTE TTK Földtudományi Doktori Iskola

Vezetője: DR. GÁBRIS GYULA

Földtan/Geofizika Doktori Program

Programvezető: DR. MINDSZENTY ANDREA

ELTE TTK Őslénytani Tanszék

Budapest

2011



“It seems to me that the natural world is the greatest source of excitement; the greatest source of visual beauty; the greatest source of intellectual interest. It is the greatest source of so much in life that makes life worth living.”

Sir David Attenborough

Tartalomjegyzék

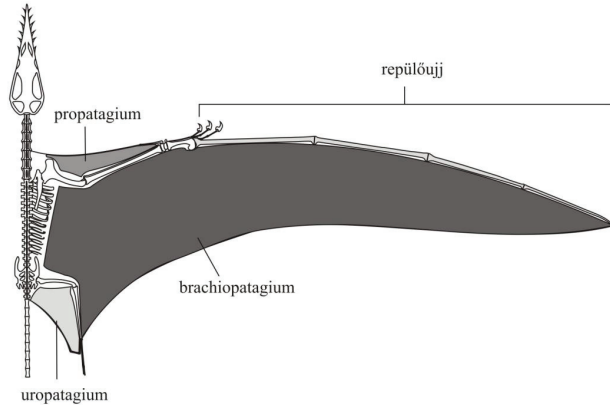
Általános bevezetés és célkitűzések	5
Intézmények rövidítései	9
I. Intrakraniális mozgások vizsgálata a pteroszauruszok koponyájában	10
I./1. Bevezetés	10
I./1.1 Kinézis és pteroszauruszok	10
I./1.2 Csontkapcsolatok főbb típusai	12
I./1.3 A kinesis csonttani aspektusai mai és kihalt csoportokban	14
I./1.4 A pteroszaurusz-koponyáról általában	17
I./2. Anyagok és módszerek	20
I./3. Eredmények	25
I./3.1 EPB módszer eredményei	25
I./3.2 Morfológiai indikátorok	26
I./3.3 Protractor izmok	31
I./3.4 A koponya elcsontosodásának foka kifejezett egyedekben	34
I./4. Diskusszió	37
I./4.1 Csontkapcsolat-morfológia és mobilitás	37
I./4.2 Protractor izmok és mobilitás	40
I./4.3 A koponya elcsontosodásának foka és mobilitás	41
I./5. Konklúziók	45
II. Új modellek a pteroszauruszok szárnyextenziójának mechanizmusára	46
II./1. Bevezetés	46
II./1.1 A kérdéskör bemutatása	46
II./1.2 Automatikus mechanizmusok és szerepük a recens repülő gerincesek szárnyműködésében	47
II./1.2.1 A madarak automatikus szárnyműködése	47

II./1.2.2 A denevérek automatikus szárnyműködése	51
II./2. A pteroszaurusz-szárny anatómiájának áttekintése	54
II./3. Korábbi elképzelések és funkcionális összehasonlítás madarakkal	57
II./4. Pteroszauruszokra alkalmazható elméleti modellek	64
II./5. Diskusszió	71
II./6. Konklúziók	78
III. A <i>Rhamphorhynchus</i> növekedési és életmenet stratégiája egy ontogenetikai sorozat csontszövetteni vizsgálata alapján	79
III./1. Bevezetés	79
III./2. Anyagok és módszerek	82
III./2.1 Hisztológiai kiértékelés	82
III./2.2 Méret becslések	84
III./3. Eredmények	88
III./3.1 Csontszövetteni leírások	88
III./3.2 Szárnyfesztávolság és testtömeg becslések	103
III./4. Diskusszió	105
III./4.1 A csontszövetek méretkategóriákon belüli összehasonlítása	105
III./4.2 Ontogenetikai stádiumok értékelése méret vs. hisztológia alapján	108
III./4.3 Növekedési dinamika és életmenet stratégia	109
III./5. Konklúziók	117
Összefoglalás	119
Summary	120
Köszönetnyilvánítás	121
Irodalomjegyzék	122

Általános bevezetés és célkitűzések

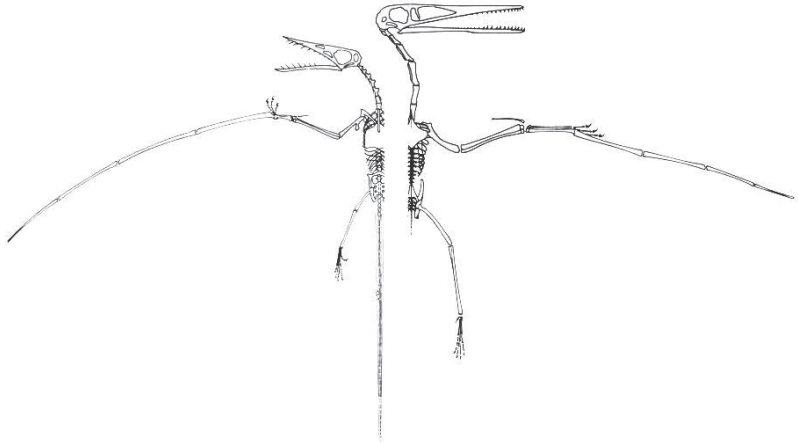
A repülő hüllők vagy pteroszauruszok kládja a mezozoikumi szárazföldi faunának egyik meghatározó eleme, mely a gerincesek evolúciója során elsőként megjelenő aktív, azaz szárnycsapásokkal hajtott repülésre képes csoport volt. Mivel e formagazdag csoportnak már a legkorábbi képviselői is tökéletes repülési képességről tanúskodnak, tehát átmeneti alakokat a fosszilis rekordban nem találunk, a pteroszauruszok eredete a mai napig tisztázatlan. Funkcionális morfológiai vizsgálatok alapján Bennett (1997) arra következtetett, hogy a pteroszauruszok őse valamilyen fán élő, négylábon járó Archosauria volt. A közvetlen ős kérdése mellett további probléma, hogy a Pterosauria klád filogenetikai helyzete is nagyon bizonytalan. Három eltérő hipotézis szerint a Pterosauria 1) a Prolacertiformes közeli rokona (Wild, 1978); 2) bazális Archosauromorpha (Bennett, 1996); 3) a Dinosauria fő testvércsoportja, mellyel közösen az Ornithodira kládot alkotja (Gauthier & Padian, 1985; Hone & Benton, 2008).

A pteroszauruszok karakterisztikus bélyegeinek túlnyomó többsége a repülő életmódhoz való alkalmazkodásukkal áll összefüggésben (1. ábra). Mellső végtagjuk szárnyá módosulásának legszembeötlőbb tulajdonsága a rendkívüli mértékben megnyúlt negyedik ujj, azaz repülőujj, mely a szárnymembránnak nevezett bőreredetű, aerodinamikailag aktív felületet feszítette ki. A szárnymembrán mind topográfiailag, mind szerkezetiileg három alegységre osztható (1. ábra): 1) a vállöv – könyök – csukló közt feszülő, háromszög alakú propatagium; 2) a fő szárnyfelületet adó, repülőujj – test – boka közt kifeszített brachiopatagium; 3) az 5., medialis irányultságú lábujj / boka – farok / faroktő közt feszülő uropatagium (Elgin et al. 2011).



1. ábra. A pterozauruszok általános bélyegeit reprezentáló „hosszúfarkú” pterozaurusz, a jura időszaki *Rhamphorhynchus*. Kiemelten fontos karakterek a megnyúlt negyedik ujj, azaz a repülőujj és a szárnyembrán különböző részei.

A nemrég napvilágra került két új pterozaurusz genus, a *Darwinopterus* (Lü et al., 2009) és a *Wukongopterus* (Wang et al. 2009) felfedezéséig a repülő hüllőket morfológiailag két fő csoportra különítették el, a bazálisabb nem-pterodactyloid (melyet sokszor “rhamphorhynchoid” néven említenek) és a levezetettebb pterodactyloid morfofocsoportokra, melyek testfelépítésében jelentős különbségek mutatkoznak. A polifiletikus nem-pterodactyloidokkal ellentétben a pterodactyloid kifejezés nem csak morfológiai alapú elkülönítés, hanem egy valódi monofiletikus klád érvényes megjelölése. A nem-pterodactyloid pterozauruszokra relatíve rövidebb koponya, nyak és metacarpus, hosszú farok és medialis irányba mutató 5. lábujj, míg a pterodactyloidokra megnyúlt koponya, hosszú nyak és metacarpus, csökevényes farok és redukált 5. lábujj jellemző (Wellnhofer 1978, 1991; 2. ábra). A Kínából előkerült *Darwinopterus* (Lü et al. 2009) és *Wukongopterus* (Wang et al. 2009) azonban érvénytelenítette ezt a morfológiai alapú kategorizálást, mivel csontvázukban mindkét morfofocsoport jellegeinek mozaikját hordozzák.



2. ábra. A két pterozaurusz-morfotípus: bal oldalon a „rhamphorhynchoid”, jobb oldalon a pterodactylid típus vázlatos rajza.

A pterozauruszok minden valószínűség szerint melegvérűek voltak, melyet a testüket borító szőröszerű képletek is igazolnak (Wellnhofer, 1978). Csontjaik jelentős része üreges és nagy valószínűséggel pneumatizált volt, azaz a légzőrendszer egyes ágai a csontokba is behatolt. A pneumatizáltsági szint taxonfüggő: a nem-pterodactylid morfológiai típusú taxonok vázrendszerének kisebb hányada pneumatizált, mint a levezetettebb pterodactylidoké (Bonde & Christiansen, 2003).

Annak ellenére, hogy a Pterosauria csoportot, mint repülő hüllőket Cuvier már viszonylag korán, az 1800-as évek elején felismerte, repülő életmódjukból eredő specializáltságuk és morfológiai, illetve életmódbeli diverzitásuk miatt számos, a csoportot érintő paleobiológiai kérdés mindmáig megválaszolatlan maradt. Mivel a pterozauruszok repüléssel kapcsolatos végtagmódosulásai merőben eltérnek a két mai repülő gerinces csoporttól, a madarakétól és a denevérekétől, a repülésük aerodinamikai sajátosságai és biomechanikája az egyik legintenzívebben kutatott funkcionális anatómiai terület. Életmódjuk rekonstrukciója szempontjából a táplálkozásmechanikai aspektusok szintén több alkalommal kerültek a kutatók figyelmének középpontjába. A mai technikával zajló csontszövetteni vizsgálatok előretörésével pedig megújult az érdeklődés a pterozauruszok egyedfejlődési és életmenet stratégiái iránt is. Munkám során ezért célul tűztem ki e három kérdéskör egyes részleteinek alaposabb kidolgozását.

Az értekezés alapját már megjelent, illetve előkészületben lévő publikációim képezik. Tekintettel a három feldolgozott téma egymástól független jellegére, a doktori értekezést három külön fejezetre bontottam, melyek mindegyike önálló egységet képez, saját belső szerkezeti felosztással.

I. Az értekezés első fejezetét adó vizsgálat során arra kerestem a választ, hogy egyes pteroszaurosok koponyaelemei közt történhetett-e jelentős mértékű elmozdulás, azaz a kraniális kinézis jelensége jellemző volt-e a klád egyes tagjaira.

II. A második fejezetben a pteroszaurosok szárnyextenziójának lehetséges mechanizmusát recens analógok mintájára megalkotott hipotetikus modellekkel írtam le.

III. A harmadik fejezetben egy jól ismert, ugyanakkor ellentmondásos genus, a *Rhamphorhynchus* egyedfejlődési stratégiáját különböző egyedfejlődési stádiumot képviselő példányok (ú.n. ontogenetikai sorozat) csontszövetani vizsgálatai alapján rekonstruáltam.

Összesítve több mint száz pteroszauros példányt vizsgáltam, melyek 27 különböző genuszt reprezentálnak. Anyagvizsgálataim jelentős részét a karlsruhei, stuttgarti és berlini természettudományi múzeumok, a frankfurti Senckenberg Kutatóintézet és Természettudományi Múzeum, illetve a müncheni Bajor Paleontológiai és Geológiai Állami Gyűjtemény pteroszauros példányain végeztem. A vizsgálataimban szereplő, de személyes vizsgálatra elérhetetlen, külföldi állami és privát gyűjteményekben található példányok kiértékelése a vonatkozó szakirodalom és nagy felbontású fotók alapján történt.

Az értekezésben jelentős terminológiai problémákkal szembesültem, mely részben a meghonosodott vagy épp idegen latin kifejezések keverékének magyar mondatokba illesztéséből, részben pedig abból fakadt, hogy néhány angol nyelvű szakkifejezésnek a szakirodalomban nincsenek magyar megfelelői. Ez utóbbi probléma a legnagyobb mértékben a paleohisztológiai vizsgálatban merült fel, ugyanis ezen a tudományterületen magyar nyelvű munka eddig még nem született. Mindazonáltal mindvégig arra törekedtem, hogy az erre alkalmas kifejezéseket magyarosítsam, illetve egyéb módon körülírjam. Tekintetbe véve azonban az értekezés korlátozott terjedelmét, részletesebb fogalmi magyarázatért az eredeti, angol nyelvű forrásokra utaltam vissza.

Intézmények rövidítései

AMNH, American Museum of Natural History, New York, USA; BMNH, British Museum of Natural History, London, UK; BNM, Bündner Naturmuseum, Chur, Svájc; BSPG, Bayerische Staatsammlung für Paläontologie und Geologie, München, Németország; BXGM, Benxi Geological Museum, Liaoning Province, Kína; CD, Desirée Collection of Rainer Alexander von Blittersdorff Rio de Janeiro, Brazília; CM, Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh, USA; DNPM MCT, Museu Ciencias da Terra, Setor de Paleontologia do Departamento Nacional de Producao Mineral, Rio de Janeiro, Brazília; GMV, Chinese Geological Museum, Beijing, Kína; GPIUB, Geologisch-Paläontologisches Institut, Universität Bonn, Németország; HLMD, Hessisches Landesmuseum, Darmstadt, Németország; IGO, Instituto de Geología y Paleontología, La Habana, Kuba; IPB, Steinmann Institut für Geologie, Mineralogie und Paläontologie, Bonn, Németország; IVPP, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Beijing, Kína; KUVP, Museum of Natural History, University of Kansas, Kansas, USA; MCSNB, Museo Civico di Scienze Naturali di Bergamo, Olaszország; MN, Museu Nacional, Rio de Janeiro, Brazília; MPUM, Dipartimento of Scienze della Terra dell'Università di Milano, Olaszország; MSFN, Museo Friulano di Storia Naturale, Udine, Olaszország; MTM, Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest, Magyarország; NSM, National Science Museum, Tokyo, Japán; PIN, Palaeontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moszkva, Oroszország; RAM, Raymond Alf Museum, Claremont, USA; RGM, Naturalis (Nationaal Natuurhistorisch Museum), Leiden, Hollandia; SMNF, Senckenberg Forschungsinstitut und Naturmuseum, Frankfurt, Németország; SMNK, Staatliches Museum für Naturkunde, Karlsruhe, Németország; SMNS, Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, Németország; TM, Teylers Museum, Haarlem, Hollandia; TMM, Texas Memorial Museum, University of Texas, USA; WDC, Wyoming Dinosaur Center, Wyoming, USA; YPM, Peabody Museum of Natural History, Yale University, New Haven, USA; ZMNH, Zhejiang Museum of Natural History, Zhejiang Province, Kína.

I. Intrakraniális mozgások vizsgálata a pteroszauruszok koponyájában

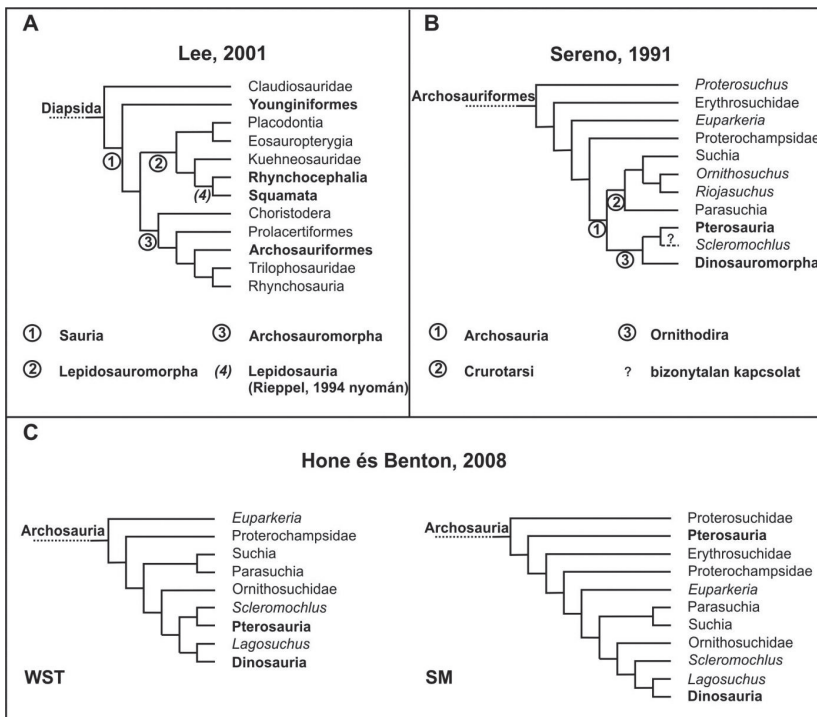
I./1. Bevezetés

I./1.1 Kinézis és pteroszauruszok

A kraniális kinézis már régóta ismert jelenség a legkülönbébb tetrapoda csoportokban (referenciáért ld. Frazzetta, 1962), azonban az első koncepcionális definíció megfogalmazása Versluys (1910, 1912) nevéhez fűződik. Szerinte bármely koponya kinetikus, melyben az állkapocs koponyához viszonyított mozgása mellett egyéb koponyacsontok egymáshoz képest történő elmozdulása, azaz az intrakraniális mozgás megengedett. A valódi kraniális kinesis megkülönböztetendő a még el nem csontosodott varratvonalak mentén történő, korlátozott mértékű elmozdulásoktól, melyek szerepe a mechanikai terhelés egyenletes eloszlása a koponyán (Holliday és Witmer, 2008). Mivel a kraniális kinézis, mint jelenség, már a legkorábbi tetrapoda csoportokban is jelen volt (mobilis palatoquadratum és palatális, azaz szájpadrési, illetve arckoponya-elemek; Iordansky, 1989), és néhány jelenkori teleostei halban (valódi csontos halak) és kétélűben is megfigyelhető (Rieppel, 1978; Summers & Wake, 2005), általában pleziomorf bélyegnek tekintik (Iordansky, 1990), mely az általános felfogás szerint az archosauriák és a lepidosauriák körében a legelterjedtebb (Herrel et al. 1999). Ennek ellenére valódi kraniális kinézisre utaló egyértelmű bizonyítékot az amnioták körében csak néhány squamatanál (pikkelyesek) és a madaraknál találunk (Holliday és Witmer, 2008).

Mindazonáltal számos kihalt gerinces, főleg dinoszauruszok esetén feltételezték a kraniális kinézis valamely formájának létezését (referenciáért ld. Holliday és Witmer, 2008). A dinoszauruszokkal ellentétben az intrakraniális mozgások gondolata sokkal ritkábban merül fel egy másik Archosauromorpha csoport, a pteroszauruszok esetén. Két szerző munkájától eltekintve, akik a kora-jura korú *Dorygnathus banthensis*-nél (Arthaber, 1919) és a késő-triász korú *Eudimorphodon ranziin*-ál (Wild, 1978, 1984) streptostyl quadratum (ld. alább) meglétét feltételezték, a kraniális kinézis lehetőségének kérdése feldolgozatlan maradt. Ehhez a témához csak érintőlegesen tért vissza Bennett (1996a), aki elfogadta Wild (1978, 1984) *Eudimorphodonra* alapozott koncepcióját, és filogenetikai analizisében a "metakinetikus koponya" jelzővel igyekezett kifejezni a streptostylia jelenlétét a pteroszauruszok koponyájában, melyről úgy vélte, hogy a pteroszauruszok Archosauromorpha csoportba való tartozására utal. Így a quadratum distalis végének az otikus (proximalis) ízület mentén történő anteroposterior

kinézésére utaló streptostylia volt az egyetlen kinézis típus, melynek létezését valaha is feltételezték a pterozauruszok esetén. Ugyanakkor, a részletes vizsgálatok hiánya és a kinézist feltételező munkák ellenére is, a legtöbb pterozaurusz-szakértő a pterozauruszok koponyáját egyöntetűen akinetikusként tekinti (pl. Wellnhofer, 1978; Buffetaut et al. 2002; Fastnacht, 2005). Az erőteljesen összeforrt koponyacsontokkal rendelkező, levezetettebb pterozaurusz csoportok fosszilis rekordban tapasztalható dominanciáját tekintve érthető ez a hozzáállás. Ennek ellenére azonban mind filogenetikai, mind morfológiai alapokon érdemes több figyelmet fordítani a kraniális kinézis lehetőségének részletesebb vizsgálatára. Egyrészt a pterozauruszok filogenetikai kapcsolatrendszerének feltárására irányuló vizsgálatok jelenleg legelfogadottabb, bár egyesek által vitatott nézete szerint a pterozauruszok a dinoszauruszok legközelebbi testvércsoportja (Hone & Benton, 2008; és ld. I./1. ábra a Pterosauria pozícióját tágabb filogenetikai kontextusban), mely utóbbi csoport számos tagjának koponyáját kinetikusként tekintik (pl., Colbert & Russell, 1969; Galton, 1974; Norman, 1984; Norman & Weishampel, 1985; Chiappe et al. 1998; Mazzetta et al. 1998). Másrészt néhány pterozaurusz genusban a koponya kinézisre utaló szerkezeti tulajdonságai a részletesebb felülvizsgálatot mindenképp indokoltá teszik. A pterozauruszkoponya kinézisének lehetőségét Prondvai & Ősi (2011) tanulmányozta megfelelő részletességgel.



I./1. ábra. A diapsid hüllők filogenetikai kapcsolatainak három értelmezési szintje (A, B, C) fokozatosan fókuszálva az archosauria kládokra (C). A, A fő diapsid kládok egymás közti kapcsolata; B, az Archosauriformes további felosztása; C, az Archosauria kládok filogenetikai kapcsolatainak két lehetséges kimenetele, melyekben szembeötlő a Pterosauria klád alapvetően különböző helyzete (WST, Weighted Supertree; SM, Supermatrix Tree). Az ebben a tanulmányban használt EPB módszer szempontjából különösen fontos csoportok félkövér betűtípussal szedettek.

I./1.2 Csontkapcsolatok főbb típusai

Bárminemű, a csontvázban lezajló kinetikus folyamat megértéséhez elengedhetetlen a csontösszeköttetések alapvető típusainak ismerete. A következőkben a csontkapcsolatok főbb formáinak általános jellemzésével foglalkozom, mely leírás Szentágothai & Réthelyi (2006) munkáján alapul. A leírásban vastaggal kiemelt fogalmak a kraniális kinézis további tárgyalásánál különösen fontosak.

A csontösszeköttetések sokféle szempont alapján csoportosíthatók (strukturális, funkcionális, biomechanikai, anatómiai), melyek közül a különféle csontkapcsolatok ezúttal strukturális szempontból kerülnek bemutatásra. A csontkapcsolatok szerkezetileg két főcsoportra különíthetők: 1) megszakítás nélküli (*synarthrosis*) és 2) megszakított vagy **synovialis** (*diarthrosis*) csontkapcsolatok.

A synarthrosisok a kapcsolatot kialakító strukturák természete szerint három alcsoportra oszthatók (eltekintve az izmos összeköttetéstől [*synsarcosis*]). A **szalagos összeköttetésben** (*syndesmosis*) az összekötő anyag főként kötőszövetes rostokból és/vagy szalagokból áll. A syndesmosis sokféle morfológiát mutathat, mely alapján további alcsoportok képezhetők. A **varratban**, (*sutura*) az érintkező csontok egymásba illő széleit nagyon keskeny porcos-kötőszövetes szegély kapcsolja össze. A szegélyek egymáshoz kapcsolódó felszínei lehetnek 1) egymásba illeszkedő (**interdigitáló**) fűrészfog- és levél-szerűek (*sutura serrata et foliata*), 2) lapos, pikkely alakú nyúlványok, melyek cserépszerűen átfednek egymáson (**pikkelyvarrat** vagy *sutura squamosa*), illetve 3) simák vagy kevésbé érdesek (**lapos varrat** vagy *sutura plana*), melyek elcsontosodása, szemben az egyéb varratípusokkal, kifejezett állapotokban is tökéletlen lehet. A sima varratok általában olyan helyeken (pl. arckoponyacsontok közt) fordulnak elő, ahol a mechanikai megterhelés nem jelentős mértékű. A mechanikai behatásoknak ellenállóbb fűrészfog- illetve levél-szerű nyúlványokkal egymáshoz kapcsolódó varratokat a továbbiakban **interdigitáló varratként** közös néven említem. A varratos csontösszeköttetések általában a koponyaelemek közt fordulnak elő, és néhány kivételtől eltekintve nagyrészt immobiliseknek tekinthetők. A varratok mellett a másik fontos syndesmosis csoport a mozgékony szalagos összeköttetés, melyben a résztvevő csontokat kollagénrostos és rugalmas rostos kötőszövetből álló **szalag** (*ligamentum*) köti össze. Ilyen szalagos csontkapcsolat található például a csigolyaívek vagy a lábszárcsontok distalis végei közt. A megszakítás nélküli összeköttetések következő csoportjában a csontokat porc kapcsolja össze (*synchondrosis*), mely lehet **hyalinporc** (pl. occipitalis régióban; a borda és szegycsont közt) vagy rostos porc (csigolyatestek közt), esetleg mindkettő (*symphysis*). Ez az összeköttetés nagyon erős, ugyanakkor rugalmas, tehát a kapcsolódó elemek bizonyos fokú mobilitását is biztosítja. Némely synchondrosis nem marad, tehát az egyedfejlődés előrehaladtával összezsontosodik. A harmadik synarthrosis csoport a **synostosis**, mely valójában az előző kettő némelyikének időskori állapotát foglalja magába, tehát azokat a syndesmosis illetve synchondrosis típusokat, melyek későbbi egyedfejlődési stádiumokban valódi csontképző sejtek (osteoblastok) részvételével tökéletesen elcsontosodnak.

A legtöbbször mobilis, megszakított vagy **synovialis** csontösszeköttetés kialakításáért több struktúra felelős. Az egymással ízesülő csontvégeket (ízüvegek) **hyalinporcból** álló ízületi porc (*cartilago articularis*) borítja, és az így kialakult ellenoldali felületek általában (de nem feltétlenül) kongruensek. A leggyakoribb megjelenési formájában az ízületi fej domború (*caput articulare*), az ízületi vápa pedig homorú (*cavitas articularis*). A porcborítás, mely az epiphysis-porckorong el nem csontosodott maradványa, sima felszínének köszönhetően a kapcsolódó elemek egymáson könnyen elcsúsznak. Az **ízületi tok** (*capsula articularis*) zsákszerű kötőszöveti tok, mely az ízületi felületek (*facies articulares*) széle közelében tapad, és a kapcsolódó csontvégeket hermetikusan körülzárja, melyek közt ezáltal kialakul az ízületi üreg (*cavum articulare*). A tok külső rétege a főként kollagénróstkókból álló *membrana fibrosa* (de kialakításában rugalmas rostok is részt vehetnek), belső rétege pedig a *membrana synovialis*, melynek fibroblastjai termelik az ízületi üreget kitöltő jellegzetes sejtközötti állományt, az iznedvet (synovialis folyadék vagy *synovia*). A membrana fibrosaról, illetve a kapcsolódó csontvégek distalisabb felszínéről eredő, inszerű, kötőszövetes **szalagok** vagy **ligamentumok** kötik össze a csontokat, és biztosítják a köztük lévő erős kapcsolatot.

Mindennek tömör összefoglalását az alábbi vázlat szemlélteti:

- I. megszakítás nélküli csontkapcsolat (*synarthrosis*)
 - a. szalagos (fibrózus) összeköttetés (*syndesmosis*)
 - i. varratos
 - 1. pikkelyvarrat (átfedő kapcsolódási felszínnek)
 - 2. lapos varrat (sima kapcsolódó felszínnek)
 - 3. interdigitáló varrat
 - ii. ligamentumos
 - b. porcos összeköttetés, (*synchondrosis*)
 - c. csontos összeköttetés (*synostosis*)
- II. megszakított vagy synovialis csontkapcsolat (*diarthrosis*)

I./1.3 A kinézis csonttani aspektusai mai és kihalt csoportokban

Számos módszer létezik a kraniális kinézisre utaló tulajdonságok kimutatására, melyeket főleg a ma élő csoportok vizsgálatára használnak (Frazzetta, 1962, 1983; Smith & Hylander, 1985; Patchell & Shine, 1986; Condon, 1987; Herring & Teng, 2000; Metzger, 2002). A legfontosabb tulajdonságok között szerepelnek a kooperáló izom-, kötő- és

támasztószövetek együtteséből álló morfológiai indikátorok, melyek biztosítják a kinézisben szerepet játszó csontkapcsolatok pontos működését, és amelyek a különféle kinézis típusokhoz nagy biztonsággal hozzárendelhetők (Bahl, 1937; Bühler, 1981; Rieppel & Gronowski, 1981; Zusi, 1984; Rieppel, 1993; Arnold, 1998; Metzger, 2002). Az adatok értelmezésekor azonban fontos figyelembe venni, hogy ugyan a morfológiai indikátorok hiányában a koponya bizonyosan akinetikus, jelenlétük csak utal az intrakraniális mozgások lehetőségére, de semmiképp sem bizonyítja azt *in vivo* (Throckmorton, 1976; Herrel & De Vree, 1999; Metzger, 2002; Holliday & Witmer, 2008).

Kihalt gerincesek esetén az intrakraniális mozgásokban kulcsszerepet játszó lágy szövetek csekély megőrződési esélye miatt általában nagy mennyiségű információ vesz el. A legtöbb esetben az egyetlen értelmezhető és fennmaradó adathalmazt a csonttani tulajdonságok szolgáltatják. Holliday & Witmer (2008) négy olyan morfológiai indikátort definiált, melyek jelenléte elengedhetetlen ahhoz, hogy egy kihalt csoportnál egyáltalán felvethessük az aktív (izommunkán alapuló) kraniális kinézis lehetőségét. Az első két kritérium a mobilis csontkapcsolatok jelenléte a koponya otikus (quadratum-squamosum) és bazális (basipterygoideum-pterygoideum) régióiban (Holliday & Witmer, 2008). A szerzők azt is kitételként szabták meg, hogy mindkét régióban synovialis ízületeknek kell működniük. A synovialis ízületek csonttani indikátorai 1) a résztvevő csontok konvex illetve komplementer konkáv kapcsolódó felszínei; 2) a síma ízületi felszín, mely az egykori hyalinporc-borításra utal; 3) a síma ízületi felszíntől distalisán elhelyezkedő durva, párhuzamosan rovátkolt, szemcsés csontfelszín, mely az egykori ízületi tok és a ligamentumok jelenlétére utal (Holliday és Witmer, 2008). Ahogy a csontkapcsolatok típusainak ismertetésénél is láttuk, nem csak synovialis típusú ízület biztosíthat jelentős mértékű mobilitást a kapcsolódó koponyacsontok közt. A koponyaelemek közti mobilis kapcsolat ligamentumos összeköttetés is lehet (pl. quadratopterygoid-ligamentum), illetve néhány speciális esetben szignifikáns elmozdulás a síma vagy interdigitáló, ventralisan elvékonyodott varratvonal mentén is lehetséges (pl. frontoparietalis ízület a gekkók mesokinetikus koponyájában; Metzger, 2002). Ezen kívül a csontok elvékonyodott, lamella-szerű régiói beépített flexibilis zónákat alkothatnak (pl. craniofacialis hajló-zóna a madarak prokinetikus koponyájában, Zusi, 1993). A synovialis ízületekhez hasonlóan az előbbi struktúrák bármelyike biztosíthatja a kritikus otikus és bazális ízületek mobilitását.

A Holliday & Witmer (2008) által említett harmadik kritérium, mely szintén a kraniális kinézis morfológiai indikátora, a protractor izmok (pl. *musculus protractor pterygoideus*) fejlettségi szintje a koponyában. Az aktív intrakraniális mozgások

végrehajtásában részt vevő protractor izmok eredési helyeként két csontnyúlványt jelöltek meg, melyek relatív méretét a hozzájuk tapadó izmok fejlettségi szintjének feleltették meg (Holliday & Witmer, 2008). A fosszilis állatok esetén azonban a legtöbb rekonstruált izomcsoport jelenlétének, méretének és eredési, illetve tapadási területeinek meghatározása a legjobb esetben is bizonytalan. Ráadásul a protractor izmok funkcionális jelentősége az intrakraniális mozgások kivitelezésében sokszor még a ma élő csoportoknál sem teljesen tisztázott (Gusseklou & Bout, 2005).

A negyedik feltételre ‘megengedő kinematikus láncolat’-ként hivatkoznak a szakirodalomban, mely olyan taxon-specifikus tulajdonságegyüttes jelenlétére utal, amely biztosítja a kraniális kinézis lehetőségét. Ez általában a mobilis régiókat körülvevő koponyaelemek redukciója vagy eliminációja, illetve mobilitásuk megnövekedése révén valósul meg, melyek máskülönbön akadályoznák az intrakraniális mozgásokat.

Holliday & Witmer (2008) továbbá három kategóriát definiált a kinetikus állapot leírására, melyek közül az első kettő alkalmazható a fosszilis formákra:

1. *kinetikusán részben kompetens*: a koponyában megtalálhatók a kulcsfontosságú synovialis ízületek és protractor izmok, de hiányzik a megengedő kinematikus láncolat
2. *kinetikusán teljesen kompetens*: a koponyában megtalálhatók mind a szükséges synovialis ízületek és protractor izmok, mind pedig a megengedő kinematikus láncolat, de tényleges mozgás *in vivo* nem tapasztalható
3. *kinetikus*: a koponyában minden intrakraniális mozgáshoz szükséges tulajdonság jelen van, és a kinézis *in vivo* is kimutatható.

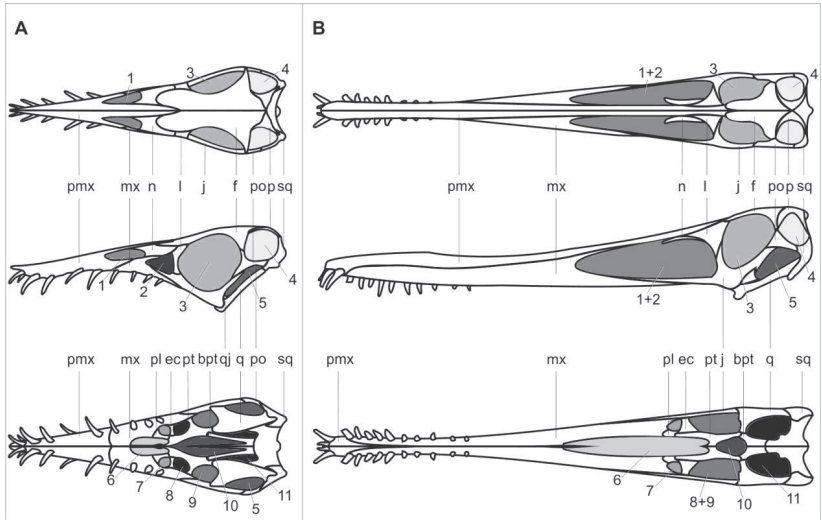
Tehát a kihalt csoportok, mint a dinoszauruszok vagy a pteroszauruszok, legjobb esetben is csak a ‘kinetikusán teljesen kompetens’ kategóriába sorolhatók. A ma élő diapsid hüllőknél a funkcionális kinézis mindig együtt jár bizonyos koponyaacsontok redukciójával, például a lepidosauriáknál az alsó temporalis ív, esetenként a postorbitalis ív (gekkóknál és varánuszoknál) eltűnésével (Metzger, 2002), vagy a madaraknál a supratemporalis, postorbitalis és lacrimalis ív redukciójával (Bühler, 1981). Ez a konzisztens mintázat arra utal, hogy néhány koponyaelem bizonyos fokú elcsökevényesedése minden valószínűség szerint nélkülözhetetlen a diapsid koponya kinetikus működéséhez.

I./1.4 A pteroszaurusz-koponyáról általában

A pteroszauruszok koponyája általában megnyúlt, és a számos, jelentős méretű koponyaablaknak köszönhetően feltűnően könnyű felépítésű. Az alsó temporális ív, melyet főleg a jugale és kisebb részben a quadratojugale alkot, mindig teljes és zárt.

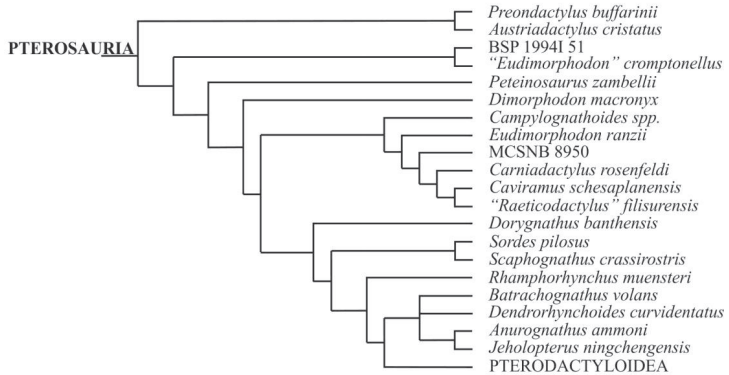
A Kínából előkerült *Darwinopterus* (Lü et al. 2009) és *Wukongopterus* (Wang et al. 2009) mozaikos testfelépítése miatt (ld. Általános bevezető) a pteroszaurusz-morfotípusok elkülönítéséhez módosított koncepcióra van szükség. A kraniális kinézis tárgyalásához elkerülhetetlen egy olyan új terminológia bevezetése, mely csoportosítja az ismert pteroszaurusz koponya-szekrezeteket, figyelmen kívül hagyva az érintett taxonok filogenetikai hovatartozását. Ez az új koncepció az orrüreg és az antorbitalis fenestra egymáshoz viszonyított helyzetén alapul: ha ezeket egy csonthíd választja el egymástól, akkor *bifenestrata* koponyatípusról, ha pedig összeolvadnak, akkor *monofenestrata* koponyatípusról beszélünk. A bifenestrata koponya morfotípus az egykori nem-pterodactyloid csoportnak felel meg, míg a monofenestrata morfotípus a pterodactyloidok mellett magában foglalja a *Darwinopterus*-t (és valószínűleg a *Wukongopterus*-t, M. Witton, szóbeli közlés, 2011) is. Mivel azonban rossz megtartásuk és korlátozott elérhetőségük miatt mindkét genust, a *Darwinopterus*-t és a *Wukongopterus*-t is kizártuk a jelen elemzésből, a két koponya morfotípus taxonómiai összetétele a jelen vizsgálatban megegyezik a korábbi nem-pterodactyloid – pterodactyloid csoportokéval. Mindenesetre az itt használt bifenestrata és monofenestrata kifejezések kizárólag morfotípusokat, és nem valódi filogenetikai kategóriákat jelölnek.

A két koponya morfotípus általános felépítése a főbb különbségek megjelölésével a I./2-es ábrán látható. Ezek a következőképpen foglalhatók össze: míg a bifenestrata koponyában (I./2. ábra, A) az orrüreget (1) és az antorbitalis fenestrát (2) a nasale maxillaris nyúlványának és a maxilla nasalis nyúlványának összekapcsolódásából kialakuló csonthíd választja el, addig a megnyúltabb monofenestrata koponyában (I./2. ábra, B) a kettő összeolvadásából kialakul az általában nagyméretű nasoantorbitalis fenestra (1+2). Ezen kívül a monofenestrata koponyára jellemző bizonyos palatális ablakok összeolvadása is (8+9, I./2. ábra, B) (Ősi et al. 2010). A monofenestrata koponyatípusú pteroszauruszok közt gyakoriak a fogatlan alakok, míg a bifenestrata pteroszauruszok minden ismert genusa rendelkezett fogakkal, néhány csoport pedig egészen bonyolult felépítésű fogazzal jellemezhető. A pteroszaurusz genusok belső filogenetikai kapcsolatrendszerét az új, problémás *Darwinopterus* és *Wukongopterus* figyelembe vétele nélkül az I./3-as számú ábra szemlélteti (Dalla Vecchia, 2009, illetve Andres & Ji, 2009 nyomán).

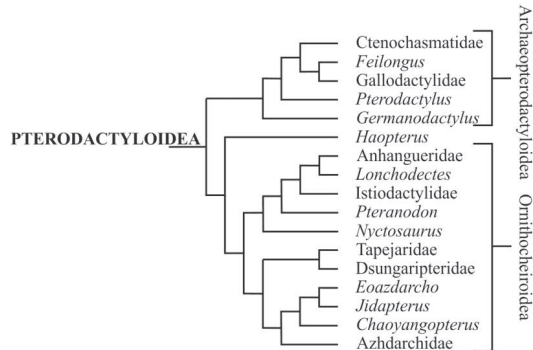


I/2 ábra. A két elkülönített koponya-morfotípus vonalas-rajzos bemutatása **A**, a bifenestrata típust képviselő *Rhamphorhynchus*, illetve **B**, a monofenestrata típust reprezentáló *Anhanguera* alapján. Jól megfigyelhetők a két típus közti legfontosabb különbségek, melyek a rostrum hosszában, az orrreg (naris) (1) és az antorbitalis fenestra (2) viszonyában, és két szájpadi (palatális) fenestra kapcsolatában nyilvánulnak meg. Rövidítések: **bpt**, basiptyergoideum; **ec**, ectopterygoideum; **f**, frontale; **j**, jugale; **l**, lacrimale; **mx**, maxilla; **n**, nasale; **p**, parietale; **pl**, palatinum; **pmx**, premaxilla; **po**, postorbitale; **pt**, pterygoideum; **q**, quadratum; **qj**, quadratojugale; **sq**, squamosum; **1**, naris; **2**, antorbitalis fenestra; **3**, orbita; **4**, supratemporalis fenestra; **5**, lateralis temporalis fenestra; **6**, choana; **7**, suborbitalis fenestra; **8**, pterygo-ectopterygoidealis fenestra; **9**, subtemporalis fenestra; **10**, interptyergoidealis nyílás; **11**, cranioquadratalis nyílás.

A



B

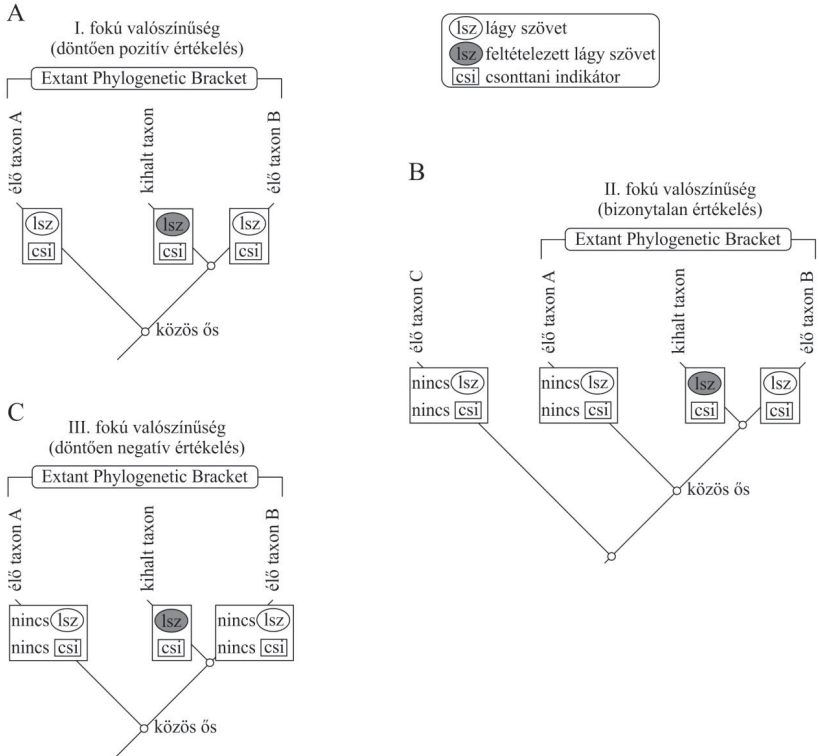


I./3. ábra. A pterozsaurusok törzsféjlődési kapcsolatai a jelenlegi kladisztikai elemzések alapján. **A.** A bifenestrata csoportok leszármazási kapcsolatai a pterodactyloid pterozsaurusokhoz viszonyított helyzetük megjelölésével (Dalla Vecchia, 2009 nyomán). **B.** A monofiletikus Pterodactyloidea klád család- és genus-szinten értelmezett belső leszármazási viszonyai (Andres & Ji, 2009 nyomán).

Ebben a fejezetben megvizsgálom az intrakraniális mozgások potenciális morfológiai indikátorait a legkülönbözőbb pterozsaurusok koponyáiban a Holliday és Witmer (2008) által ismertetett és a dinoszauruszoknál alkalmazott összehasonlító és kiértékelő módszerekkel. Az így kapott eredményeket filogenetikai kontextusba helyezve a kraniális kinézis jelenségéről eddig megszerzett ismeretek alapján értékelem ki.

I./2. Anyagok és módszerek

Ez a tanulmány az első olyan részletes morfológiai összehasonlító vizsgálat, melynek célja a kraniális kinézis lehetőségének felülvizsgálata a pteroszaurosok koponyájában. A kraniális kinézis filogenetikai kontextusba helyezett valószínűségének elemzéséhez az EPB (Extant Phylogenetic Bracket, Witmer, 1995, és ld. I./4. ábra) módszert alkalmaztam. Az EPB alapú megközelítés különösen fontosnak tartja a lágy szövetek szerepét egy kihalt csoport különböző paleobiológiai aspektusainak és filogenetikai helyzetének vizsgálatában, ezért nagy hangsúlyt fektet a lágyszöveti rekonstrukciók pontosságára. Ez a módszer a kihalt csoportnál vizsgálandó, de fosszilis nem feltétlenül megőrződő jellegek jelenlétének és/vagy fejlettségi szintjének valószínűségét az érintett kihalt csoport legközelebbi élő rokonaira jellemző állapot alapján adja meg. Az élő rokonok a kihalt csoportot lehető legszűkebben közrefogó külső csoportok (outgroup). Ha a kérdéses lágy szövetek mindkét külső komponensben, azaz külső csoportban jelen vannak, az EPB döntően pozitív értékelést ad erre a jellegre nézve a vizsgált kihalt csoportban, azaz ezek a lágy szövetek nagy valószínűséggel a kihalt kládban is hasonló formában jelen voltak (I. fokú valószínűség, I./4. ábra, A). Ha az egyik külső csoportban megtalálhatók, a másikban nem, akkor a lágy szövetek jellege a kihalt csoportban bizonytalan, jelenléte vagy hiánya ugyanolyan valószínűségű (I./4. ábra, B). Ebben az esetben a jelleg jelenlétének bizonyításához a fosszilis taxonban további morfológiai bizonyítékokra van szükség (II. fokú valószínűség). Amennyiben a vizsgált lágy szövetek egyik külső komponensben sincsenek jelen, a kihalt csoport összesített negatív értékelést kap az adott jellegre nézve, azaz a legparszimónikusabb feltevés szerint ezek a lágy szövetek a kihalt kládban sem voltak jelen (I./4. ábra, C). Ha azonban elegendő és megbízható morfológiai bizonyíték áll rendelkezésre ahhoz, hogy az adott lágyszöveti jelleget a fosszilis csoportban autopomorf bélyegnek tekintjük, akkor ez a negatív értékelés elvethető (III. fokú valószínűség). (Az EPB módszerről bővebben ld. Witmer, 1995.)



I./4. ábra. A vizsgált lágyszövet előfordulásának valószínűségi fokai a fosszilis taxonban az élő külcsoporthoz megfigyelhető állapot alapján. **A**, Az EPB mindkét komponense rendelkezik a kérdéses lágyszöveti tulajdonsággal (és az ehhez asszociált csonttani indikátorral), tehát az értékelés a kihalt csoportra nézve döntően pozitív. **B**, Az EPB-nek csak egyik komponense rendelkezik a kérdéses lágyszöveti tulajdonsággal, tehát az értékelés a kihalt csoportra nézve bizonytalan. **C**, Egyik EPB komponens sem rendelkezik a kérdéses lágyszöveti tulajdonsággal, tehát az értékelés a kihalt csoportra nézve döntően negatív. A **B** és **C** esetben, ha elegendő és megbízható morfológiai bizonyíték áll rendelkezésre, a bizonytalanság és a negatív értékelés felülbíráható. Az adott lágyszövet rekonstrukciójának hitelességéhez az **A** esetben I. fokú, a **B** esetben II. fokú, a **C** esetben III. fokú valószínűsítésre van szükség. (Módosítva Witmer, 1995 nyomán)

Mivel a Pterosauria filogenetikai fán való elhelyezkedésére vonatkozóan többféle elképzelés is létezik, a jelen elemzésben a két, legszélesebb körben elfogadott megközelítést alkalmaztam: 1) a Pterosauria a Dinosauria testvércsoportja (Hone & Benton, 2008, I./1. ábra, C, WST), melynek legközelebbi élő külcsoportjai tehát a madarak és a krokodilok; 2) A Pterosauria egy bazális Archosauromorpha (Bennett, 1996a), melynek külcsoportjait így a Lepidosauromorpha és az Archosauromorpha recens képviselői alkotják (I./1. ábra, C, SM).

A vizsgálat a kraniális kinézisre utaló morfológiai indikátorok jelenlétének vagy hiányának kimutatásán alapult. Ezt a vizsgálatot 27 olyan pteroszaurusz genuson végeztem el, melyeknek vagy a teljes koponyája ismert, vagy pedig a kinézis szempontjából döntő fontosságú koponyaelemek jó állapotban őrződtek meg. A 27 különböző vizsgált genusból 13 a bifenestrata morfo csoportba, míg 14 a pterodactyloid monofenestrata morfo csoportba sorolható. 71 elemzett példány közül 45-öt volt lehetőségem személyesen megvizsgálni (I. táblázat), a fennmaradó 26 példányt (II./2. táblázat) a szakirodalomban fellelhető leírások, illetve nagy felbontású fotók és másolatok alapján értékeltém ki. Ahol erre lehetőség adódott, minden olyan koponyaelem-kapcsolatot megvizsgáltam, amely a kinézis szempontjából releváns lehetett, illetve amely intrakraniális mozgásokra utalhat. A kiértékelésben nem szerepeltek a bizonytalan eredetű circumorbitalis elemek és az agyüreget alkotó csontok sem, melyek a kifejlett egyedekben minden esetben erőteljesen összeforrnak. A csonttani értelemben fiatal egyedek vizsgálatával kimutathatók az egyedfejlődés során a koponya biomechanikájában lejátszódó lehetséges változások.

Dalla Vecchia (2009) bazális pteroszauruszokra, illetve Andres & Ji (2008) pterodactyloid pteroszauruszokra megalkotott törzsfáját használtam az adatok filogenetikai kontextusban való értelmezésére (ld. I./3. ábra). Fontos megjegyezni azonban, hogy a legtöbb korábbi elképzeléstől eltérően, melyek az anurognathidokat bazális nem-pterodactyloid csoportnak tekintik (Bennett, 1996a; Kellner, 2003; Unwin, 2003), Dalla Vecchia (2009) törzsfáján ez a csoport egy levezetett nem-pterodactyloid pteroszaurusz klád.

Személyesen vizsgált taxonok	A példány leltári száma	A csonttani érettség valószínű szintje
<i>Eudimorphodon ranzii</i>	MCSNB 2888	m
<i>Carniadactylus</i> sp. (<i>Eudimorphodon ranzii</i> sensu Wild, 1978)	MPUM 6009	m
<i>Caviramus filisurensis</i> (<i>Raeticodactylus filisurensis</i> sensu Stecher, 2008)	BNM 14524	m
<i>Dimorphodon macronyx</i>	BMNH 41212-13	m
	BMNH R 1035	m
<i>Dorygnathus banthensis</i>	BSPG 1938 I 49	m
	SMNS 18969	m
	SMNS 50164	m
	SMNS 50914	m
	SMNS 51827	m
	SMNS 55886	m
	WDC-CTG-001	m
<i>Rhamphorhynchus muensteri</i>	BSPG AS VI 34	m
	BSPG 1867 II 2	m
	BSPG 1889 XI 1	i
	BSPG 1927 I 36	m
	BSPG 1929 I 69	m
	BSPG 1934 I 36	i
	BSPG 1938 I 503	i
	BSPG 1955 I 28	m
	BSPG 1989 XI 1	m
	SMNK PAL 6596	?
	SMNS 52338	m
	SMNS 56980	m
<i>Campylognathoides liasicus</i>	SMNS 18879	m
	SMNS 50735	m
<i>Campylognathoides zitteli</i>	SMNS 9787	m
<i>Scaphognathus crassirostris</i>	SMNS 59395	i
<i>Austriadactylus cristatus</i>	SMNS 56342	m
<i>Pterodactylus antiquus</i>	BSPG AS I 739	m
<i>Pterodactylus kochi</i> (<i>P. antiquus</i> sensu Bennett, 1996b)	BSPG AS V 29	m
	BSPG AS XIX 3	m
	BSPG 1878 VI 1	i
	BSPG 1883 XVI 1	m
	BSPG 1937 I 18	m
	SMNF R 4072	m
<i>Pterodactylus micronyx</i> (<i>Gnathosaurus subulatus</i> sensu Bennett, 1996b)	BSPG 1971 I 17	i
<i>Pterodactylus</i> sp.	BSPG 1936 I 50	i
	SMNF R 4074	m
<i>Germanodactylus cristatus</i>	BSPG 1892 IV 1	m
<i>Ctenochasma gracile</i> (<i>Ctenochasma elegans</i> sensu Bennett 2007b)	BSPG 1920 I 57	m
<i>Ctenochasma</i> sp.	SMNS 81803	m
<i>Anhanguera</i> sp.	SMNK	m
	katalogizálatlan	
<i>Araripesaurus santanae</i> (<i>Santanadactylus araripensis</i> sensu Bennett, 1993)	BSPG 1982. I. 90	i
<i>Tapejara wellnhoferi</i>	SMNK PAL 1137	i

I./1. táblázat. A személyes vizsgálatra rendelkezésre álló példányok az általánosan elfogadott csonttani érettség fokának feltüntetésével: 'i', immatur (juvenilis vagy szubadult); 'm', matur (adult) és '?', bizonytalan.

Személyes vizsgálatra elérhető taxonok	Értékelés alapja	A példány leltári száma	A csonttani érettség valószínű szintje
<i>Carniadactylus rosenfeldi</i>	Dalla Vecchia, 2009	MSFN 1797	m
<i>Campylognathoides liasicus</i>	Wellnhofer, 1974	CM 11424	m
<i>Scaphognathus crassirostris</i>	SMNS 80203 másolat	GIUB 1304	m
<i>Cacibuptyx caribensis</i>	Gasparini et al., 2004	IGO-V 208	m
<i>Batrachognathus volans</i>	Ryabiniin, 1948; Dalla Vecchia, 2002	PIN 52-2	m
<i>Dendrorhynchoides curvidentatus</i>	Dalla Vecchia, 2002	GMV2128	m
<i>Anurognathus ammoni</i>	Bennett, 2007a; H.Tischlinger nagy felbontású fotói	katalogizálatlan	m
<i>Rhamphorhynchus muensteri</i>	B. Mueller nagy felbontású fotói	CM 11434	m
<i>Gegepterus changi</i>	Wang et al., 2007	IVPP V 11981	i
<i>Anhanguera bittersdorffi</i>	Campos & Kellner, 1985	MN 4805-V	m
<i>Anhanguera piscator</i>	Kellner & Tomida, 2000	NSM-PV 19892	i
<i>Anhanguera</i> sp.	Kellner, 1996	MCT 1501-R	i
<i>Coloborhynchus spielbergi</i>	Veldmeijer et al., 2006	RGM 41880	m
<i>Istiodactylus latidens</i>	Hooley, 1913	BMNH R 0176	?
<i>Istiodactylus sinensis</i>	Andres & Ji, 2006	NGMC 99-07-011	m
<i>Tapejara wellnhoferi</i>	Wellnhofer & Kellner, 1991	AMNH 24440	?
	Kellner, 1989	CD-R-080	i
	Kellner, 1996	MCT 1500-R	i
<i>Sinopterus dongi</i>	Wang & Zhou, 2003	IVPP V13363	?
<i>Huaxipterus benxiensis</i>	Lü et al., 2007	BXGM V0011	?
<i>Pteranodon</i> sp.	Bennett, 2001	KUVP 976	m
		KUVP 2212	m
		YPM 1177	m
<i>Zhejiangopterus linhaiensis</i>	Cai & Wei, 1994	ZMNH M1330	m
<i>Quetzalcoatlus</i> sp.	Kellner & Langston, 1996	TMM 41961-1	m
		TMM 41954-62	m

I./2. táblázat. A kapcsolódó irodalom, másolatok és nagy felbontású fotók alapján kiértékelt példányok az általános elfogadott csonttani érettség fokának feltüntetésével: 'i', immatur (juvenilis vagy szubadult); 'm', matur (adult) és '?', bizonytalan.

I/3. Eredmények

I/3.1 EPB módszer eredményei

Igaz ugyan, hogy az EPB (Witmer, 1995) a legparszimónikusabb feltevésen alapuló rendkívül hasznos módszer a kihalt csoportok feltételezett tulajdonságainak valószínűségi elemzésében, azonban minél bizonytalanabbak a vizsgált csoport filogenetikai kapcsolatai, annál jobban csökken az EPB megbízhatósága is. További probléma, hogy minél magasabb taxonómiai szintet képvisel a kihalt klád, a vizsgált jelleg annál változatosabb lehet a kihalt csoportot közrefogó recens kulcsoportok tagjai között is.

A pteroszauruszok esetén ezek a problémák különösen súlyosak, mivel a klád filogenetikai helyzete nagyon bizonytalan, illetve a távolság köztük és a feltételezett legközelebbi recens rokonsoportok közt nagyon nagy. A két, legszélesebb körben elfogadott filogenetikai értelmezést alkalmazva mindhárom valószínűségi szint megjelenhet attól függően, hogy mely kulcsoportokkal végezzük az elemzést. Ha Bennett (1996a) elképzelését követjük, akkor a két külső komponens a rendkívül magas taxonómiai szintet képviselő *Lepidosauromorpha* és *Archosauromorpha*, melyeknek tagjai közt egyaránt találunk kinetikus és akinetikus koponyájú alakokat. Ha például a *Lepidosauromorphán* belül a *Rhynchocephalia* kládot, míg az *Archosauromorphán* belül a *Suchia* kládot választjuk ki az elemzéshez, akkor döntően negatív értékelést kapunk, azaz a pteroszauruszok kraniális kinézise erősen valószínűtlen, hiszen minden recens *Rhynchocephalia* (*Sphenodon*) és *Suchia* (*Crocodylia*) faj koponyája akinetikus. Ha azonban a *Squamata* és *Aves* kládokat alkalmazzuk külső komponensekként, melyek legtöbb képviselőjére az intrakraniális mozgások általánosan jellemzőek, a pteroszauruszok kraniális kinézisének valószínűségi foka I., azaz ez az elemzés döntően pozitív értékelést eredményez, mely valószínűsíti a kraniális kinézis jelenlétét a pteroszauruszok koponyájában is. Ugyanezeket a kládokat, de eltérő, például *Squamata* — *Suchia*, illetve *Rhynchocephalia* — *Aves* kombinációban alkalmazva az elemzés mindkét esetben bizonytalan értékelést ad, hiszen mindkét esetben az egyik komponens képviselői akinetikus, míg a másiké kinetikus koponyájúak. Hone és Benton (2008) filogenetikai megközelítését használva az EPB ismét bizonytalan értékelést eredményez a pteroszaurusz-koponya kinetikus képességeire vonatkozóan, hiszen a repülő hullóket ez esetben közrefogó kulcsoportok az akinetikus koponyájú krokodilok és a kinetikus koponyájú madarak. Az eredmények egyértelműen igazolják, hogy az EPB módszer nem alkalmas annak kimutatására, hogy a pteroszauruszok koponyája milyen valószínűséggel volt kinetikus.

I/3.2 Morfológiai indikátorok

A morfológiai megfigyeléseket három alkategóriára bontottam: 1) a koponyaelemek ízület-morfológiai vizsgálata; 2) a protractor izmok csonttani indikátorainak vizsgálata; 3) a koponya, mint egység összezsontosodási fokának vizsgálata.

Ízületi morfológia. A pteroszauruszok koponyájában két karakterisztikus ízület típus figyelhető meg: syndesmosisok I./5. ábra, A—D) és synovialis csontkapcsolatok (I./5. ábra, E,F). Elvékonyodott csontregiók, melyek hasonlóak a madarak koponyájában található, hajló zónákat kialakító, flexibilis, lemezszerű elemekhez, szintén előfordulnak.

A koponyában előforduló két varratos syndesmosis típus közül az átfedő elrendeződésű sutura squamosa a leggyakoribb, melyet a kapcsolódó, általában viscerocranialis elemek (ld. I/3-as táblázat) megnyúlt, egymással átfedő csontnyúlványai alkotják (I./5. ábra, A,B). A I/3-as táblázat azokat a koponyaelemeket, illetve azok átfedési relációját foglalja össze, amelyek ezt a kapcsolódási formát mutatják minden olyan vizsgált példányban, ahol a koponya megtartási állapota és alacsony csontosodási foka lehetővé tette a csontkapcsolat pontos morfológiájának megfigyelését. A sutura squamosa jelenléte a táblázatban összefoglalt koponyaelemek közt konzisztens és minden valószínűség szerint univerzális a pteroszauruszok körében. A szájpadi elemek csontkapcsolatainak természetéről sokkal kevesebb ismeret áll rendelkezésre, mivel attól a kevés, informatív esettől eltekintve, ahol a példányok palatalis nézetben vagy háromdimenziósan őrződtek meg (Ósi et al. 2010), a legtöbb pteroszaurusz koponyájának szájpaddás-felépítéséről alkotott rekonstrukció csak hipotetikus. Mindazonáltal a pterygoideum hosszú, vékony, szárny-szerű nyúlványai valószínűleg szintén pikkelyvarrattal kapcsolódtak az ectopterygoideum, palatinum és maxilla megfelelő területeihez. Sutura squamosa kimutatható volt a pterygoideum és palatinum közt a *Dorygnathus banthensis* SMNS 50702-ben és a *Pterodactylus* sp. BSPG 1936 I 50-ben, a palatinum és maxilla közt a *Dorygnathus banthensis* BSPG 1938 I 49, SMNS 50914, WDC-CTG-001 példányaiban, a *Rhamphorhynchus muensteri* SMNK PAL 6596-ban és a *Pterodactylus* sp. BSPG 1936 I 50-ben, illetve az ectopterygoideum és maxilla közt a *Rhamphorhynchus muensteri* CM 11434-ben.

Átfedő elem	Átfedett elem
pmx	n, f
j	mx, po, qj
n	l, mx
l	j
po	f, sq
qj	q
pl	mx
sq	p

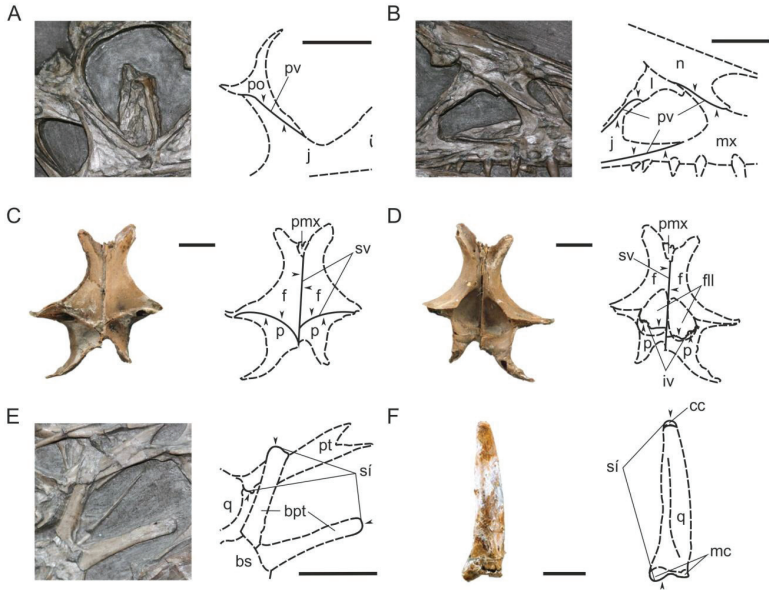
I/3. táblázat. Az egymáshoz átfedő jellegű, azaz pikkelyvarrattal kapcsolódó koponyaelemek a pteroszaurosok koponyájában az átfedési viszonyok feltüntetésével. Rövidítések: **f**, frontale; **j**, jugale; **l**, lacrimale; **mx**, maxilla; **n**, nasale; **p**, parietale; **pmx**, premaxilla; **po**, postorbitale; **pt**, pterygoideum; **q**, quadratum; **qj**, quadratojugale; **sq**, squamosum.

A második megfigyelhető syndesmosis típust a sima és/vagy interdigitáló varratvonalak alkotják, melyekben a kapcsolódó felszínek robusztusak, jobban elkülönülnek, és az átfedő ízületi nyúlványoktól eltérően nem vékonyodnak el (I/5. ábra, C,D). A sima (nyílt) *sutura plana* (I/5. ábra, C) a pteroszauros koponyában általában az interdigitáló varratvonal korábbi egyedfejlődési stádiumra jellemző állapota (I/5. ábra, D), melyeket a csonttani értelemben még nem kifejlett egyedekben találjuk (I/5. ábra, C). Ilyen varratvonal-típusú csontkapcsolat jellemző az ellenoldali frontalek és parietalek között, a frontoparietalis ízületben, az ellenoldali premaxillák, a premaxilla és a nasale, illetve néhány palatalis elem, mint a quadratum és pterygoideum közt. Sutura plana található az ellenoldali frontalek közt a *Dorygnathus banthensis* SMNS 18969, 50164, WDC-CTG-001 példányaiban (I/5. ábra, C), az *Anurognathus ammoni*ban (privát gyűjtemény, katalogizálatlan), *Rhamphorhynchus muensteri* BSPG 1938 I 503-ban, *Pterodactylus antiqus* BSPG AS I 739-ben, *Pterodactylus kochi* BSPG 1878 VI 1-ben, *Anhanguera piscator* NSM-PV 19892-ben, az ellenoldali parietalek közt a *Dorygnathus banthensis* SMNS 50164, WDC-CTG-001 példányaiban (I/5. ábra, C), a *Campylognathoides liasicus* SMNS 18879-ben, *Anurognathus ammoni*ban (katalogizálatlan), illetve a *Dorygnathus banthensis* SMNS 18969, WDC-CTG-001 (I/5. ábra, C), *Anurognathus ammoni* (katalogizálatlan), *Rhamphorhynchus muensteri* BSPG 1938 I 503, *Campylognathoides zitteli* SMNS 9787, *Campylognathoides liasicus* SMNS 18879, *Scaphognathus crassirostris* GPIUB 1304, és a *Pterodactylus kochi* BSPG 1878 VI 1 frontoparietalis összeköttetésében. A frontoparietalis varratvonal mentén sok esetben fejlett transversalis taréj húzódik még a sima varratvonalal rendelkező, csonttani értelemben fiatal egyedekben is (pl. *Dorygnathus banthensis*, WDC-CTG-001, I/5. ábra, C). Más egyedekben az említett koponyaelemek közt interdigitáló varratvonal látszik (pl. a *Rhamphorhynchus*

muensteri 1934 I 36, *Campylognathoides liasicus* SMNS 50735, *Scaphognathus crassirostris* SMNS 59395, *Pterodactylus kochi* SMNF R 4074, *Araripesaurus santanae* BSPG 1982 I 90, stb. frontoparietalis ízületében). Néhány esetben ugyanazon csontkapcsolatok dorsalis és ventralis oldalán különböző összecsontosodási fok volt megfigyelhető. Például a *Dorygnathus banthensis* WDC-CTG-001 frontoparietalis kapcsolatának dorsalis felszínén a varratvonal láthatóan sima (I./5. ábra, C), míg a ventralis oldalon interdigitáló morfológiát mutat (I./5. ábra, D). Ugyanezen a példányon az ellenoldali premaxillák közti varratvonal a dorsalis felületen még jól látható, míg a ventralis felszínén már nem követhető nyomon. Ez arra utalhat, hogy a koponyaelemek a ventralis oldalon korábban fuzionálnak, mint a dorsalis felszínén. Az átfedő és interdigitáló varratok elkülönítése nehézségekbe ütközik olyan példányoknál, ahol a kapcsolódó elemek teljesen összeforrtak.

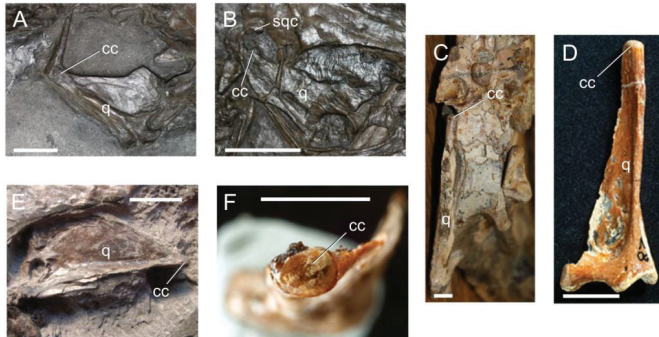
A synovialis ízületek általában nem gyakoriak a pteroszauruszok koponyájában. Néhány taxon és/vagy egyedfejlődési stádium esetén azonban synovialis ízületet találunk a quadratum és squamosum (I./5. ábra, F; I./6. ábra), illetve a basiptyergoideum és ptyergoideum (I./5. ábra, E; I./7. ábra, A) között. A vizsgált egyedek közt a bifenestrata *Eudimorphodon ranzii* MCSNB 2888, *Austriadactylus cristatus* SMNS 56342, *Carniadactylus rosenfeldi* MSFN 1797, *Carniadactylus* sp. MPUM 6009, *Caviramus filisurenensis* BNM 14524; *Dimorphodon macronyx* BMNH 41212-13 (I./6. ábra, E); *Dorygnathus banthensis*, WDC-CTG-001 (I./6. ábra F), SMNS 18969, 50164, 55886, *Campylognathoides liasicus* SMNS 18879, *Campylognathoides zitteli* SMNS 9787 (I./6. ábra, A,B), *Scaphognathus crassirostris* GPIUB 1304, *Rhamphorhynchus muensteri* BSPG 1938 I 503, és a pterodactyloid *Araripesaurus santanae*, BSPG 1982. I. 90 (I./6. ábra, C), *Anhanguera piscator* NSM-PV 19892, *Tapejara wellnhoferi* SMNK PAL 1137 (I./6. ábra, D), AMNH 24440 példányok quadratum-squamosum, azaz otikus csontkapcsolata synovialis ízületként azonosítható. Ezeknél a példányoknál a quadratum felszálló nyúlványa egy jól elkülönülő, konvex ízületi felszínben, a *condylus cephalicus*-ban végződik (I./6. ábra), mely beleillik a squamosum ventralis oldalán lévő cotylusba (I./6. ábra, B). A *condylus cephalicus* felszínének textúrája, mely kivételesen jól megőrződött a *Dorygnathus banthensis* WDC-CTG-001-ben, egyértelműen arra utal, hogy ezt a felszínt egykor hyalin porc borította (I./6. ábra, F). A basiptyergoideum-ptyergoideum, azaz bazális ízület láthatóan synovialis a következő vizsgált egyedekben: *Eudimorphodon ranzii* MCSNB 2888, *Carniadactylus rosenfeldi* MSFN 1797, *Cacibupteryx caribensis* IGO-V 208, *Dorygnathus banthensis* SMNS 18969, 50702, 51827 (I./5. ábra, E), *Scaphognathus crassirostris* GPIUB 1304, *Rhamphorhynchus muensteri* BSPG 1989 XI 1, SMNK PAL 6596, CM 11434 (I./7. ábra, A).

Ezeknél a példányoknál a basiptyergoideum nyúlvány jól elkülönülő, tompa elvégződése beleillik a pterygoideum ennek megfelelően konkáv ízületi vágójába (1./7. ábra, A).

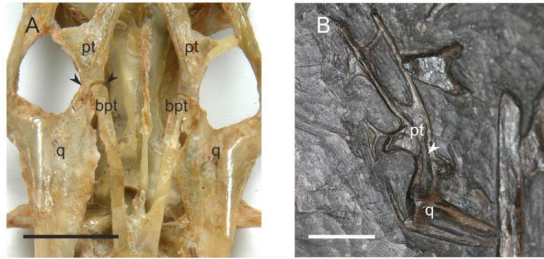


1./5. ábra. A pterozauruszok koponyájában előforduló csontkapcsolatok a *Dorygnathus banthensis* SMNS 55886 (A, B), WDC-CTG-001 (C, D, F) és SMNS 51827 (E) példányok alapján figyelmen kívül hagyva a csontok teljes összeolvadását. **A**, pikkelyvarrat vagy *sutura squamosa* a postorbitale-jugale csontkapcsolatban, melyben a jugale felszálló nyúlványa ráfed a postorbitale leszálló nyúlványára; **B**, pikkelyvarrat a lacrimale-jugale, jugale-maxilla és nasale-maxilla kapcsolatokban, melyekben a jugale, maxilla és nasale nyúlványa átfed a lacrimale, jugale és maxilla megfelelő részein; **C**, sima varrat vagy *sutura plana* az ellenoldali frontalek, parietalek és a frontale-parietale dorsalis felszínei között, mely az interdigitáló varrat kialakulását megelőző állapotot képviseli; **D**, interdigitáló varrat a frontoparietális kapcsolat ventralis oldalán, mely a teljes összeforrást megelőző állapotot képviseli; **E** és **F**, synovialis ízületek meglétére utaló jól elkülönülő ízületi felszínek a basiptyergoideum nyúlványon (**E**) és a quadratum cephalicus és mandibularis condylusán (**F**). A fekete nyilak a kapcsolódó felszínekre mutatnak. Rövidítések: **bpt**, basiptyergoideum; **bs**, basisphenoideum; **cc**, condylus cephalicus; **cm**, condylus mandibularis; **f**, frontale; **fl**, az agy frontális lebenyének lenyomata az agykoponya ventralis felszínén; **iv**, interdigitáló nyílt varrat; **j**, jugale; **l**, lacrimale; **mx**, maxilla; **n**, nasale; **p**, parietale; **sv**, sima nyílt varrat; **pmx**, premaxilla; **po**, postorbitale; **pt**, pterygoideum; **pv**, pikkelyvarrat; **q**, quadratum; **sf**, synovialis ízület. Méretarány: 1 cm.

A synovialis ízületek izesülési felszíneitől distalisán megfigyelhető durva csontfelszín, mely a synovialis tok egykori jelenlétére utal, sem a quadratumon, sem a basiptyergoideumon nem volt egyértelműen azonosítható egyik példány esetében sem. Ez azonban valószínűleg az utólagos diagenetikai folyamatoknak vagy a nem megfelelő preparálásnak köszönhető. A savas preparálás például az eredeti csontfelszínt károsíthatja, a mikrostrukturális részleteket akár meg is semmisítheti (pl. *Dorygnathus banthensis* WDC-CTG-001), míg a fossziliák védelmére szolgáló átlátszó bevonat (pl. a *Campylognathoides liasicus* SMNS 18879, *Dorygnathus banthensis* SMNS 18969 esetében) rengeteg fontos részletet elfedhet. A bazális és otikus ízületek ennek ellenére minden valószínűség szerint synovialisak, így teljesítik a kraniális kinézis Holliday & Witmer (2008) által definiált két legfontosabb morfológiai kritériumát.



1/6. ábra. Példák olyan példányokra, melyek quadratumának felszálló ágán jól elkülönülő condylus cephalicus látható, ami synovialis quadratum-squamosum, azaz otikus kapcsolatra utal. **A**, *Campylognathoides zitteli* SMNS 9787; **B**, *Campylognathoides liasicus* SMNS 18879; **C**, *Araripesaurus santanae* BSP 1982. I. 90; **D**, *Tapejara wellnhoferi* SMNK PAL 1137; **E**, *Dimorphodon macronyx* BMNH 41212-13; **F**, *Dorygnathus banthensis* WDC-CTG-001 condylus cephalicusának közeli proximális nézete, melynek felszínén jól megfigyelhető a hyalin porc egykori jelenlétére utaló finomszerkezet. Rövidítések: cc, condylus cephalicus; q, quadratum; sqc, cotylus squamosum. Méretarány: **A, B, C, D**: 1 cm; **E**: 0,5 cm.



1/7. ábra. Három palatális csont, a basipterygoideum (bpt), pterygoideum (pt) és quadratum (q) közti kapcsolatok típusai. **A,** A rendkívül jó állapotban megőrződött *Rhamphorhynchus muensteri* CM 11434-ben (“Carnegie példány”) ezek az elemek *in situ* elrendeződésben maradtak meg, és egyértelműen mutatják, hogy míg a quadratum összeért a pterygoideummal, addig a basipterygoideum nyúlvány láthatólag synovialis ízülettel kapcsolódott a pterygoideumhoz (bazális ízület). **B,** Izoláltan fekvő, összehúzott quadratopterygoideum a *Campylognathoides liasicus* SMNS 50735 példány tábláján. Az ábrákon fekete és fehér nyilak jelzik a csontok kapcsolódó felszínait. Rövidítések: **bpt**, basipterygoideum; **pt**, pterygoideum; **q**, quadratum. Méretarány: 1 cm.

Potenciális ‘hajló zónák’ tekintetében a pterosauruszok legtöbb koponyaelemének fala kifejezetten vékony, sokszor lamella-szerű. A medialis felszínükön azonban ezeket az elemeket mechanikailag megvastagodott csontnyúlványok merevítő rendszere stabilizálja. A *Dorygnathus banthensis* WDC-CTG-001-nél például a jugale medialis felületét egy négyágú merevítő rendszer erősíti, melynek egyes ágai a jugale négy nyúlványának hossz tengelyében futnak, míg a maxilla mediális oldalát egy vertikális lamina merevíti, mely a maxillának mind a lateralis nasalis nyúlványát, mind pedig a ventralis palatális lemezét stabilizálja (Ősi et al., 2010).

1/3.3 Protractor izmok

Holliday & Witmer (2008) kritériumrendszerét követve, a protractor izmok fejlettségi szintjének felbecsüléséhez megvizsgáltam az agyüreget határoló orbitotemporalis régiót, amely az aktív kinézis szempontjából döntő fontosságúnak tartott két izomcsoport, a *musculus levator pterygoidei* (mLPt) és *musculus protractor pterygoidei* (mPPt) potenciális eredési területe. A mLPt és mPPt dorsalis protractor izmok felelősek a quadratum kinetikus rendszert elindító anterior irányú elmozdulásáért, míg a mandibularis adductor izmok *m. adductor mandibulae externus* és *m. pterygoideus* mozdulatsor visszahúzó fázisát, azaz retrakcióját biztosítják (Herrel et al. 1999; Metzger, 2002; Holliday & Witmer, 2007, 2008). Ugyan az

izmok eredési és tapadási helye eltérő lehet a különféle recens csoportok közt is, a mLpt általában a parietale vagy az összefortt laterosphenoideum-prooticum komplex ventralis felületéről ered és a pterygoideum dorsalis felszínén tapad, míg a mPpt a basisphenoideumról és/vagy a prooticumról ered és a pterygoideum dorsomedialis felületén tapad (Herrel et al., 1999; Metzger, 2002; Holliday & Witmer, 2007, 2008).

A pterygoideum morfológiája jól ismert sok különböző pteroszaurusz csoportnál (részletes morfológiai leírásért ld. Ősi et al. 2010). Ennek a négyágú palatalis elemnek az alap szegmense, melyből a robusztusabb nyúlványok kiindulnak, általában vékony, lemezszerű a bifenestrataokban (pl. *Dorygnathus banthensis* SMNS 50164, *Campylognathoides liasicus* SMNS 50735, *Rhamphorhynchus muensteri* CM 11434), de erőteljesebb lehet a monofenestrataokban (pl. *Anhanguera* sp. SMNK katalogizálatlan), melyekben a lateralis nyúlvány hiányzik (ld. Ősi et al. 2010). Ha ennek az elemnek a dorsalis felszínén valóban tapadtak izmok, akkor azok valószínűleg az alap szegmentumon vagy a robusztusabb posterior végénél rögzültek, mely a basiptyergoideumhoz és a quadratumhoz ízesült.

A pteroszaurusz koponya orbitotemporalis régiója kevésbé ismert, mivel az agyüregt határoló csontok pneumatikusak, így a legtöbb esetben rendkívül rossz megtartásúak (Bennett, 2001). Nagyon kevés olyan lelet áll rendelkezésre, melyek megbízható infomációval szolgálnak a koponyának erről a régiójáról. Ezek az általában három dimenziós, tökéletesen preparált példányok (*Tapejara wellnhoferi* MCT 1500-R, AMNH 24440, *Anhanguera* sp. MCT 1501-R, *Pteranodon* sp. KUVF 976, 2212, YPM 1177, *Coloborhynchus spielbergi* RGM 401880) személyes vizsgálatára sajnos nem nyílt lehetőségem, így az agyüregt határoló releváns csontokat, tehát a basisphenoideumot, laterosphenoideumot és prooticumot kizárólag irodalmi adatok alapján értékeltem ki (Kellner, 1996; Wellnhofer & Kellner, 1991; Bennett, 2001; Veldmeijer, 2006). Részletes fotók és magyarázóábrák erről a területről megtalálhatók Kellner (1996), Wellnhofer & Kellner (1991), és Bennett (2001) munkáiban.

A basisphenoideum általában megnyúlt, anteroventralis irányultságú mind a nem-pterodactyloid, mind a pterodactyloid pteroszauruszokban (Kellner, 1996). Caudalisan a basioccipitalehoz kapcsolódik, mellyel olyan szorosan összefortt, hogy a köztük lévő sutura nem, vagy alig látszik. Anterior vége a basiptyergoideum nyúlványokat alkotja, mely a pterygoideummal ízesül. Medialisan a cranioquadratum nyílást határolja, míg anterior vége az interptyergoideum ablak posterior peremét alkotja (Bennett, 2001). A *Tapejara wellnhoferi* MCT 1500-R-ben a basisphenoideum dorsalis szegmense kiszélesedik, ventralisan viszont elvékonyodik. Anterior vége az interorbitalis septumhoz számos, vékony trabeculával

kapcsolódik, posterior vége azonban mentes ezektől a hálószerűen rendeződő csontgerendáktól (Kellner, 1996). Ugyanez az elrendeződés a *Pteranodon* basisphenoideumára is jellemző (Bennett, 2001). Az AMNH 24440-ben a basisphenoideum-parasphenoideum komplex egy kiszélesedő, kissé konkáv csontlemez (Wellnhofer & Kellner, 1991). A basisphenoideum a *Pteranodon*ban hosszúkás elem, mely anteroventralisan megnyúlva kapcsolódik a pterygoideumhoz rövid, de enyhén kiszélesedő basiptyerygoideum nyúlványokkal (Bennett, 2001). A *Coloborhynchus spielbergi* RGM 401880-ban a basisphenoideum posterior irányban, a basioccipitale kapcsolódási helyén elvékonyodik (Veldmeijer, 2006).

A pterosaurusz koponyában a laterosphenoideum környező csontokkal alkotott varratvonalai általában rosszul kivehetők, így kiterjedését illetően többféle értelmezés született. Bennett (2001) szerint a basisphenoideum alkotja magát az interorbitalis septumot is, míg Kellner (1996) az utóbbit külön koponyaelemnek tekintette ("pseudomesethmoideum"). Ezeknek, és valószínűleg az interspecifikus különbségeknek köszönhetően a laterosphenoideumhoz kapcsolódó elemek nem ugyanazok a két értelmezésben. Bennett (2001) interpretációja alapján a *Pteranodon* laterosphenoideumának dorsalis része, ahol a frontalehoz kapcsolódik, keresztmetszetben Y alakú, míg ventralisan trabecula-hálózattá fejlődik, és így éri el a basisphenoideumot. Anterior végének dorsalis pereme behatol a medialis pneumatikus térbe, lateralis nyúlványai pedig, melyek az anterodorsalis sarokból erednek, a lacrimalehoz kapcsolódnak. A lacrimaleval azonban nem forrnak össze, hanem tompán elvégződnek. Caudalisan a laterosphenoideum ráfedhet a prooticumra és az opisthoticumra. Ezzel szemben Kellner (1996) leírása alapján a laterosphenoideum anterior vége a frontalehoz, illetve egy medialis nyúlvánnyal a "pseudomesethmoideum"-hoz, posterior vége pedig a parietalehoz és a prooticumhoz kapcsolódik a *Tapejara wellnhoferi* MCT 1500-R-ben. Az *Anhanguera* sp. MCT 1501-R-ben a laterosphenoideum kiszélesedik a parietale ventrolateralis felszíne alatt, és posteroventralisan a prooticumhoz kapcsolódik (Kellner, 1996).

A prooticum az opisthoticummal és basioccipitaleval egyetemben alkotja az agyüreg alsó és oldalsó falát. A *Pteranodon*ban a prooticum és opisthoticum együtt képezi a belső fül csontos falát (Bennett, 2001). A prooticum az *Anhanguera* sp. MCT 1501-R-ben a laterosphenoideum, a parietale és az opisthoticum közt fekszik, míg morfológiája a *Tapejara wellnhoferi* MCT 1500-R-ben rendkívül komplex (Kellner, 1996).

Mindhárom agyüreget határoló koponyaelemen számos foramen látható, melyeken keresztül különféle agyidegek és erek futottak. Az említett munkák és példányok egyikében

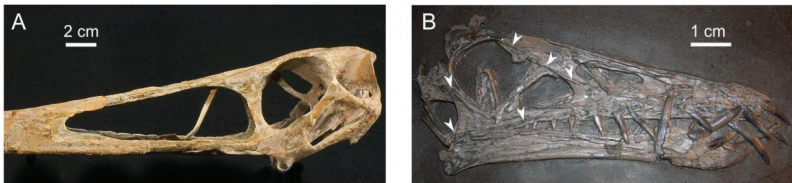
sem írtak le sem kiemelkedő területeket a laterosphenoideum-prooticum komplex bázisánál, melyeket a mLPT és mPPT eredési helyeként azonosítottak a dinoszauruszok koponyájában (Holliday & Witmer, 2008), sem pedig látható izomlenyomatokat a csontok felszínén. Továbbá nincs más olyan vizsgálat sem, mely a koponyaizmok részletesen rekonstruálná, kivéve természetesen a mandibula működését szabályozó izomcsoportokét (Fastnacht, 2005; Ősi, 2010). Az agyüreget alkotó csontokon és a pterygoideumon található extenzív szabad felszín azonban elég eredési felületet biztosíthatott az aktív kinézist irányító potenciális protractor izmok számára.

I./3.4 A koponya elcsontosodásának foka kifejlett egyedekben

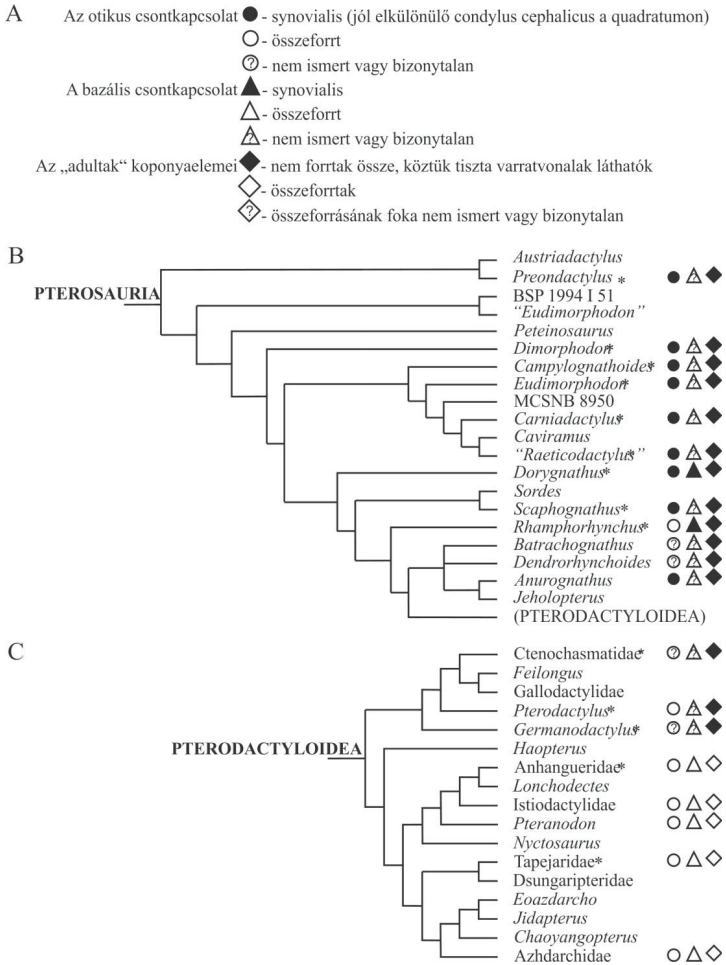
A koponya összeforrási állapotának kiértékeléséhez ideális esetben meg kell tudnunk különböztetni a csonttani értelemben érett és éretlen egyedeket, melyek közül csak a kifejlett egyedeket vehetjük számításba. A vizsgálat eredményei arra utalnak, hogy a bifenestrata és a levezetett monofenestrata pteroszauruszok (mely utóbbi filogenetikai kontextusban a Dsungaripteroidea kládnak felel meg [Kellner, 2003]) konzisztensen különböznek e tekintetben (I./8. ábra), miközben a levezetettebb bifenestrata genus *Rhamphorhynchus* és a bazális monofenestrata (mely utóbbi filogenetikai kontextusban a Archaeopteroidea kládnak felel meg [Kellner, 2003]) koponyájának összecsontosodási foka valahol a két extrém közötti átmenetet képviseli. A bifenestrata pteroszauruszok zömének adultként számon tartott egyedeiben a legtöbb koponyaelem jól elkülönülő (*Eudimorphodon ranzii* MCSNB 2888, *Campylognathoides liasicus* CM 11424, *Carniadactylus* sp. MPUM 6009, *Caviramus filisurensis* BNM 14524, *Dimorphodon macronyx* BMNH 41212-13, *Dorygnathus banthensis* SMNS 50702, 51827, 55886 [I./8. ábra, B], *Austriadactylus cristatus* SMNS 56342, *Anurognathus ammoni*, katalogizálatlan), gyakran diszartikulált, illetve teljesen szétszóró (*Batrachognathus volans* PIN 52-2, *Dendrorhynchoides curvidentatus* GMV2128, *Dimorphodon macronyx* BMNH R 1035, *Dorygnathus banthensis* SMNS 18969, 50164, 50914, BSPG 1938 I 49, WDC-CTG-001, *Campylognathoides liasicus* SMNS 18879, 50735, *Campylognathoides zitteli* SMNS 9787). Ezzel szemben a levezetett monofenestrata pteroszauruszok adultként leírt egyedeinek a koponyája teljesen összeforrt, melyben a varratvonalak csak nagyon halványan vagy egyáltalán nem követhetők nyomon (*Anhanguera bittersdorffi* katalogizálatlan holotípus, *Anhanguera* sp. SMNK katalogizálatlan [I./8. ábra, A], *Pteranodon* sp. KUVF 976, 2212, YPM 1177, *Tapejara wellnhoferi* CD-R-080, *Zhejiangopterus linhaiensis* ZMNH M1330; *Huaxiapterus benxiensis* BXGM V0011 *Quetzalcoatlus* sp. TMM 41961-1, 41954-62,) (I./8. ábra, A). Ez utóbbiakhoz képest egy

átmeneti csontosodási állapotot képvisel a levezetett bifenestrata *Rhamphorhynchus muensteri* (BSPG AS VI 34, 1867 II 2, 1927 I 36, 1929 I 69, 1934 I 36, 1955 I 28, 1989 XI 1, CM 11434, SMNK PAL 6596) és a monofenestrata archaeopteroideák (*Pterodactylus antiquus* BSPG AS I 739, *Pterodactylus kochi* BSPG AS XIX 3, 1937 I 18, SMNF R 4072, R 4074, *Germanodactylus cristatus* BSPG 1892 IV 1, *Ctenochasma gracile* BSPG 1920 I 57, *Ctenochasma* sp. SMNS 81803) összes vizsgált felnőtt egyede.

Mindezeket az eredményeket a I/9-es ábra foglalja össze, melyen a különböző, kraniális kinézisre utaló morfológiai indikátorok eloszlása filogenetikai kontextusba foglalva látható.



I/8. ábra. A két koponyatípus elcsontosodási fokának összehasonlítása az **A**, levezetettebb pterodactyloid, *Anhanguera* sp. (SMNK katalogizálatlan példány) és **B**, bifenestrata *Dorygnathus banthensis* (SMNS 55886) példáján. Az *Anhanguera* koponyaelemei közti varratvonalak nem vagy csak alig követhetők nyomon (**A**) szemben a *Dorygnathus* koponyacsontjai közt megfigyelhető, elkülönülő, fehér nyilakkal jelzett varratvonalakkal (**B**), melyek jól kiadják az egyes elemek körvonalait.



L/9. ábra. A kranialis kinézis potenciális morfológiai indikátorai (szimbólumok magyarázatáért ld. A), illetve azok eloszlása **B**, bifenestrata genusok és **C**, a pterodactyloid genusok és családok között filogenetikai kontextusba helyezve (Módosítva **B**, Dalla Vecchia, 2009, és **C**, Andres & Ji, 2008 nyomán). A csillaggal jelölt taxonokat személyesen, a jelöletleneket a kapcsolódó irodalom segítségével vizsgáltam meg. A szimbólumok nélküli taxonok ebben a tanulmányban nem szerepeltek. Az ábrán jól látható, hogy a *Rhamphorhynchus* genuson kívül minden olyan bifenestrata pterosaurusznál, melynél a koponya morfológiája behatóan ismert, a quadratumon jól elkülönülő condylus cephalicus található, és a koponya elcsontosodási foka is alacsony. Ez utóbbi jelleg a bazális pterodactyloid csoportokra (Archaeoptero-dactyloidea) is jellemző.

I./4. Diskusszió

I./4.1 Csontkapcsolat-morfológia és mobilitás

A legáltalánosabb csontkapcsolat-típus a pterozauruszkoponyában az átfedő elrendeződésű pikkelyvarrat (I./5. ábra, A,B). Ez azonban minden szempontból megegyezik azzal a dinoszauruszok koponyájában szintén gyakran előforduló csontösszekötéssel, melyről több alkalommal feltételezték, hogy csúszo elmozdulásra képes (Norman & Weishampel, 1985), azaz nem a recens gerincesekre jellemző pikkelyvarrattal azonosították. Azonban ahogy azt már Holliday & Witmer (2008) is kimutatta, recens állatokban nincs ennek megfelelő vagy ehhez hasonló morfológiával jellemezhető mozgékony csontkapcsolat. Ez az elrendeződés bizonyosan megakadályozott mindennemű mozgást a kapcsolódó elemek között, amint azt a recens gerincesek mechanikailag stabil pikkelyvarratai esetén látjuk. Ugyanakkor vannak olyan synovialis ízületek, melyekben a kapcsolódó ízületi felszínek nem a tipikus konvex condylus – konkáv cotylus morfológiát mutatják, hanem nagyrészt átfedő csontnyúlványoknak tekinthetők. A madarak (Zusi, 1993) és a *Varanus*, (saját megfigyelés) szájpadrálásában például a basiptyergoideum-pterygoideum ízület ízületi felszínei egyenesek, jól elkülönülők és simák, és egymáson jelentős mértékű elcsúszásra képesek. A pterozauruszok és dinoszauruszok koponyájában talált, hosszú átfedő csontnyúlványok azonban sem a tipikus, sem pedig a csúszo típusú synovialis ízületre jellemző karaktereket nem mutatják. Ezeknek az átfedő csontkapcsolatoknak mind a morfológiája, mind a strukturális elrendeződése arra utal, hogy ezek minden szempontból megfelelnek a sutura squamosa definíciójának (ld. feljebb). Mi több, a feltételezett csúszo elmozdulást a környező immobilis csontok is meggátolták volna. Így tehát, összhangban Holliday és Witmer (2008) konklúziójával, én is elutasítom a “csúszo” ízületek mentén történő intrakraniális mozgások lehetőségét a dinoszauruszok és a pterozauruszok esetén is. Ennek megfelelően minden olyan csontkapcsolat, mely ezt az elrendeződést mutatja a pterozauruszok koponyájában, immobilisnek tekinthető, tehát a I./3-as táblázatban összefoglalt összes csontkapcsolat kizárható a potenciálisan kinetikus csontkapcsolatok sorából.

A sima (I./5. ábra, C) és interdigitáló varratok (I./5. ábra, D), melyek a csonttanilag érett egyedekben általában követhető varratvonal nélkül formak össze, az ily módon kapcsolódó elemek közti immobilitásra utalnak. Érdekes jelenség figyelhető meg a különböző elemek összeforrásának időbeli sorrendjében. A *Dorygnathus banthensis* SMNS 50164-nél például a parietalek összeforrtak ugyan a frontalekkel, az ellenoldali elemek egymással azonban még nem. Ha feltesszük, hogy a cranialis elemek fúziójának sorrendje meghatározott

volt, akkor ezen mintázat szerint az egyedfejlődés során a parietale és frontale hamarabb összezsugorodott egymással, mint a kontralaterális frontalek és parietalek. Ez arra utal, hogy a frontoparietális csontkapcsolat már az egyedfejlődés korai szakaszában immobilissá vált. Ezzel szemben a *Campylognathoides liasicus* SMNS 50735-ben a frontoparietális kapcsolat még nyílt, miközben a kontralaterális elemek már látható varratvonal nélkül összeforrtak. Mindezek alapján tehát elmondható, hogy vagy jelentős interspecifikus változatosság van a koponyacsontok összeforrásának sorrendjében, vagy pedig eleve nem létezik semmiféle meghatározott sorrend. Bármelyik is legyen igaz, a frontoparietális varrat mentén futó, minden ontogenetikai stádiumban jól fejlett transversális taréj bizonyosan megakadályozta volna a frontale ezen varratvonal mentén történő dorsoventrális rotációját, tehát a néhány gyíkra oly jellemző mesokinetikus mozgást. A mesokinézis hiánya a pterosauruszok Archosauromorpha kládon belüli filogenetikai pozíciója alapján is várható volt (ld. I./1. ábra, B,C Sereno, 1991, illetve Hone & Benton, 2008, nyomán). Hasonlóképpen, a koponya egyéb régióiban található varratos csontkapcsolatok is rigidek és immobilisek. A quadratum-squamosum kapcsolat jellegei, tehát a quadratumon jól elkülönülő condylus cephalicus (I./6. ábra), melynek felszíni textúrája egyértelműen egykori hyalinporc borításra utal (I./6. ábra, F), és az ennek megfelelő cotylus a squamosum ventralis felszínén (I./6. ábra, B) alátámasztja a synovialis otikus ízület jelenlétét a pterosauruszkoponyájában. A basiptygoideum és pterygoideum ízületi morfológiája is synovialis bazális ízület meglétét jelzi. Funkcionális szempontból az a feltevés adódik, hogy ezekkel a synovialis ízületekkel a quadratum bizonyosan képes volt a streptostyliát jellemző anteroposterior rotációra, egyúttal a bazális egység és a rostralis régió pro- illetve retrakciójára a szintén synovialis basiptygoideum-ptyerygoideum kapcsolaton keresztül. Ez a feltevés azonban a streptostylikus mozgások egyéb morfológiai előfeltételeihez kötődő komoly problémával szembesül. Ahhoz, hogy a quadratum anteroposterior rotációja végbemehessen, a quadratum distális végéhez laterálisan és medialisán kapcsolódó koponyaelemek redukciója, vagy kapcsolatuk mobilissá válása (pl. synovialis vagy ligamentális összeköttetés kialakulása) szükséges. Mindezek mellett a bazális ízület is csak akkor válhatna funkcionálissá (a rostralis régió pro- és retrakciója), ha a bazális egységben csakúgy, mint a koponyatetőben beépített flexibilis régiók lennének. Sem redukció, sem pedig új mobilis csontösszeköttetések kialakulása nem figyelhető meg a synovialis ízületeket körülvevő csontokban a pterosauruszok koponyájában. A quadratumtól laterálisan elhelyezkedő csontok tipikus pikkelyvarrattal kapcsolódnak egymáshoz (a quadratojugale átfed a quadratumon, a jugale pedig a quadratojugalen, ld. I./3. táblázat), illetve a köröttes egyéb koponyaelemekhez is, így pozíciójuk rögzítettnek tekinthető. Ezek a

csontok tehát rigid alsó temporális ívet alkotnak, mely a szintén összeforrt quadratum-pterygoideum varrattal együtt minden kétséget kizáróan megakadályozza a quadratum anteroposterior irányú kilengését. Mindezen felül, a squamosum leszálló nyúlványa ráfed a quadratum felszálló nyúlványára, mely tovább stabilizálja a quadratum pozícióját. Ennek megfelelően a streptostylia megléte még az olyan példányoknál is kizárható, mint például az *Eudimorphodon ranzii* (Ösi, 2010 feltételezésével szemben), *Dorygnathus banthensis*, vagy a *Tapejara wellnhoferi* juvenilis példánya, ahol a quadratum-squamosum, illetve a basiptyergoideum-pterygoideum csontkapcsolatok alakja és felépítése kinetikus összeköttetést sugall. Synovialis morfológiájuk ellenére sem az otikus, sem a bazális ízület nem volt mobilis, mely kijelentés látszólag ellentmondásosnak tűnik. Holliday & Witmer (2008) értelmezése szerint a synovialis kifejezés az ízületek egy strukturális szempontú kategóriája, mely a kapcsolódó elemek morfológiájára, és nem feltétlenül a csontkapcsolat mobilitására utal, tehát nem ekvivalens a diarthrosis fogalmával. Mivel sok cranialis elem, beleértve a quadratumot is, endochondralis csontosodáson megy keresztül, azaz a folyamatban a hyalinporc kulcsfontosságú szerephez jut (Dixon, 1997), ez a jellegzetes ízületi felszíni struktúra pusztán azt is jelentheti, hogy ezek a koponyacsontok rostos vagy hyalinporccal, azaz synchondrosis típusú csontösszeköttetéssel kapcsolódtak egymáshoz. Synchondrosis, mely idősebb korban teljesen elcsontosodhat, gyakran előfordul egyéb gerincesek néhány más basicranialis elemének összeköttetésében is (Szentágothai & Réthelyi, 2006). Habár a jellegzetes condylus-cotylus morfológia ritkán figyelhető meg a porcos csontkapcsolatok körében, a synchondrosisok morfológiájára jelentős mértékű variabilitás és átmenetek széles spektruma jellemző (Szentágothai & Réthelyi, 2006). Az említettek alapján tehát mind a synovialis, mind a synchondrosis típusú csontkapcsolat kialakíthatta a bazális és otikus csontösszeköttetések pterosauruszok koponyájában megfigyelt morfológiáját. Ha azonban a porc jelenléte csak az egyedfejlődés növekedési fázisában volt jellemző, ahogyan azt Holliday & Witmer (2008) a dinosauruszok koponyájában talált hasonló jellegekről feltételezte, akkor ez a morfológia csak csonttanilag éretlen egyedekben fordulna elő. Mégis néhány, ezt a morfológiát mutató bifenestrata példányt adultként, tehát csonttani értelemben érett egyedként tartanak számon (pl. *Eudimorphodon ranzii* MCSNB 2888, *Scaphognathus crassirostris* GPIUB 1304, *Campylognathoides liasicus* SMNS 18879, *Dorygnathus banthensis* SMNS 50702, etc., ld. feljebb). Így tehát vagy újra kell értékelni ezeknek a példányoknak az ontogenetikai státuszát, vagy a porcos borításnak, mely a kifejlett egyedeknél is megfigyelhető, a csont hosszirányú növekedésének biztosításán kívül egyéb szerepe is volt.

Ez a gondolatmenet tovább vezet a fosszilis fajok egyedfejlődési stádiumának problémás meghatározásához, mely alább kerül részletesebb kifejeésre.

Bár a vékony, lamella-szerű elemek, amennyiben ezt belső felépítésük megengedte (pl. a nasaleban nem volt merevítő szerkezet), strukturális szempontból flexibilisek, sőt akár hajlásra is képesek lehettek, a környező csontok mindenképp megakadályozták volna mindennemű elhajlást. Például ha a nasale elvékonyodó régiója valamiféle mozgásra képes lett volna, ez a mozdulat a nasale a premaxilla dorsalis nyúlványához képest történő laterodorsalis rotációja lenne. Ezt a mozgást azonban a környező, de rögzített helyzetű csontok (maxilla, lacrimale, frontale), melyekhez maga a nasale is immobilis syndesmosissal rögzült, minden bizonnyal megakadályozták volna. Tehát a kivételesen vékony csontfalak, melyek oly jellemzőek a pterosauruszok csontvázát felépítő minden elemre, nem a strukturális flexibilitást, hanem a koponya egészének könnyű felépítését biztosították.

I./4.2 Protractor izmok és mobilitás

A kihalt állatok izomzatának rekonstrukciója a legjobb esetben is bizonytalan. A csontok felszínén kimutatott izomtapadási lenyomatok, kiterjedt felületű csontnyúlványok, tuberculumok és/vagy a legközelebbi élő rokonokban megfigyelt izomzat elrendeződés alapján megalkotott rekonstrukciók (EPB) több okból kifolyólag is félrevezetők lehetnek.

Először is nem minden izom hagy jellegzetes lenyomatot tapadása helyén a csontok felszínén. A jól elkülönülő izomtapadási lenyomat azokra az izmokra jellemző, melyek kollagénrostos innal (tendon) rögzülnek a csont felszínéhez, melynek rostjai (Sharpey-féle rostok) a csontszövet mélyebb rétegeibe is behatolnak. Ezzel szemben néhány izom, például a nyelvcsont alatti izmok (*musculi infrahyoidei*) nem elkülönülő tendonnal vagy aponeurosisal, hanem magával az izomrostokkal és a közük ékelődött kollagénrostokkal rögzülnek a csont felszínéhez, mely nem hagy egyértelmű nyomot az érintett csont felszínén. Mindemellát a csontok felszíni tulajdonságait nem csak az izmok tapadása, hanem egyéb szövettípusok, például mirigyek, neurovascularis kötegek stb. is módosíthatják (Witmer, 1995). Még ha a szóban forgó izom az EPB módszer jóslatai szerint nagy valószínűséggel tendonnal rögzült is a csonthoz, a megőrződési állapot, a preparálási módszer hibái vagy épp a csont viszonylag rejtett helyzete (pl. laterosphenoideum, prooticum) mind megakadályozhatják a potenciális izomtapadási hely kimutatását.

Másodszor, a tapadási felületek nem feltétlenül tűnnek ki nagy kiterjedésükkel vagy bármi más módon, hiszen a csont felszínén még a korlátozott kiterjedésű szabad területek is szolgálhatnak kisebb izmok eredési vagy tapadási helyeként.

Harmadszor, a legközelebbi élő rokonok alapján levont következtetések két fő veszélyforrást jelenthetnek. A pteroszauruszok filogenetikai pozíciójának különböző értelmezéseitől függően (ld. Bennett, 1996a; Hone & Benton, 2008), az EPB alkalmazásakor a kládot közrefogó kulcsoportok lehetnek krokodilok, madarak vagy lepidosauromorphák is. Ezek a csoportok mind morfológiailag, mind funkcionálisan jól elkülönülnek (Schwarz et al., 2007a), tehát általános felépítésükben kevés közös jelleget hordoznak, ráadásul csontozatuk és izomzatuk homológizálása is sokszor bizonytalan (Holliday & Witmer, 2007). Számolni kell továbbá a muszkuloszkeletális rendszer interspecifikus variabilitásával is, mely esetenként nagyon nagymértékű lehet. A madarak koponyáját tekintve például néhány csoportra a protractor izmok közreműködése nélküli, azaz passzív kraniális kinézis jellemző (rhynekinesis a palaeognath koponyájú madarakban; Gusseklo és Bout, 2005), míg más fajok (pl. tukán) koponyája teljesen akinetikus (referenciáért ld. Zusi, 1993). Továbbá a lepidosauria *Sphenodon* esetében még intraspecifikus variabilitás is megfigyelhető a pterygoideum pro- és retractor izmainak jelenlétében annak ellenére, hogy koponyájuk teljesen akinetikus (Metzger, 2002).

Összefoglalva tehát, a streptostyliához szükséges protractor izmok jelenléte a pteroszauruszok koponyájában bizonytalan. Még ha a pteroszauruszok rendelkeztek is ezekkel az izmokkal, a csontkapcsolatok elemzése alapján kraniális kinézisben biztosan nem játszottak szerepet.

I./4.3 A koponya elcsontosodásának foka és mobilitás

Úgy tűnik, hogy a koponya láthatóan tökéletlen elcsontosodása a legtöbb bifenestrata pteroszaurusznál, mint amilyen az *Eudimorphodon*, *Dorygnathus*, *Campylognathoides*, stb., illetve a *Rhamphorhynchus*-nál és archaeopterodactyloidoknál, például a *Pterodactylus*-nál vagy *Ctenochasma*-nál talált köztes elcsontosodási fok az egyedfejlődési stádiumtól függetlenül megfigyelhető, ami a koponyaelemek lazább, flexibilisebb kapcsolatára utalhat. A fosszilis gerincesek esetén azonban az ‘adult’, ‘juvenilis’, ‘csonttanilag érett vagy éretlen’ kifejezések sokféleképpen értelmezhetők vagy azért, mert nincs konszenzus a használatukban, vagy egész egyszerűen nem tudunk eleget a kihalt állat egyedfejlődéséről ahhoz, hogy pontosan definiáljuk a jelentésüket (további részletekért ld. Bennett, 1995, 1996b). A legtöbb taxon esetén az ismert példányok alacsony száma további akadályt jelent egy szisztematikusan terminológia kifejlesztésében.

A legtöbb bifenestrata és archaeopterodactyloid pteroszaurusz koponyájában megfigyelt tökéletlen csontosodás ugyan általános érvényűnek tűnik, mégis annak lehetősége,

hogy minden eddig ismert példány csonttani értelemben éretlen, továbbra sem zárható ki. A konstans viták, melyek egy példány új fajba sorolása vagy egy már létező faj addig nem ismert ontogenetikai stádiumának való megfeleltetése köré csoportosulnak, szintén jól illusztrálják az ebben a témakörben uralkodó általános bizonytalanságot (ld. Bennett, 1996b, 2007b; Dalla Vecchia, 2002, 2009). Azok az esetek, melyekben a példány egész csontváza, kivéve a koponyát, csonttanilag érettnek tűnik (pl. *Dorygnathus banthensis* WDC-CTG-001, melyben a carpus csontjai már két syncarpalévá forrtak össze, de koponyacsontjai izolált elemekként őrződtek meg), felvetik a kérdést, hogy vajon létezett-e meghatározott fúziós sorrend a különböző elemek közt a csontosodási folyamat során, melyben ez esetben a koponyaelemek összeforrása volt a folyamatot lezáró lépés.

Másrészt, a koponya és néha a csontvázat felépítő egyéb elemek (pl. carpale, scapulocoracoideum) csontosodási fokában jelentkező különbségek utalhatnak a pterozauruszok diverz csoportjai közt fennálló potenciális egyedfejlődési stratégiabeli különbségekre is. Elképzelhető, hogy míg a bifenestrata és archaeoptero-dactyloid pterozauruszokat korai egyedfejlődési stádiumban felgyorsult, majd ezt követően lassabb, de egész életen át tartó növekedés jellemezte (hasonlóan a mai modern krokodilokhoz), addig a levezetettebb pterodactyloidok determinisztikus növekedési stratégiát folytattak. Ebben az esetben a nyílt suturák folyamatos jelenléte az indeterminisztikus növekedés természetes velejárója, míg a determinisztikus növekedést általában a végleges testméret elérése után a csontok teljes összeforrása jellemzi. Bennett (1993) a pterozauruszok különböző ontogenetikai stádiumaira utaló karakterek elemzésekor hasonló következtetésre jutott, azaz feltételezte, hogy a bifenestrata és a bazális pterodactyloid pterozauruszokra indeterminisztikus növekedési stratégia jellemző. Ez az elképzelés azonban ellentmond a hisztológiai vizsgálatok eredményeinek, melyek javarészt egyértelműen gyors és determinisztikus növekedésre utalnak még a bazális csoportok esetén is (de Ricqlès et al. 2000; Padian et al. 2004; Chinsamy et al. 2008; Steel, 2008).

A megfigyelt különbségek kialakulásában a fentebb említetteken kívül biomechanikai tényezők is szerepet játszhatnak. Táplálkozás közben a koponyára ható különféle húzó, nyomó, csavaró stb. erőkre másképp reagál egy tökéletlenül összecsontosodott, strukturális szempontból rugalmasabb koponya (legtöbb bifenestrata és archaeoptero-dactyloidea), mint egy rigid egységként viselkedő koponya (levezetettebb monofenestrata). A legkülönbözőbb pterozauruszok koponyáján elvégzett biomechanikai vizsgálattal Fastnacht (2005) kimutatta, hogy a "sima varratvonalak ellenállnak a nyomóerőknek, de a húzóerőknek nem; a pikkelyvarratok elhanyagolható elmozdulással minden irányból felfogják mind a húzó-, mind

a nyomóerőket [...]. Az interdigitáló csontkapcsolatok hatékonyan ellenállnak a húzó- és nyomóerőknek, és megakadályozzák a kapcsolódó elemek egymáshoz képest történő elcsúszását” (31-32. old.). Továbbá megállapította, hogy a levezetettebb pterozauruszok koponyája teljesen összeforrt, melyen a suturák már nem követhetők nyomon, tehát a cranium egy strukturális egységet alkot (“single unit skull”). Ezzel szemben, a késő-triász és kora-jura korú pterozauruszok összetett koponyája *post mortem* gyakran szétesik, mivel jól elkülönülő csontok klasztere alkotja. Fastnacht (2005) szerint a breviostralis (rövid orrészsel bíró) alakok (pl. anurognathidok) koponyájának tökéletlen elcsontosodása a rövid koponyákon ható nagyobb terhelés direkt mechanikai következménye. Ebben a kontextusban a táplálkozási stratégia különös jelentőséggel bír, hiszen lehetséges, hogy a bazális és levezetettebb csoportok táplálkozásmechanismusa közötti alapvető különbségek tehetők felelőssé a megfigyelt eltérő csontosodási mintázat kialakulásáért. Ezt az elképzelést támasztják alá az egyrészt a bazális pterozauruszok szájpaddás-felépítésének komplexitásán (M. Witton, személyes közlés, 2011), másrészt a quadratum dőlésszögének és a maximális szájtátási szögnek a vizsgálatán alapuló állkapocsizomzat-rekonstrukciók is (Ősi, 2010), melyek a két csoport közti eltéréseket szintén a különböző táplálkozásmechanismusok kialakulásával magyarázták. Mivel azonban a táplálkozási stratégiák rekonstruálása is rengeteg bizonytalansággal terhelt, a csontosodási mintázatok kérdésnek tisztázásához nem ez a szempont a legmegfelelőbb.

Mindazonáltal a koponya tökéletlen elcsontosodása, akár adult, juvenilis, csonttanilag érett vagy éretlen egyedről van is szó, a fentebb említett morfológiai karaktereknek köszönhetően nem eredményezhetett semmiféle intrakraniális mozgást. Így tehát, ha valóban szignifikáns különbségek mutatkoztak is a koponya csontosodási fokában, és ezáltal mechanikai tulajdonságaiban a csoportok közt, ezek a különbségek bizonyosan nem tették lehetővé a kraniális kinézist a bazálisabb pterozauruszok körében sem.

Másrészről a koponya nem teljes elcsontosodása ősi örökség is lehet: ugyan szinte semmi biztosat nem tudunk a pterozauruszok eredetéről, a pterozaurusz-őst egy kistermetű, quadruped, arboreális, gyík-szerű diapsid hullóként lehet elképzelni (Bennett, 1997), mely minden valószínűség szerint rovarevő volt (Ősi, 2010). Mivel a rovarevés kapcsolatba hozható az amniotákban kialakuló kraniális kinézis evolúciójával (Bout & Zweers, 2001), elképzelhető, hogy a pterozauruszok ősenek valóban kinetikus koponyája volt, mely a későbbiekben, eddig ismeretlen mechanikai kényszerek hatására, rigidebb struktúrává vált. Ennek fényében a bazális pterozauruszok koponyájának tökéletlen elcsontosodása és egyéb morfológiai tulajdonságai, melyek a kraniális kinézis meglétére utalhatnak, egy egykor

valóban kinetikus koponya már nem funkcionáló morfológiai maradványának tekinthetők. Ebben az esetben a folyamat a transzfer exaptáció jelenségével írható le, mely egy adott tulajdonság eredeti szerepének elvesztésére utal (Arnold, 1994).

I./5. Konklúziók

A morfológiai és összehasonlító anatómiai vizsgálatokon, illetve filogenetikai és ontogenetikai megfontolásokon alapuló vizsgálat kimutatta, hogy a legtöbb “adult” bifenestrata (pl. *Eudimorphodon ranzii*, *Dorygnathus banthensis*, etc.) és a juvenilis pterodactyloid monofenestrata pteroszauruszok (pl. *Tapejara wellnhoferi* SMNK PAL 1137) koponyája legfeljebb *kinetikusan részben kompetens*. Vagyis a koponyájukban megtalálhatók a kulcsfontosságú synovialis ízületek, és valószínűleg a szükséges protractor izmok is, de sem csontredukció, sem pedig kiegészítő mobilis csontkapcsolatok, melyek lehetővé tennék az intrakraniális mozgásokat, nem figyelhetők meg bennük. Így tehát mind a bifenestrata, mind pedig a csonttanilag éretlen levezetett pterodactyloid pteroszauruszok koponyája gyakorlatilag akinetikus volt.

A synovialis ízületek és nyílt suturák jelenlétének a bifenestrata és archaeopteroactyloid pteroszauruszok koponyájában minden valószínűség szerint filogenetikai gyökerei vannak. A jelenleg rendelkezésünkre álló bizonyítékok alapján a streptostylia pleziomorf bélyeg a diapsid hüllők körében, mely a legtöbb Archosauria kládnál másodlagosan immobilis quadratum-squamosum kapcsolattá alakult. Jelenleg a madarak az egyetlen Archosauria klád, melyben funkcionális kinézis kimutatható, ez azonban minden bizonnyal másodlagosan kialakult jelleg, semmint a megtartott pleziomorf karakter. Az egykori streptostylikus elrendeződés maradványa más archosauriákban, beleértve a bifenestrata és csonttanilag éretlen pterodactyloid pteroszauruszokat is, olyan porcos régiókat képviselhetett, melyek lehetővé tették a koponya növekedését az egyedfejlődés során, és/vagy biztosították a koponya nagymértékű nyomó és húzó terheléssel szembeni ellenállását. Így a kraniális kinézis morfológiai indikátorainak jelenléte ezekben a csoportokban a transzfer exaptáció jelenségével magyarázható. Ugyanígy elképzelhető az a feltevés is, hogy ezek a karakterek olyan működésképtelen morfológiai maradványok, melyek egy esetleg valóban kinetikus koponyájú diapsid pteroszaurusz-ösből vezethetők le.

II. Új modellek a pteroszauruszok szárnyextenziójának mechanizmusára

II./1. Bevezetés

II./1.1 A kérdéskör bemutatása

Az elmúlt évtizedek során számos publikáció született a pteroszauruszok repülésének biomechanikájáról (lásd pl. Hankin & Watson, 1914; Bramwell & Whitfield, 1974; Heptonstall, 1971; Hazlehurst & Rayner, 1992; Wilkinson et al. 2006; Frey et al. 2003, 2006; Bennett, 2007c; 2008), mégis csak kevés foglalkozott részletesen azzal az alapvető funkcionális anatómiai kérdéssel, hogy vajon hogyan történhetett a hatalmas méretű, extrém módon megnyúlt repülőujj flexiója és extenziója, (Frey et al. 2006, Bennett, 2008) illetve működtetésének szabályozása repülés közben. A kérdés megoldása két, egymással szorosan összefüggő biomechanikai probléma miatt érdemel több figyelmet. Az első az a tény, hogy egyik repülő gerinces csoportnál sem találunk arányaiban olyan hosszú, funkcionális egységet képező “emelőkart” a szárny belépőélében, mint amilyen a pteroszauruszok repülőujja. A repülőujj integritásából eredő második probléma, hogy a szárny distalis forgáspontja, azaz az egyetlen pont, ahol a hatalmas emelőkar működtetésére és mozgásának szabályozására lehetőség nyílt, a testhez viszonylag közel, a IV. metacarpale distalis vége és a repülőujj első ujjpercének proximalis vége között helyezkedett el. Az aktív és kitaró repülés energetikai feltételei közé tartozik, hogy a szárnymozdulatok véghezvitele és szabályozása a lehető legkisebb mennyiségű distalis izomzattal mehessen végbe, hiszen ezzel nem csak a relatív testtömeg, de az izommunka és a neurális szabályozás energiaigénye is csökkenthető. Könnyen belátható, hogy a rendkívül energiaigényes helyváltoztatási mód, a repülés szempontjából az energiaráfordítás minimalizálása létszükséglet. Felvetődik tehát a kérdés, vajon hogyan működtethető egy ilyen, extrém méreteket elérő distalis szárnyrész a lehető legkevesebb energiakiadással? A repülőujj flexiójának és extenziójának működtetési elve meghatározó a repülőujj pozíciójának vitorlázás közben történő stabilizálásában is, de kiváltképp fontossá válik az aktív repülés során. Anélkül, hogy megértenénk, hogyan szabályozhatták a pteroszauruszok a szárny különböző részeinek mozgatsorait a szárnycsapási ciklusokban, aktív repülésük aerodinamikai paramétereit illetően csak pontatlan becsléseket tehetünk.

A jelen vizsgálat célja, hogy rávilágítson a repülő állatok mozgásszerveibe épített biomechanikai automatizmusok szükségszerűségére, és ennek fényében új hipotetikus

megközelítést kínáljon a pteroszauruszok repülőúj-működtetésének problémájára. Az új megközelítések olyan modellek, melyekre ugyan csak kevés és jobbra közvetett fosszilis bizonyíték áll rendelkezésünkre, mégis jól megalapozott kontextust teremt a további biomechanikai vizsgálatokhoz.

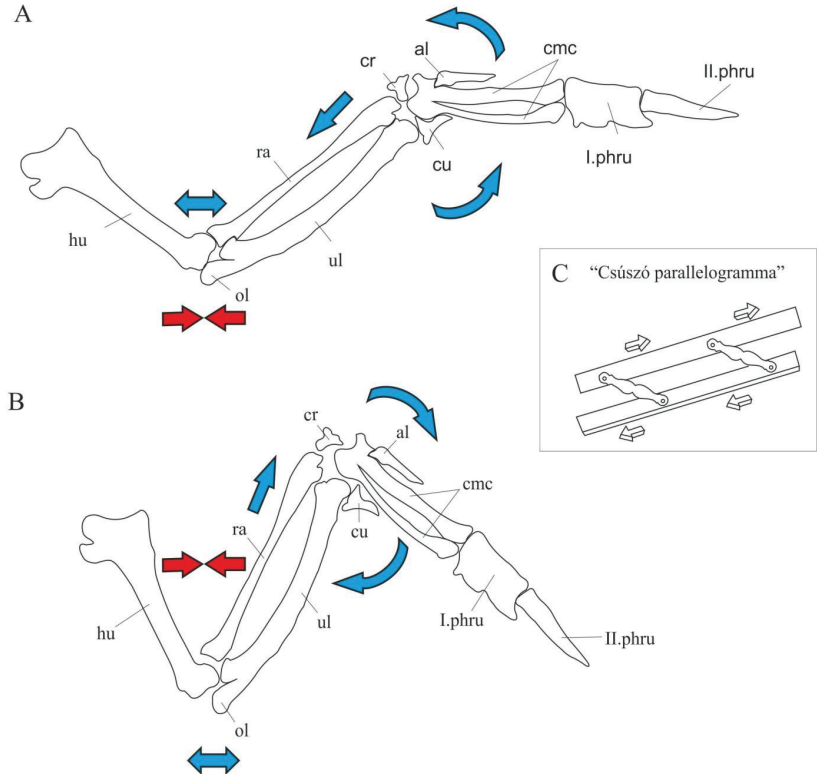
II./1.2 Automatikus mechanizmusok és szerepük a recens repülő gerincesek szárnyműködésében

Az élőlények mozgásszervi rendszereinek energiatakarékos működéséhez vitathatatlanul szükséges az integrált biomechanikai automatizmus. A különböző helyváltoztatási módok energiaigényének relatív növekedésével együtt nő az energiatakarékos mechanizmusok beépítésének jelentősége is. Figyelembe véve az aktív, azaz szárnycsapás-ciklusokkal történő repülés magas energiaigényét azt várhatjuk, hogy a szelekció előnyben részesíti az integrált biomechanikai automatizmust a szárny működésében, így az valószínűleg meghatározóvá válik az aktívan repülő állatok evolúciója során. Ezt a feltevést támasztja alá az a tény is, hogy a három, aktív repülésre képes gerinces csoport közül mindkét ma élő, a madarak és a denevérek szárnyműködésében is megtaláljuk a biomechanikai automatizmus különféle formáit.

II./1.2.1 A madarak automatikus szárnyműködése

A madarak szárnyműködésében megfigyelhető összehangolt könyök- és csuklómozdulatok a csontok biomechanikai kapcsoltságának köszönhetőek. Ez a főleg csont- és ligamentumrendszeren alapuló (szkeletoligamentális rendszer) automatikus mechanizmus “csúszo paralelogramma” (“drawing parallels”, II./1. ábra) néven vált ismertté, és elsőként Bergman írta le 1839-ben. A kapcsoltság miatt a könyökízület aktív flexiójakor a radius az ulna mentén distalis irányban eltolódik. Elmozdulása az ízületen keresztül nyomást gyakorol a csuklócsontokra, amelyek szintén elmozdulnak és passzívan, tehát plusz energia-befektetés nélkül végrehajtják az összehajtott kézközépcsontokból, ujjpercekből és elsőrendű evezőtollakból álló distalis szárnyrész flexióját (II./1. ábra, A). A könyökízület extenziójával ennek a mozgatsornak épp a fordítottja zajlik, miáltal a distalis szárnyrész extenziója is passzívan és automatikusan történik (Bergman, 1839; II./1. ábra, B). Ez a koordinált működés teljesen automatikus és mechanikailag integrált a szárnyban, hiszen a leírt kapcsolt mozgatsorok a könyökízület mozgásával élettelen madarakon is kiválthatók. Több mint másfél évszázaddal később Vazquez (1994) kimutatta, hogy Bergman eredeti leírásánál (1839) ez a folyamat biomechanikai értelemben egy kicsit bonyolultabb, mivel a flexió-

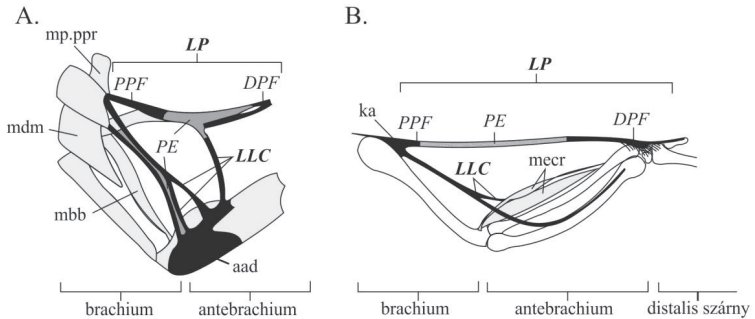
extenzió mozgatsorának kivitelezéséhez jelentős mennyiségű, de passzívan ható izom, ín és ligamentum is hozzájárul.



II/1. ábra. A madarak szárnyában működő, csontrendszeren alapuló automatikus szárnynyitási és –csukási mechanizmus. **A,** A könyök aktív extenziójakor a radius proximális irányban passzívan elcsúszik az ulna mentén, és a csuklórégiót magával húzva automatikusan kifizeti a distális szárnyrészt. **B,** A könyök aktív flexiójkor a radius distális irányban passzívan elcsúszik az ulna mentén, nyomást fejt ki a csuklórégióra, mely a distális szárnyrész automatikus flexióját idézi elő. A piros nyilak az aktív, izommunkán alapuló, tehát energiaigényes, a kék nyilak a passzív, automatikus mozgatsorokat szemléltetik. **C,** „Csúszó paralelogramma”, mely a radius és ulna automatikus elcsúszásának mechanizmusát modellezi a madarak szárnyában (módosítva Vazquez, 1994 nyomán). Rövidítések: **al,** alula; **cmc,** carpometacarpus; **cr,** carpi radiales; **cu,** carpi ulnare; **hu,** humerus; **ol,** olecranon nyúlvány; **ra,** radius; **ul,** ulna.

Ez a szkeletoligamentális rendszeren alapuló mechanizmus a madarak szárnyában még kiegészül egy kizárólag lágyszöveten alapuló automatizmussal is, mely nagymértékben növeli a szárnyműködés biztonsági faktorát (*safety factor*, SF, Shigley & Mischke, 1986). Ezt a rendszert két fontos ligamentum működteti, melyek a szárny propatagiumában (vállökönyök-csukló által bezárt háromszögben kifeszülő bőrkettőzet) helyezkednek el: a *Ligamentum propatagiale* (**LP**) (gyakran *m. tensor propatagialis*ként említik [McKintrick, 1985; Solomon, 1993; Corvidae et al. 2006]) a belépőélben, míg a *Ligamentum limitans cubiti* (**LLC**) a propatagium humerushoz közel eső részében fut (II./2. ábra). Brown et al. (1994) szerint a *Ligamentum propatagiale* (a továbbiakban **LP**) eredhet (1) a humerus deltopectoralis taréjáról; (2) a *musculus pectoralis* és *m. deltoideus major* inszerciós tendonjáról; (3) egy közös aponeurosisról (rétegzett, ínas kötőszöveti lemez), mely egyesül a *m. pectoralis* borító fasciával (rostos izompólya), illetve ezek különböző kombinációiról, és a radius distalis végét, a radiale-t és a carpometacarpus-t összekötő ízületi tokon tapad, de egy része kihúzódik az alula-ra is. A **LP** hisztológiai összetételét tekintve Brown et al. (1994) három szegmentumot különít el: 1) proximalis kollagénrostos szakasz (proximalis pars fibrosa, **LP PPF**); 2) medialis, főként elsztinból felépülő elasztikus szakasz (pars elastica, **LP PE**); 3) distalis kollagénrostos szakasz (distalis pars fibrosa, **LP DPF**). Ez a szövettani komplexitás egyrészt biztosítja a **LP** biomechanikai szükségleteknek megfelelő, pontos működését, másrészt lehetővé teszi a paszívan működő **LP** aktív izommunkával történő felülszabályozását. A *Ligamentum limitans cubiti* (a továbbiakban **LLC**) részben a **LP** proximalis aponeurosisáról, részben pedig a humerus deltopectoralis taréjáról ered, és a *m. extensor carpi radialis* eredési tendonján, az alkaron tapad. (ld. II./2. ábra) A **LP** és **LLC** működése a következőképpen írható le: a könyökízület extenziójakor a ligamentumok eredési és tapadási helye közti távolság megnő, ezáltal a ligamentumok megfeszülnek. Ebben az állapotban a **LLC** nem engedi az alkar további távolodását, ezzel megakadályozza a könyök veszélyes mértékű extenzióját, miközben a **LP**-ban ébredő feszültség a distalis szárnyrész extenziójában és az extenzió ellen ható erőkkel szembeni stabilizálásában játszik jelentős szerepet (Brown et al. 1995). Ugyan ezeknek a ligamentumoknak a működése semmilyen kiegészítő, izommunkán alapuló energia-befektetést nem igényel (Brown et al. 1994), mégis a **LP** elasztikus szakasza továbbra is lehetővé teszi a mozdulatsor független izmok általi finomszabályozását, illetve akaratlanos felülírását. Azonban a jelentős interspecifikus különbségek miatt a ligamentumok morfológiai és hisztológiai tulajdonságai nem általánosíthatók (pl. a **LLC** elágazásainak száma és helyzete, az **LP** elasztikus szakaszának jelenléte illetve hiánya, stb.; Baumel, 1993, és ld. II./2. ábra). A madárszárnyban található propatagiális ligamentumok funkciója tehát a

következésképpen foglalható össze: 1) megakadályozzák a propatagium kontúrjának légellenállás által előidézett deformációját és a könyök hyperextenzióját; 2) a szkeletoligamentális rendszerrel együttműködve biztosítják a szárnyextenzió és -flexió integrált szabályozását (Brown et al. 1995); 3) egyéb, itt nem tárgyalt propatagiális tendonokkal együtt a könyök mozgulataival összehangolt distális szárnyextenziót hajtanak végre (Meyers, 1992; Vazquez, 1994).



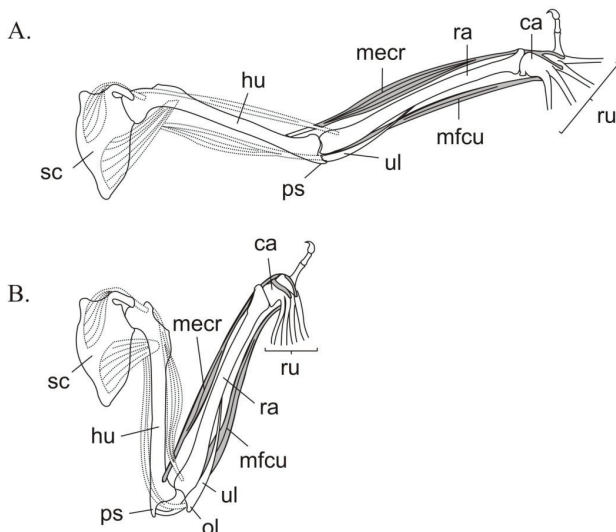
II./2. ábra. Propatagiális ligamentumok és izmok **A**, az íbisz (*Eudocimus albus*) és **B**, a röttfarkú ölyv (*Buteo jamaicensis*) szárnyában dorsalis nézetben. Figyelemre méltó az **LLC** szövettani felépítésben, illetve ágainak számában és elrendezésében megfigyelhető interspecifikus változatosság. Rövidítések: **aad**, *aponeurosis antibrachialis dorsalis*; **ka**, közös *aponeurosis* melyel a *Ligamentum limitans cubiti* (**LLC**) és a *Lig. propatagiale* (**LP**) együtt erednek a humerus deltopectoralis tarján; **LLC**, *Ligamentum limitans cubiti*; **LP**, *Ligamentum propatagiale*; **mbb**, *musculus biceps brachii*; **mdm**, *musculus deltoideus major*; **mecr**, *musculus extensor carpi radialis*; **PE**, elasztikus szakasz (*pars elastica*) a **LP**-ban és **LLC**-ben; **PPF** és **DPF**, az **LP** proximális és distális fibrózus szakasza (*pars fibrosa*); **mp.ppr**, *musculus pectoralis pars propatagialis*. (Módosítva **A**, NAA-2, Baumel, 1993 nyomán; **B**, Brown et al. 1995 nyomán)

A beépített, passzívan működő csont- és ligamentumrendszer által túlbiztosított szárnyműködés szintén a biomechanikai automatizmus fontosságára hívja fel a figyelmet. Ennek kapcsán Dial (1992) még azt is felvetette, hogy az evolúció kizárólag azért tartotta meg az alkarizmokat a madarak szárnyában, mert azok az igényeknek megfelelően aktívan módosíthatják a szárny alakját a különböző manőverek, illetve le- és felszállások során (*non-steady flight*). Hangsúlyozta továbbá, hogy a legtöbb madár a szabályos szárnycsapási ciklusban zajló szárnyextenzió és -flexió során nem igényli az alkarizomzat munkáját, miáltal jelentős mennyiségű metabolikus energia takarítható meg. Ez azt jelenti, hogy a

szárnycsapásokkal történő, hosszú időn keresztül szinten tartott repüléssel (*steady/level flight*) a helyváltoztatás metabolikus költsége relatíve csökken (Dial, 1992).

II./1.2.2 A denevérek automatikus szárnyműködése

A denevérek hosszú alkarjában a domináns csont a radius, míg az ulna egy vékony, pálcaszerű csonttá redukálódott, mely a radius hosszának felénél elvégződik. Hill & Smith (1984) szerint a denevérekben is megfigyelhető az alkarizmok redukciója, mellyel csökkentik a szárny distalis izmainak mennyiségét, és egyben a test össztömegét is. Az alkarizmok helyett funkcionális analógnaként a denevérek alkarjában egy ún. tendino-muszkuláris szemi-automatikus rendszer működik (ld. II./3. ábra), mely a dactylopatagium (a 2-5. ujjak között feszülő szárnymembrán) kifeszítéséért felelős. Az alkar extenzor izmai, a *m. extensor carpi radialis longus et brevis* ugyanis rendkívül rugalmatlanok és inasak, így a könyökízület extenziójakor minimális nyúlással megfeszülnek, és nagyon kevés izommunka befektetésével, automatikusan kifeszítik a distalis szárnyrészt, melyhez hosszú tendonokkal rögzülnek. Az antagonista izom, a *m. flexor carpi ulnaris* hasonló felépítésű, így ez is automatikusan működik: a könyök aktív flexiójakor az izom distalis tendonja, mely az 5. metacarpalehoz tapad, megfeszül, és csukott állapotba húzza a dactylopatagium jelentős részét (Hill & Smith, 1984) (II./3. ábra). Azért jellemezhetjük ezt a rendszert csak szemi-automatikusként, mert ugyan minimális mértékben, de működéséhez aktív izommunka is szükséges. Hill & Smith (1984) munkájukban ezt a rendszert nem fajspecifikus, inkább általánosan a denevérekre jellemző tulajdonságként írták le. Norberg (1972) azonban megállapította, hogy a kutyafejű denevérnél (*Rousettus aegyptiacus*) a *m. extensor carpi radialis longus et brevis* meglehetősen robusztus; míg Vaughan (1959) leírása szerint az izom fejlettsége valahova a kettő közé esik. Szerinte a *m. extensor carpi radialis longus et brevis* az *Eumops*, *Myotis* és *Macrotus* denevéreknél ugyan nagyméretű izmok, de mindkettőnek erős, inas izompólya van, mely tulajdonság megfeleltethető a Hill & Smith (1984) által ezeknél az izmoknál leírt inas struktúrának. Mindenesetre a *m. extensor carpi radialis longus et brevis* mellett olyan blokkoló mechanizmusok és carpus ligamentumok is működnek a szárnyban, melyek hozzájárulnak a dactylopatagium automatikus kifeszítéséhez (Norberg, 1969).



II./3. ábra. A csontok alkarjában automatikusan működő tendino-muskuláris extenzor-flexor rendszer általános vázlata. Az inelasztikus és inas extenzor izmok, a *m. extensor carpi radialis longus et brevis* (**mecr**) a könyökizület nyitásával szimultán, nagyon csekély izomerő befektetésével automatikusan kifeszítik a distalis szárnyat. A hasonló felépítésű antagonista *m. flexor carpi ulnaris* (**mfcu**) a könyök aktív flexiója során automatikusan behúzza az ötödik metacarpaleet, mely a dactylopatagium részleges összecusakását eredményezi. Rövidítések: **ca**, carpus; **hu**, humerus; **mecr**, *musculus extensor carpi radialis*; **mfcu**, *musculus flexor carpi ulnaris*; **ol**, az ulna olecranon nyúlványa; **ps**, processus spinosus, a humerus tüköskereszű nyúlványa; **ra**, radius; **ru**, repülőujjak; **sc**, scapula. (Módosítva Hill & Smith, 1984 nyomán)

Összefoglalva tehát, az aktív repülés magas energetikai költsége miatt a repülő gerincsekben olyan automatikus mechanizmusok megjelenésére számíthatunk, melyek

1. a szükséges distalis izmok mennyiségének csökkentésével segítenek csökkenteni a distalis testtömeget és ezáltal a tehetetlenségi nyomatékot (forgást végző test tehetetlenségét) is (Norberg, 1990; Dial, 1992; Vazquez, 1994);
2. működésükkel automatizálják a szárny komplex belső kinematikáját az aktív, szinten tartott repülés közben (Vazquez, 1994)
3. biztosítják, hogy a repülő állat az aktív repülés minden élettani, fizikai és aerodinamikai követelményének megfeleljen, melyek többek közt megkövetelik az alkar és a distalis szárnyrész koordinált extenzióját és flexióját (Vazquez, 1994).

Az energetikai és mechanikai kényszerek alapján, mellyekkel minden repülő állatnak szembesülnie kell, észszerű feltételezni, hogy a pteroszauruszok szárnyműködésében is jelentős szerepet játszott a beépített biomechanikai automatizmus. Ez a rendszer jelentős mértékű metabolikus energiát takaríthatott volna meg, mely ellenkező esetben a feladatot elvégző izommunkára és idegi szabályozásra fordítódna. A logikusnak tűnő feltevés ellenére a pteroszauruszok szárnyának felépítésében rejlő automatikus mechanizmus lehetőségét először Prondvai & Hone (2009) vizsgálta részletesen.

II./2. A pteroszaurusz-szárny anatómiájának áttekintése

A pteroszauruszok szárnyának alappillérei a mellső végtag csontjai, melyek jelentős morfológiai módosulásokon estek át: egyes elemek megnyúltak, mások redukálódtak, összeforrtak vagy épp teljesen eltűntek. Ugyan a taxonok közti különbség a csontok alakjában, az ízületek mozgásszabadságában és ebből fakadóan a szárny konstrukciójában és működésében viszonylag jelentős, a pteroszauruszok szárnyának felépítéséről általános leírás adható (II./4. ábra; részletesebb leírást ld. Bramwell & Whitfield, 1974; Wellnhofer, 1978; Bennett, 2001; Chatterjee & Templin, 2004; Wilkinson, 2008).

A vállövet az összeforrta scapulocoracoideum építi fel, melyen a fossa glenoidalis, azaz a humerust fogadó ízületi felszín nyereg alakú, mely lehetővé teszi a humerus antero-posterior és dorsoventralis irányú elmozdulását, illetve hossz tengelye körüli rotációját is.

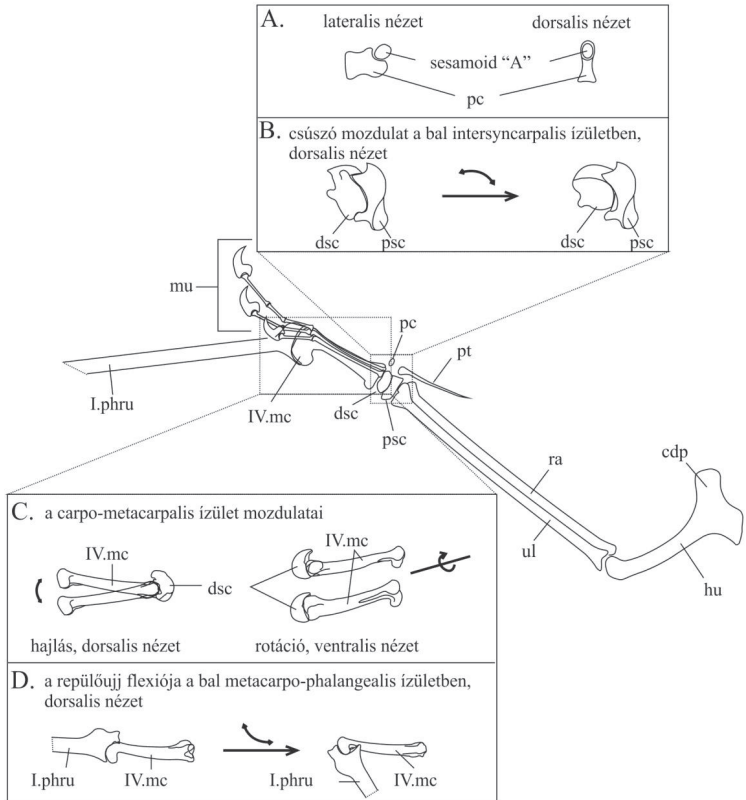
A humerus deltopectoralis taréja (II./4. ábra, 'hu' és 'cdp') erőteljes, jól fejlett, mely a kifejlesztett szárnyban cranio-lateralis irányba mutat (pl. *Rhamphorhynchus*, *Dorygnathus*, tapejaridok, azhdarchidok esetén) vagy enyhén ventralisan hajlik (pl. anhangueridáknál). A distalis condylus articularisok, a madarakban megfigyelhetőhöz hasonlóan, az alkar mozgását csak a szárny síkjában engedik meg, ez a mozgástartomány azonban széles.

Az alkar csontjai (II./4. ábra, 'ra' és 'ul') majdnem egyenlő hosszúak, közel fekszenek egymáshoz, proximális és distalis végeik hirtelen kiszélesedők. Az ulna proximális végén fejletlen vagy hiányzik az olecranon nyúlvány, mely mechanikai blokkként megakadályozhatná a könyökízület hyperextenzióját. A radius általában vékonyabb, mint az ulna, és a könyök flexiójakor korlátozott mértékű elcsúszásra képes az ulna mentén.

A carpus három carpale és egy, csak pteroszauruszoknál megtalálható speciális csuklócsont, a pteroid építi fel. A proximális és distalis syncarpale (II./4. ábra, 'psc' és 'dsc') két proximális, illetve három distalis carpale összeforrásából alakult ki. Mindkét syncarpale alakja nagyon összetett, mely csak limitált csúszó mozgulatot enged meg mind az alkar és a proximális syncarpale közt, mind pedig az intersyncarpalis ízületben (II./4. ábra, B). A harmadik carpale, az ún. preaxialis carpale (vagy más néven medialis carpale) a distalis syncarpale anterior felszínéhez ízesül. Anterodorsalis felszínén egy mélyedés található, melyben egy laposabb, ovális szezámcsont (tendonokba ágyazott csont) helyezkedett el (Sesamoid A, *sensu* Bennett, 2001) (II./4. ábra, A). A pteroid egy megnyúlt, pálcika-szerű csont (II./4. ábra 'pt'), melynek a csuklócsontok közötti elhelyezkedése és pontos orientációja heves vita tárgyát képezi. Bramwell & Withfield (1974) és Padian (1984) szerint a pálcászerű pteroid mediális irányba mutatott, és a preaxialis carpale dorsalis felszínén található gödörbe

ízesült. Később Bennett (2001) kimutatta, hogy ebben a gödörben az említett szézámcsont foglalt helyet, így nem lehetett a pteroid kapcsolódása számára kialakult ízületi felszín. Ehelyett azt javasolta, hogy a pteroid a preaxialis carpale medialis felszínéhez ízesült. Más kutatók a propatagiumba integrált pteroid relatív pozícióján vitatkoznak. Néhányan az anterior irányba mutató elképzelés mellett voksoltak arra hivatkozva, hogy ezáltal a propatagium mérete, így aerodinamikai hatékonysága is növelhető (Frey & Riess, 1981; Wilkinson *et al.* 2006; Wilkinson, 2008). Ez a rekonstrukció azonban valószínűtlennek bizonyult, mivel az artikulált fosszilis példányokban a pteroid mindig medialis irányba mutat, ráadásul nehezen képzelhető el, hogy a törékeny pteroid hogyan lenne képes az anterior pozícióval járó mechanikai terhelés elviselésére (Frey *et al.* 2006; Bennett, 2007c). A jelen munkában a medialis irányultságú pteroid rekonstrukciót fogadom el.

A pteroszaurosok metacarpusa erőteljesen módosult. Az I-III. metacarpale-k vékonyak és sokszor annyira megrövidülnek, hogy elveszítik kapcsolatukat a distalis syncarpale-val. A IV. metacarpale azonban nagyon erőteljessé vált (II./4. ábra, 'IV.mc'), hiszen distalis condylus-aihoz kapcsolódik a rendkívüli fejlettségű repülőujj (II./4. ábra, D). Az V. metacarpale teljesen eltűnt. A IV. metacarpale mozgása a distalis syncarpale felszínén nagyon enyhe posterior hajlásra (valójában manus extenzió) és hossztenhely menti rotációra korlátozódott (II./4. ábra, C). A metacarpophalangealis ízület csuklópántként működik, mely a repülőujjnak csak egy síkban történő flexióját és extenzióját engedi meg. Ez a sík majdnem megegyezik a szárny síkjával, azonban a flexió során enyhe dorsalis komponens is megfigyelhető (II./4. ábra, D). Míg a manus I-III. ujjai kicsik, erőteljes karmokban végződnek, és valószínűleg nem játszottak jelentős szerepet a repülésben, a IV. ujj, tehát maga a repülőujj extrém módon megnyúlt, négy ujjpercből épül fel, melyben az interphalangealis ízületek immobilisek (kivéve talán az anurognathidok csoportját, Bennett, 2007a). A manus V. ujjja teljesen eltűnt.



II./4. ábra. A pterozsauruszok szárnycsontjainak sematikus vázlatrajza a jól ismert *Rhamphorhynchus* genus alapján. A kinagyított képen a jelen vizsgálat szempontjából releváns distalis ízületek mozgástartományai vannak feltüntetve (A, B, C, D). Az ábrán csak a repülőujj első ujjpercének részlete látható. Rövidítések: **cdp**, crista deltopectoralis; **hu**, humerus; **mu**, manualis ujjak; **pc**, preaxialis carpalis; **psc**, proximalis syncarpale; **pt**, pteroid; **ra**, radius; **ul**, ulna; **I.phru**, a repülőujj első ujjperce (phalanx); **IV.mc**, negyedik metacarpale.

II./3. Korábbi elképzelések és funkcionális összehasonlítás madarakkal

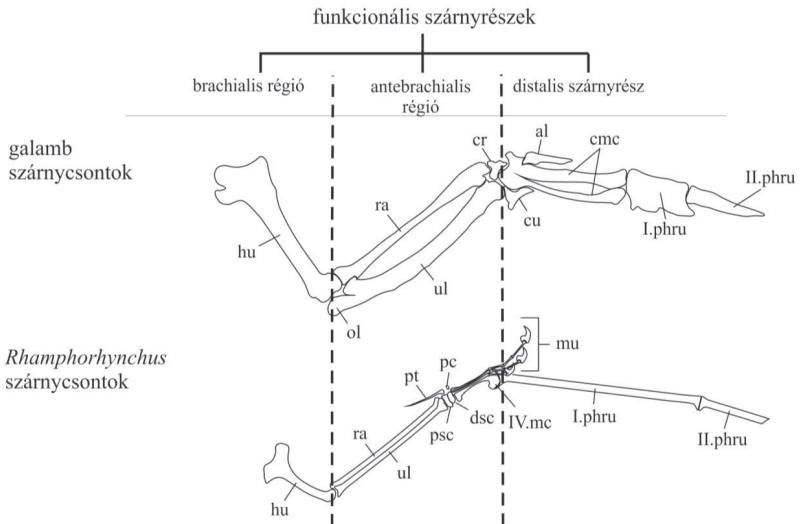
A legutóbbi évtizedekben számos elképzelés látott napvilágot a pteroszauruszok szárnyműködésének funkcionális hátterét illetően (Wellnhofer, 1978, 1991; Bennett, 2003a; Chatterjee & Templin, 2004; Frey et al. 2006; Bennett, 2007c, 2008; Wilkinson, 2008). Azonban egyik sem tért ki a hatalmas repülőujj működtetésének energetikai feltételeire, így annak megvitatására sem, hogy vajon milyen masszív alkarizmok lennének szükségesek a repülőujj mozgatásához (Frey et al. 2006; Bennett, 2007c, 2008). Habár a szárnyműködésbe épített automatizmus ötlete már Wellnhofer (1991) munkájában is megjelenik, a működési elv anatómiai leírása nem teljesen egyértelmű, szóhasználata pedig félrevezető lehet. Wellnhofer olyan automatikus mechanizmus meglétét tételezte fel a pteroszaurusz-szárnyban, mely a madarak csontrendszeren alapuló szárnycsukási mechanizmusával vethető össze a következő elv szerint: "...amikor a szárny összecukódott, a radius distalis irányba tolódott az ulna mentén. A radius elmozdulása nyomást gyakorolt a proximalis syncarpale-ra, mely ennek hatására elgördült az ulna distalis felszínén. Ennek hatására a IV. metacarpale, és vele együtt a repülőujj hátralendült. Így tehát a pteroszauruszok automatikus szárnycsukási mechanizmusa a madaraknál már jól ismert elvi alapokon nyugodott. Ez azt jelenti, hogy amikor a pteroszauruszok szárnya összecukódott, a manus a csukló régióban automatikusan hátrahajlott." (Wellnhofer, 1991, pp. 53-54). Nyilvánvalóan ez a funkcionális leírás a madaraknál megfigyelt "csúszo paralelogramma" elvét kívánta követni. Az azonban a legjobb esetben is bizonytalan, hogy a szerző pontosan mit is értett a *szárnycsukás*, angolul 'wing folding' kifejezés alatt. Ez az angol kifejezés ugyanis a szárny minden funkcionális régiójának egyidejű és teljes flexióját hivatott leírni, ami pteroszauruszok esetén a humerus addukcióját és a könyök-, a csukló- és a metacarpophalangealis ízületek maximális flexióját jelentené. A Wellnhofer (1991) által használt legproblémásabb kifejezés talán a „*hátralendülő IV. metacarpale és repülőujj*”, mely egyértelműen a szárny teljes flexiójának benyomását kelti. Ha valóban ez lenne a helyzet, a pteroszauruszok szárnycsontjainak csakúgy, mint a madarakéinak, mechanikailag kapcsoltnak kellene lenniük úgy, hogy a könyök mozgulatai a passzívan elmozduló distalis csontkapcsolatok révén a repülőujj flexióját illetve extenzióját idézzék elő. Amennyiben ez lehetséges lenne, a következő kérdéseket vetné fel:

1. Milyen elmozdulással reagált volna a distalis syncarpale és a IV. metacarpale a proximalis syncarpale-nak az ulna felületén történő elcsúszására? Elképzelhető-e, hogy az előidézett elmozdulás passzív és automatikus volt?

2. Milyen elmozdulással reagált volna a repülőujj a IV. metacarpale az előbbi reakció eredményképp feltételezett mozgására? Lehetséges-e, hogy automatikusan “hátralendült” a teljes flexió pozíciójába?

Hogy érdemben tudjunk választ adni ezekre a kérdésekre, részletesebben meg kell vizsgálnunk a madarak és a pterozauruszok funkcionális szempontból analóg szárnycsontjait (ld. II./5. ábra).

A humerus, radius és ulna funkcionális jelentősége a madaranál és a pterozauruszoknál nagyon hasonló (a csuklópánt-szerű könyökizület mindkét esetben csak egy síkban engedélyezi az alkar mozgását [Bramwell & Whitfield, 1974; Bennett, 2003a; Frey et al. 2006]), ezért most funkcionális analóggként tekintünk rájuk, ahol a humerus a szárny brachialis, a radius és ulna pedig az antebrachialis régiójába tartozik. A proximalis csuklópontot (forgáspont) szintén mindkét csoportnál a könyökizület képezi. A carpus proximalis részét a madarakban két, egymástól jó elkülönülő csont, a radiale és ulnare építi fel, míg a distalis carpalek a metacarpus proximalis végével összeforrtak és így együtt alkotják a carpometacarpust. A distalis forgáspont a madarak szárnyában az antebrachium csontjai és a carpometacarpus közt helyezkedik el; ennek megfelelően minden szárnycsont, mely ehhez az ízülethez képest distalis elhelyezkedésű, a distalis szárnyrégióba tartozik (tehát maga a carpometacarpus, az összeforrt ujjak és az elsőrendű evezőtollak). A radiale és ulnare szeparált helyzete (a radiale cranialis, az ulnare caudalis helyzetű, ld. II./1. és 5. ábra) a szárny automatikus flexiója és extenziója szempontjából döntő fontosságú. Ezzel szemben a pterozauruszok homológ csontjainak és ízületeinek elrendeződése és mozgástartománya a madarakéban megfigyelhetőtől merőben eltér, így ezek nem tekinthetők az előbb részletezett madár-csontok funkcionális analójaként. Mivel a pterozauruszok csuklóizületének mozgástartománya igencsak korlátozott a metacarpophalangealis ízületéhez képest (II./4. ábra, D), megállapítható, hogy a pterozauruszokban mind a carpus, mind a metacarpus a madaraknál definiált, de azzal csak funkcionálisan analóg antebrachialis régióba tartozik, semmint a distalis szárnyrégióba (II./5. ábra). A madaraknál a distalis szárnyrégióba tartozó összes elem a pterozauruszok repülőujjának funkcionális analógja, hiszen a distalis forgáspont a pterozauruszok esetén a IV. metacarpale és a repülőujj első ujjperce közt található, nem pedig a csuklócsontok tájékán (ld. II./4. D és 5. ábrák). Ezek a jelenős eltérések a pterozauruszok és a madarak homológ csontjainak elrendeződése és funkciója közt egyértelműen szemléltetik, hogy a szárny összecsukásakor nem működhetett azonos elveken alapuló biomechanikai automatizmus a két csoportban.



II./5. ábra. A madarak (a rajzon egy galamb [*Columba livia*]) és a pteroszauruszok (a rajzon egy *Rhamphorhynchus muensteri*) szárnyának funkcionálisan analóg részei. Fontos megfigyelni, hogy a madarak szárnyában a distalis forgáspont, mely az automatikus szárnyműködésért is felelős, az alkar és a distalis szárnyrész között helyezkedik el, míg a pteroszauruszok szárnyában ugyanez a forgáspont distalisabban, a IV. metacarpale és a repülőujj között található. Eszerint a carpus és a metacarpus a pteroszauruszok szárnyában funkcionális szempontból az antebrachialis régió része volt, tehát a madarakétól eltérően nem lehetett az automatizmus központi csuklóüzlete. Rövidítések: **al**, alula; **cmc**, carpometacarpus; **cr**, carpi radiale; **cu**, carpi ulnare; **dsc**, distalis syncarpale; **hu**, humerus; **mu**, manualis ujjak; **ol**, olecranon nyúlvány; **pc**, preaxialis carpal; **psc**, proximalis syncarpale; **pt**, pteroid; **ra**, radius; **ul**, ulna; **IV.mc**, IV. metacarpale.

A következő megválaszolendő kérdés tehát az, hogy vajon volt-e egyéb, passzívan működő, csontkapcsolat-rendszeren alapuló mechanizmus a pteroszauruszok szárnyában, mely automatikus szárnycsukást tett volna lehetővé. A két, biomechanikai szempontból legtöbbet tanulmányozott genus, a *Pteranodon* és *Anhanguera* háromdimenziós megtartású példányain számos kutató vizsgálta az összes lehetséges elmozdulást a könyök és csukló ízületeiben, illetve azt is, hogy ezek a mozgások hogyan hatottak a szárny distalisabb csontjaira (Hankin & Watson, 1914; Bramwell & Whitfield, 1974; Bennett, 2001; Wilkinson, 2008). Az említett tanulmányok közül azonban egyik sem mutatott ki olyan, kapcsoltságon alapuló hatást, mely a repülőujj automatikus flexióját okozta volna. Bramwell & Whitfield

(1974) egyértelműen kijelentette, hogy ugyan a felkar- és alkarcsontok, illetve a proximalis syncarpale mozgatai mechanikailag kapcsolatosak voltak, a distalisabb ízületek mozgása ezekétől teljesen független volt. Az ezekről a csontokról és a köztük lévő ízület mechanikájáról alkotott mai ismereteink alapján (Wellnhöfer, 1978, 1991; Bennett, 2001; Chatterjee & Templin, 2004; Wilkinson, 2008), a radius elcsúszása és a proximális syncarpale ennek hatására történő elmozdulása nem okozhatott semmiféle passzív elmozdulást a distalisabb szárnycsontokban (Bramwell & Whitfield, 1974). Így Wellnhöfer (1991) leírása a pteroszauruszok automatikus szárnycsukási mechanizmusáról nem elégséges annak magyarázatára, hogy vajon hogyan történhetett a repülőújj teljes flexiója automatikusan.

A madarak példáját követve a bioautomata rendszerek lágyszövetes komponensének relatív fontosságáról a kihalt állatok esetén sem szabad megfeledkeznünk. A lágyszövetek hatásának felmérése a paleontológiai elemzésekben azonban erősen korlátozott, hiszen a fossziliákban nagyon ritkán őrződnek meg a szilárd váz nélküli elemek. Ebből kifolyólag szinte lehetetlen rekonstruálni például az izmok és egyéb lágy részek pontos elrendeződését, illetve működését kihalt gerincesekben. Ez a helyzet még tovább bonyolódik olyan kládok, például a pteroszauruszok vizsgálatánál, melyeknek nincsenek mai leszármazottaik, és amelyek filogenetikai pozíciójának bizonytalansága (a leggyakoribb elképzeléseket ld. Bennett, 1996) az EPB (Extant Phylogenetic Bracket, Witmer, 1995) módszertani hatékonyságát is töredékére csökkenti. Ugyan ismerünk néhány olyan fossziliát, melyekben a lágy szövetek, például izmok vagy elcsontosodott inak valamilyen formában megőrződtek (pl. az újonnan leírt *Anuroganthus ammoni* példány – Bennett, 2007a), ezek az esetek nagyon ritkák, és részletes rekonstrukciókhoz ezek sem megfelelőek. Közvetlen fosszilis bizonyíték és recens leszármazottak hiányában nem vonhatunk le messzemenő következtetéseket a jól elkülönülő izomsoportok és ligamentumok jelenlétéről, elrendeződéséről, fejlettségi szintjéről vagy működéséről sem. Ennek ellenére Bennett (2003a, 2007c, 2008), az EPB módszer (Witmer, 1995) felhasználásával és izomeredési és –tapadási helyek vizsgálatával részletes leírást adott a pteroszauruszok szárnymozgató mellkasi és mellső végtag-izomzatáról. Az EPB módszer használatakor Bennett a recens krokodilokat és madarakat tekintette a pteroszauruszokat közrefogó, *bracketing* csoportoknak. Frey et al. (2006) ezzel szemben úgy rekonstruáltak néhány alkarizmot, hogy funkcionális analógnaként elsősorban a modern madarak anatómiájára támaszkodtak. A rekonstrukciókhoz kapcsolódó nehézségek ellenére olyan hipotézis is megfogalmazható, mely energetikai és biomechanikai elvek alapján becsüli meg a lágy szövetek szárnyműködésben betöltött szerepének relatív fontosságát. Amennyiben a pteroszauruszoknál valóban működött automatikus szárnycsukó mechanizmus,

abban minden bizonnyal jelentős szerepet játszottak a légyszövetek, hiszen a főként csontkapcsolatokon alapuló mechanizmus meglétét kizárhatjuk (ld. fentebb). Több érv szól amellett azonban, hogy a pteroszauruszokban az automatikus szárnycsukási mechanizmus szükségszerűségét és ezáltal jelentőségét egy potenciális *automatikus szárnynyitási*, másnéven *extenziós* mechanizmus felülmúlhatta. A szárnyextenzió automatizáltságának jelentősége mellett szóló érvek a következők:

- 1) Az egész szárnyat, beleértve a repülőujjat is, folyamatosan kiterjesztett állapotban kellett tartani a nagytermetű pterodactyloidok által leggyakrabban alkalmazott vitorlázás vagy termikelés közben (Heptonstall, 1971; Brower, 1983; Hazlehurst & Rayner, 1992).
- 2) A pteroszauruszok szárnycsapási ciklusának részletes rekonstrukciójára ugyan még senki sem tett kísérletet, mégis általános az a vélemény, miszerint a nagyobb méretű pteroszauruszok szinten tartott repülési ciklusában a szárny teljes flexiója nem volt jellemző fázis (Unwin, 2005, pp. 187-188).
- 3) Ha a pteroszauruszok szárnycsapási ciklusában mégis szerepelne a szárny teljes flexiója, a szárnymembrán kilépőélénél veszélyes mértékű és szabályozatlan rezgés lépne fel még akkor is, ha a Tischlinger & Frey (2002) által feltételezett kilépőél-stabilizáló struktúra valóban jelen volt a membránban.
- 4) Egy automatikus szárnycsukási mechanizmusban a repülőujj és a könyök flexiója egyszerre menne végbe, mely a repülőujj teljes flexióját okozná, és a kilépőél nemkívánatos, nagymértékű rezgését idézné elő. Ezzel szemben egy automatikus *szárnyextenziós* mechanizmusnak, melyben a könyök aktív extenziója idézné elő a repülőujj passzív extenzióját, nincs semmilyen hátrányos következménye.

Miután áttekintettük a repülőujj automatikus extenziójának nagyobb jelentőségét az automatikus flexióval szemben, az extenzió ellen ható erőkről is szót kell ejteni. Mivel a repülőujj interphalangealis ízületei immobilisnak tekinthetők (kivéve talán az anurognathidokat, Bennett, 2007a), a hosszú, funkcionális egységet alkotó repülőujj rigiditása jelentős következményekkel jár a pteroszauruszok repülésére nézve (ld. II./6. ábra):

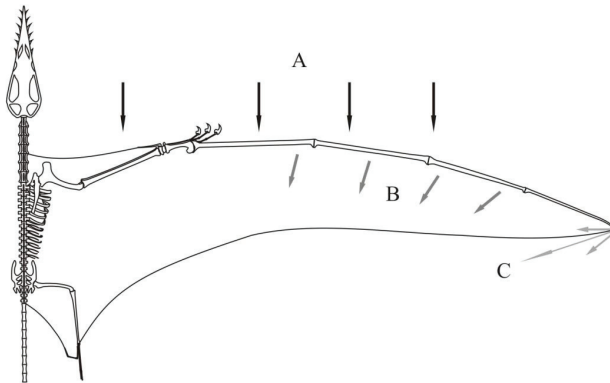
- 1) Az kifeszített repülőujj anterior élére jelentős mértékű légellenállás hat, mely caudalis irányba mozditja a repülőujjat, azaz a metacarpophalangealis ízület flexióját okozza (II./6. ábra, A). Ez a jelenség a denevéreknél is jól ismert: a harmadik ujj második és

harmadik ujjpercéből álló distalis szárny belépőjele nagymértékben kitétt a légáramlás okozta hajlító erőknek (Norberg, 1969, 1970).

- 2) A léghellenállás a szárny proximalis részén a könyökízület extenzióját idézi elő a nyitott szárnyban (II./6. ábra, A) csakúgy, mint a mai madaraknál és denevéreknél (Norberg 1970; Brown et al. 1995). A repülő gerincesek számára létfontosságú, hogy a könyökízület által bezárt szög sose érje el a 180° -ot, mert ebben a teljesen kifeszített állapotban a szárny szinte irányíthatatlanná válna (Brown & Cogley, 1996). Ráadásul a könyök hiperextenziójának veszélyét csökkentő olecranon nyúlvány, mely a legtöbb tetrapodánál az ulna proximális végén található, a pterozauruszoknál fejletlen volt, vagy teljes mértékben hiányzott.
- 3) A szárnyextenzió során a feltételezett kilépőél-stabilizáló struktúra és az elasztikus szárnymembrán is feszültség alá került, mely gátolta a szárnymembrán kontrollálatlan lobogását és stabil szárnyalakot tartott fenn. Egyúttal azonban ez a tenzió jelentős mértékű húzóerőt fejtett ki a repülőújra, mely a léghellenállással együtt ugyancsak a repülőúj extenziója ellen hatott (II./6. ábra, B, C). Norberg (1970) is felhívta rá a figyelmet, hogy a pterozauruszok és a denevérek esetén a szárnymembrán nagymértékű húzóerőt fejt ki a tapadási felületen repülés közben, illetve hogy ez a húzóerő a legnagyobb hatást azokon a belépőélbeni szárnycsontokon fejt ki, melyeknek distalis helyzetük révén a legnagyobb szerepük van a membrán kifeszítésében. Megállapította továbbá, hogy a pterozauruszok repülőújának minden valószínűség szerint rendkívüli hajlító terhelésnek kellett ellenállnia, melyet a léghellenállás és a szárnymembrán tenziója közvetített (Norberg, 1970).

Ezeknek a következményeknek a figyelembevételével belátható, hogy a pterozauruszok szárnyán repülés közben olyan erők léptek fel, melyek főként a szárnyextenzió ellen hatottak, illetve a könyök veszélyes mértékű extenzióját okozhatták. A fellépő erők hatását a szárnyban közvetlen izomerő és/vagy valamilyen automatikus rendszer ellensúlyozhatta. A mechanikai, energetikai és aerodinamikai kényszerek mellett a radius és ulna alakja és egymáshoz viszonyított pozíciója is arra utal, hogy a pterozauruszok alkarizomzata nem volt elegendően fejlett ahhoz, hogy egyedül álljon ellen ezeknek az erőknek. A radius és az ulna is hosszú, vékony és egyenes csontok, melyek olyan közel fekszenek egymáshoz, hogy a köztük lévő rés szinte elhanyagolható. Az erőteljes alkarizomzatú madaraknál, például a kolibriknél és a galamboknál, a radius és az ulna robusztus felépítésű és erősen elhajlik egymástól (ld. II./5. ábra). Ez a felépítés és

elrendeződés jelentős izomtömeg jelenlétére utal az alkari régióban (Dial, 1992). Az albatroszoknál például fejletlen alkarizomzat és egymáshoz közel fekvő, vékony, egyenes alkarcsontok találhatók, mely analóg a pterozauruszoknál megfigyelhető jelleggel és elrendeződéssel.



II./6. ábra. A repülőujj kifeszítése ellen ható erők. **A**, légellenállás, mely a repülőujj flexiója mellett a könyök hyperextenzióját is facilitálja (fekete nyilak); **B**, a kifeszített brachioptagiumban fellépő tenzió (szürke nyilak); **C**, a kifeszített kilépőél-stabilizáló struktúrában fellépő tenzió (világosszürke nyilak). A nyilak mérete nem tükrözi az ellenerők nagyságát.

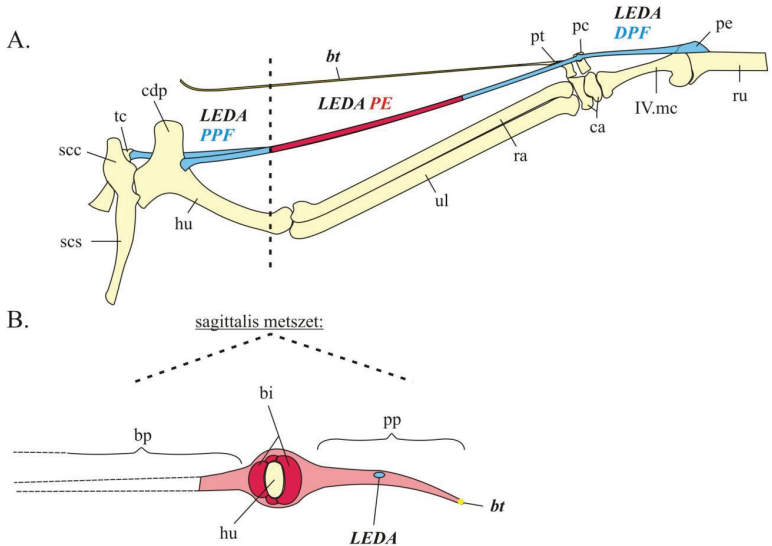
Ez a logikai érvelés természetesen nem zárja ki a szárny teljes flexiójának lehetőségét a pterozauruszok repülése közben, inkább azt hangsúlyozza, hogy a teljes szárnyflexiót csak bizonyos manővereknél és a szárazföldi helyváltoztatás során alkalmazhatták. Röviden, a pterozauruszok számára energetikai szempontból az esetleges flexiónál sokkal nagyobb kihívást jelenthetett a robusztus repülőujj kifeszítése és extendált állapotban való megtartása vitorlázás illetve aktív repülés közben. Az ilyen, energetikailag költséges rendszerek működésében pedig jó eséllyel számíthatunk a kiadások csökkentését lehetővé tevő, passzívan és automatikusan működő struktúrák beépülésére. Mivel azonban a pterozauruszok automatikus szárnyextenziója sem a madárszerű, sem egyéb, csontkapcsolatokon alapuló rendszerrel nem modellezhető, egyéb lehetőségeket kell figyelembe venni; olyan modelleket, melyek lágyszövetek, főként tendonok és ligamentumok automatikus működésén alapulnak, és csak nagyon kevés közvetlen izommunka befektetést igényelnek.

II./4. Pteroszauruszokra alkalmazható elméleti modellek

Azzal a feltevéssel élve, mely szerint egy automatikus mechanizmusnak a pteroszauruszok szárnyextenziójában is jelentős szerepet kellett játszania, a következő fejezet a beépített automatikának két lehetséges modelljét mutatja be. A modellekben madarakat használtam funkcionális analóggént a szárny különböző, feltételezett struktúráinak leírására. A struktúrák meghatározására használt megegyező kifejezések tehát nem homológiára utalnak, hanem a ligamentumok és izmok analóg biomechanikai funkciójára és topográfiájára. A flexió és extenzió kifejezések szintén funkcionálisan értendők (a pteroszauruszok distalis szárnyelemeinek reverz funkcióját lásd Bennett, 2008).

A madarakban található csontkapcsolat-rendszer hiányából, és az alkarizomzat repülőujj-extenzióban betöltött szerepének feltételezett redukciójából egy elsősorban ligamentumrendszeren alapuló extenziós mechanizmus meglétére következtethetünk. Ez a ligamentumrendszer a pteroszauruszok propatagiumában úgy helyezkedhetett el, hogy a könyök aktív extenziójával automatikusan kifeszítette és megtartotta a repülőujjat, miközben egyúttal megakadályozta a könyök hiperextenzióját (II./7. ábra).

Ahhoz, hogy ez a ligamentum vagy ligamentumhálózat a feltételezett funkcióját betölthesse, azaz a repülőujjat a légellenállás és a szárnyembrán tenziója ellenében passzívan kifeszítse, fontos, hogy biomechanikai szempontból a legmegfelelőbb pozícióban helyezkedjen el a propatagiumban. A csontváz anatómiájának figyelembevételével az eredési és tapadási felszínek a legjobb biomechanikai hatékonyság elve alapján jelölhetők ki. Ezt az elvet követve a ligamentum(ok)nak bizonyosan a vállöv anterior régiójából, illetve a humerus proximalis végéről kellett erednie és a repülőujj proximalis végén kellett tapadnia. Specifikusabban kijelölve, a coracoideum anterolateralis nyúlványa (melyet Padian [1983a] “biceps tubercle”-ként, Bennett [2003a] pedig “coracoid tubercle”-ként említ), illetve a humerus deltopectoralis taréjának laterodorsalis vagy lateroventralis felszíne eredési, míg a repülőujj első ujjpercének proximalis végén található extenzor nyúlvány (II./7. ábra, 'pe'), valamint anterior élének proximalis szegmentuma tapadási felületet képezhetett a ligamentum-rendszer számára.



II.7. ábra. A *Ligamentum extensor digiti alae* (*LEDA*) és a belépőél-beli tendon (*bt*) elhelyezkedésének sematikus rajza a *Rhamphorhynchus* kifejlesztett propatagialis régiójában. **A**, A *LEDA* által összekötött vállöv és proximális szárnyelemek dorsalis nézete, illetve a *LEDA*-hoz képest anterior helyzetű *bt* distalis kapcsolódása a pteroidhoz. Az ábrán csak az ebből a szempontból releváns struktúrák vannak feltüntetve. Fontos megfigyelni a *LEDA* szövettanilag eltérő szegmenseit: *PPF* és *DPF* proximális és distális kollagénrostos szegmens (fekete); *PE* elasztikus középső szegmens (sötétszürke). A *LEDA PPF* elágazása reprezentálja a ligamentum két lehetséges eredési helyét. Az elképzelhető lehetőségek nagy száma miatt *bt* eredési helye nincs feltüntetve. **B**, A brachium és propatagium sagittalis síkú metszete, mely az érintett struktúrák elhelyezkedését mutatja az őket körülvevő szövetekhez képest a kifejlesztett szárny ezen régiójában. Az ábrázolt izmok pontos meghatározásától sematikus jellegük miatt eltekintettem. Rövidítések: *bi*, brachialis izmok; *bp*, brachiopatagium; *bt*, belépőél tendon; *ca*, carpus (proximalis és distalis syncarpale); *cdp*, crista deltopectoralis, a humerus deltopectoralis taréja; *hu*, humerus; *LEDA PE*, *Ligamentum extensor digiti alae*, pars elastica; *LEDA PPF, DPF*, *Ligamentum extensor digiti alae*, proximális és distalis pars fibrosa; *pc*, preaxialis carpale; *pe*, processus extensoris a repülőujj első ujjpercének proximalis végén; *pp*, propatagium; *pt*, pteroid; *ra*, radius; *ru*, repülőujj; *sec* és *scs* az összefortrt scapulocoracoideum coracoideum-, illetve scapula-része; *tc*, tuberculum coracoideum; *ul*, ulna; **IV.mc**: IV. metacarpale.

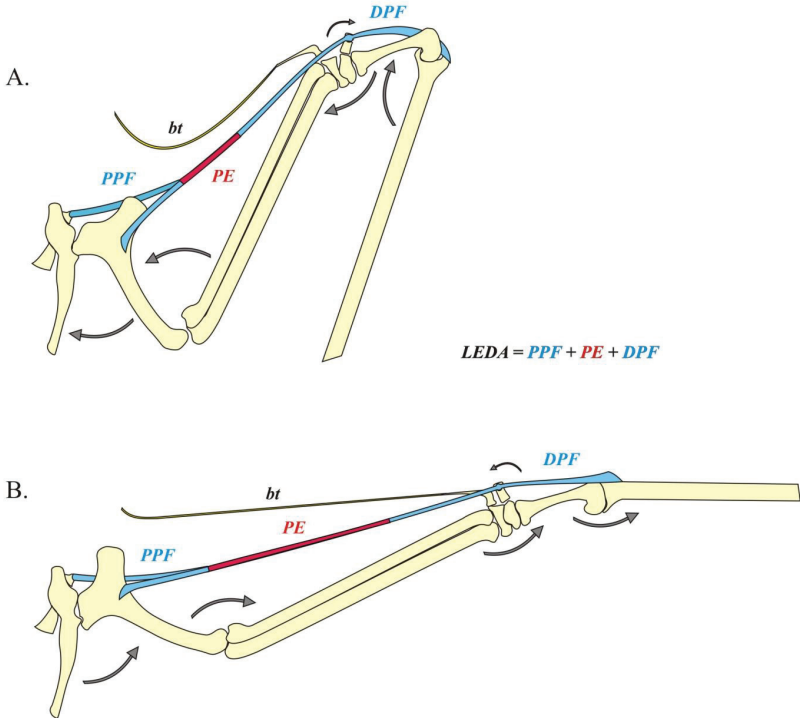
A csontokon mind az izmok, mind a ligamentumok kapcsolódása általában nyomokat hagy, melyeket angolul “scar”-nak (heg, sebhely), magyarul izomtapadási helynek nevez a szakirodalom. Mivel a magyar elnevezés félrevezető, mert leszűkíti a fogalom értelmezését az izmok kapcsolódási nyomaira, az ‘izom’ szót elhagyva a továbbiakban csak tapadási vagy inszerciós helyként említem ezeket a nyomokat. A tapadási helyek jól behatárolható, rücskös felületű régiók a csontfelszínen, melyek rücskösségét az egykor hozzá kapcsolódó izmok tendonjainak vagy ligamentumoknak a csontállományba is behatoló kötőszövetes rostjai okozzák (Francillon-Vieillot et al. 1990). Ha a ligamentumrendszer fentebb leírt elrendeződésének lehetőségét alá akarjuk támasztani, akkor olyan, már ismert tapadási helyeket kell keresnünk a pteroszauruszok csontvázában, melyek megfeleltethetők a ligamentumok feltételezett eredési és tapadási helyeinek. Mivel általában azonban nem határozható meg, hogy milyen, vagy hányféle struktúra (izmok, tendonok, ligamentumok) kapcsolódott a megfigyelhető inszerciós helyeken, a más pteroszauruszkatatók által izomtapadási helyként definiált nyomok a vállöv és a szárny csontjain egyaránt azonosíthatók egy ligamentumrendszer eredési és tapadási helyeiként. A pteroszauruszok csontjain leírt tapadási helyek közül a coracoideum tuberculumán és a humerus deltopectoralis taréjának ventralis és dorsalis felszínén található tapadási helyek, melyeket Bennett (2003a) a *musculus coracobrachialis*, *m. pectoralis*, illetve a *m. deltoideus scapularis* izmokhoz tartozóknak tekintett, a ligamentum pontos eredési helyeként is kijelölhetők. Hasonlóképp, a repülőújj proximális végének extensor nyúlványán található inszerciós helyek megfeleltethetők a ligamentumrendszer tapadási felületének. A rendszer egyes ágai azonban tapadhattak bizonyos vázizmok fasciáin, illetve a vállövben működő izmok (pl. *m. deltoideus*) tendonjain is.

Ha valóban ligamentumok hálózata szőtte is át a propatagiumot, kellett lennie egy fő ligamentum-ágnak, amely a repülőújj extenziójának döntő részét elvégezte. A madarak propatagiumában például a kötőszövetes és muszkuloligamentális mintázat szerveződése is arra utal, hogy a fő erővonalakban jelennek meg az izmok, inak és ligamentumok, és ezek beágyazódnak a maradék teret kitöltő, finom kötőszövetes hálózatba. A repülőújj extenziójához kötődő teher is minden valószínűség szerint egy erővonalban összpontosult, mely mentén a fő ligamentum fúthatott. A hipotetikus fő ligamentumot elsődleges funkciója alapján *Ligamentum extensor digiti alae*-nek (**LEDA**, ld. II./7. ábra) neveztem el. A **LEDA** szövettani összetételére vonatkozóan is pontos becsléseket tehetünk, ha figyelembe vesszük, hogy a repülőújj passzív extenziója mellett, a fő ligamentumnak működése közben is teret kell hagynia a független izomzati felülszabályozásnak. A **LEDA** nem állhat csupán

kollagénrostokból, hiszen akkor kifeszített állapotban nem engedné meg a repülőújj helyzetének muszkuláris finomhangolását. Hogy a felülszabályozási feltétel teljesülhessen, a **LEDA** kollagénrostos eredési és tapadási szakaszai között tehát kell lennie egy megnyúlásra és összehúzódásra képes (kontraktilis) szakasznak. Az élő szervezetekben található, megnyúlásra és összehúzódásra egyaránt képes szövetek az izmok és az elasztikus kötőszövetes rostok. Mivel a ligamentum meglétének feltételezésével épp az aktív, energiaigényes működésű struktúrák (izmok) szerepét akartuk csökkenteni a szárnyextenziós rendszerben, a jelen modellekben a passzívan működő elasztikus rostos szakasz jelenlétét preferáljuk csakúgy, mint ahogy azt a madarakban található **LP**-ban is megfigyelhetjük. Az elasztikus rostok, a kollagénrostokkal való keveredési arányuktól függően, a nyugalmi hosszuk kétszeresére is megnyúlhatnak (ld. **LP** a madarakban, Brown et al. 1994), majd a terhelés megszűntével, energiabefektetés nélkül nyerik vissza eredeti hosszukat. A madarak **LP** leírásánál használt nomenklatúrát alkalmazva a **LEDA** elasztikus középső szakaszát *pars elastica*-nak (**LEDA PE**, II./7. ábra, A), míg a kollagénrostos szakaszait *proximalis* illetve *distalis pars fibrosa*-nak (**LEDA PPF** illetve **DPF**, II./7. ábra, A) neveztem el. A distalis kollagénrostos szakasz a preaxialis carpale dorsalis gödröcskéjén futhatott keresztül; ennek megfelelően az 'A' jelölésű szezámcsont (Bennett, 2001) a **LEDA DPF**-hez tartozhatott (ld. II./4. ábra, A és 7. ábra, A).

A felvázolt modell alapján a pteroszaurosok szárnyában található muszkulo-ligamentális rendszer a következőképpen működhetett:

1. A szárny aktív összecukásakor (humerus addukciója, illetve a könyök, csukló és metacarpophalangealis ízületek aktív, izommunkával történő flexiója) a passzív *Ligamentum extensor digiti alae* laza, nyugalmi állapotban van, így nem akadályozza a repülőújj itt nem részletezett, funkcionális értelemben flexor alkarizmok általi flexióját (II./8. ábra, A).
2. A szárny extenziójakor (humerus abdukciója, illetve a könyök és csukló ízületek aktív, izommunkával történő extenziója) a *Ligamentum extensor digiti alae* eredési és tapadási helye közti távolság megnő, a ligamentum a *pars elastica* révén maximális hosszára nyúlik, miközben a benne ébredő tenzió következményeként anterior irányba, teljesen extendált pozícióba húzza és ott meg is tarja a repülőújjat. A ligamentum működésének minden lépése passzív és automatikus, tehát nem igényel közvetlen izommunka-befektetést (II./8. ábra, B).

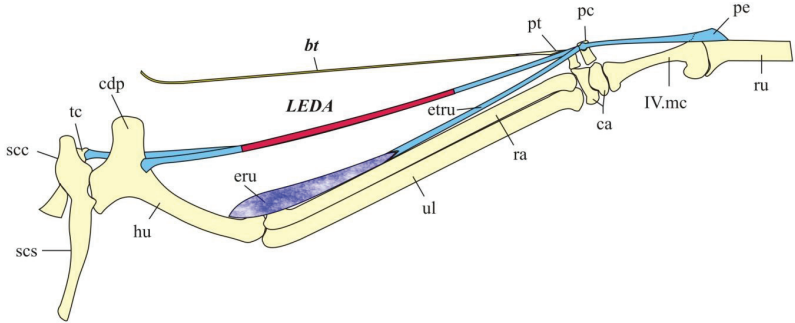


II./8. ábra. A *Ligamentum extensor digiti alae* (**LEDA**) működési elvének bemutatása a mozgatlansor végrehajtásához szükséges izmok (pl. a brachialis könyökfeszítő izmok) feltüntetése nélkül egy hipotetikus *Rhamphorhynchus* modell segítségével. **A.** A könyök flexiójával a **LEDA** kollagénrostos szakaszai (**PPF**, **DPF**) lazák, az elastikus szakasza (**PE**) passzív, nyugalmi hosszúságú, így a repülőujj aktív flexiója akadálytalan. **B.** A humerus abdukciójával és a könyök extenziójával a távolság a **LEDA** eredési és tapadási helye közt megnő, a kollagénrostos szakaszok megfeszülnek, az elastikus szakasz maximális (kb. 2x-es) hosszára nyúlik, ekkor a **LEDA** passzívan kifeszíti a repülőujjat, és a következő könyökflexióig meg is tartja ebben a pozícióban. A **PE** struktúrájának köszönhetően a könyök különböző mértékű extenziója eltérő feszültséget kelt a **LEDA**-ban, mely különböző mértékű repülőujj-extenziót eredményezhetett (tehát változatos bezárt szögértékeket a repülőujj és a IV. metacarpale közt). Az ábra jól szemlélteti, hogy ez a mechanizmus, legalábbis a **LEDA** akciója, teljesen automatikusan kivitelezett. A nyílak a szárny különféle részei elmozdulásának irányát szemléltetik a flexió és extenzió során. A legkisebb nyíl a preaxialis carpile distalis syncarpale felszínén történő nagyon csekély, distalis irányú elmozdulását mutatja a szárny flexiója során. Rövidítések: **bt**, belépőél-tendon; **LEDA**, *Ligamentum extensor digiti alae*; **PE**, **LEDA**, pars elastica; **PPF** és **DPF**, **LEDA**, proximalis és distalis pars fibrosa.

Ugyan közvetetten az egész folyamatot független brachialis és antebrachialis flexor és extenzor izmok koordinálják, a repülőujj-extenzió terhének legjelentősebb részét maga a **LEDA** viseli, mely a feladat energiatakarékos elvégzéséhez a legmegfelelőbb biomechanikai tulajdonságokkal rendelkezik.

Az is elképzelhető, hogy a pteroszaurosok alkarján a denevérekéhez hasonló tendinózus alkarizmok működtek (ld. II./3. ábra). Ebben az elrendezésben az alkarizmok tendonjának négy ízületi ponton kellett keresztülfutnia (alkar – proximalis syncarpale, proximalis syncarpale – distalis syncarpale, distalis syncarpale – metacarpus, metacarpus – repülőujj, ld. II./4. ábra), és a pterodactyloidok hosszú metacarpusa esetén jelentős távot kellett áthidalnia, hogy elérje tapadási helyét, azaz a repülőujj proximalis végét. A tendont, csakúgy, mint a feltételezett **LEDA DPF**-et, a preaxialis carpale (II./4. ábra, A) tarhatta távol ezektől az ízületektől, melyek működését egy ilyen, közvetlenül a felszínükön futó tendon akadályozhatná. Ebben az esetben a tendon feltételezett extenzor izma (homológ értelmzésben flexor izmok, [Bennett, 2008]) a humerus medialis epicondylusa mellett található inszerciós helyről eredhetett, melyet Bennett (2008) a *m. flexor digitorum longus*-hoz rendelt, és a repülőujj első ujjpercének extenzor nyúlványán tapadhatott. Ez az inas izom megfeleltethető a Bennett (2008) által definiált *m. flexor digiti quarti*-nak, melyben a 'flexor' elnevezés a homológ eredetű izmokra, nem pedig a szárnyműködésben betöltött szerepére utal.

A hipotetikus **LEDA** passzív rendszere a szemi-automatikus tendinózus alkarizmokkal összevetve biomechanikailag és energetikailag is egyértelműen hatékonyabb. A két rendszer kombinációja azonban felülmúlhatja ezt a hatékonyságot, hiszen a **LEDA** és az inas extenzor alkarizom megoszthatja a repülőujj kifeszítésének terhet. Ha a működés terhe mindkét rendszeren csökken, sem a **LEDA**-nak, sem pedig az alkarizmoknak nem szükséges az átlagosnál feltűnően erőteljesebbnek lenniük. A két rendszer kombinációja esetén az extenzor alkarizom tendonja és a **LEDA DPF** még a preaxialis carpale elérése előtt konvergálhatott, majd az így egyesült kollagénrostos szakasz haladt át a négy ízületen és érte el a repülőujj proximalis végét. Ez a "hibrid-modell" egyesíti a madár-szerű és denevér-szerű konstrukciók minden előnyét, ezzel lehetővé téve az energiaigényes izmok szárnyextenzióban betöltött szerepének csökkentését (ld. II./9. ábra).



II./9. ábra. “Hibrid-modell”, melyben a madár-szerű ligamentum és denevér-szerű inas izomzat kombináltan működik. A madár-szerű automatikus struktúra a **LEDA**, mely funkcionális szempontból a madarak propatagialis régiójában futó *Ligamentum propatagiale*-nak feleltethető meg, míg a denevér-szerű szemiautomatikus rendszer az inas fasciával burkolt repülőujj-extenzor alkarizomzat. E két feltételezett struktúra kombinációja lehetett a pteroszauruszok automatikus szárnyextenziójának leghatékonyabb módja. Csak az itt érintett struktúrák kerültek ábrázolásra. Rövidítések: **eru**, a repülőujj extenzor izma; **etru**, a repülőujj extenzor izmának tendonja. További rövidítéseket ld. II./7. és 8. ábrán.

Ugyan a pteroid nem képezi integrált részét a felvázolt szárnyextenziós mechanizmusok egyikének sem, mégis érdemes szót ejteni a propatagiumban betöltött lehetséges funkciójáról, hiszen a pteroid működésének összhangban kellett állnia mind az automatikus, mind pedig a mellső végtag egyéb, lágy szöveteken alapuló rendszereivel. Nem újkeletű az az elképzelés, miszerint a propatagium profiljának görbületét (ívét), mely nagyban meghatározza aerodinamikai tulajdonságait, egy a belépőélben futó és a pteroidhoz rögzülő tendon (II./7. ábra, A,B 'bt') szabályozta (Abel, 1907, 1919; Wellnhofer, 1975, 1978, 1982; Padian, 1983b, Frey et al. 2006). Az elmélet szerint a pteroidhoz kötődő tendon a profil görbületének, a belépőél állásszögének és a propatagium alakjának változtatásával befolyásolhatta a repülési technikát. A tendonhoz tartozó, proximális helyzetű izom meghatározásakor több lehetőség is szóba jöhet: a tendon eredhetett a *m. pectoralis pars propatagialis*-ból vagy caudalis nyakizmok elkülönülő ágaiból, mint amilyen a *m. longus colli ventralis* vagy *mm. intertransversarii*. A belépőél-tendon létezésének és jelentőségének elméletével azonban nem minden kutató ért egyet. Bennett (2007c) szerint például semmiféle tapadási hely nem azonosítható a pteroid medialis irányba mutató végén, így elutasította a tendon létezésének lehetőségét.

II./5. Diszkusszió

Az itt bemutatott modellek közvetlen bizonyítékok hiányában azon a hipotézisen alapulnak, hogy a pterozauruszok szárnyextenziós mechanizmusában beépített automatizmus működött. Azonban az automatikus mechanizmusok jelenléte két olyan teljesen különböző konstrukciójú és törzsfjlődésű gerinces csoport szárnyműködésében, mint a madarak és a denevérek, illetve egy ilyen rendszer egyértelmű funkcionális és energetikai előnyei arra engednek következtetni, hogy a beépített automatizmus a pterozauruszok szárnyműködésében is elengedhetetlen volt. Igaz ugyan, hogy a madarak és a denevérek közvetlen analógnként való felhasználása szintén bizonytalanságokkal terhelt, megkérdőjelezhetetlen tény, hogy a pterozauruszok és a két másik repülő gerinces csoport anatómiájában és repülésük mechanikájában sok közös vonás figyelhető meg. A robusztus alkarizmok jól látható hiánya és az ulnán lévő olecranon nyúlvány fejletlensége illetve hiánya is alátámasztja egy, a repülőujj-extenzióban közreműködő ligamentális rendszer jelenlétének szükségét. Ebből a szempontból érdekes lenne megvizsgálni a pterozauruszokkal analóg alakú és elrendeződésű alkarcsontokkal rendelkező albatroszokban a *Ligamentum propatagiale* és *Ligamentum limitans cubiti* fejlettségét, hiszen a fejletlen alkarizmok kompenzálásaként azt várhatjuk, hogy az albatroszokban ezek a ligamentumok arányaiban sokkal erőteljesebbek, mint a jól fejlett alkarizmokkal bíró madarakban. Az összehasonlításból levonható következtetésekkel azonban itt is óvatosan kellene bánni, hiszen az albatroszok distalis szárnya (carpometacarpus + szárnyujjak + primer evezőtollak) az egész fesztávnak viszonylag kis hányadát képezik a pterozauruszok repülőujjához képest. Így az albatroszokban a distalis szárnyrész működése és annak szabályozása nem vethető össze közvetlenül a pterozauruszok repülőujj-működtetésének funkcionális kényszereivel. Ennek megfelelően a jelen dolgozat a propatagiális ligamentum-rendszer passzív, automatikus működésének modelljét fogadja el, mely kiegészíthető a tendinózis, denevér-szerű alkarizmok jelentőségét és szerepét hangsúlyozó modellel is (II./7. és 9. ábra). Ez a rendszer, az izmokkal ellentétben, nem igényel a szövet normális fenntartásán kívül további energiabefektetést a működéséhez, nem okoz a distalis szárnyon jelentős tömegnövekedést, automatizálja a rutinszerű, ciklusokba rendeződő szárnymozdulatokat, ugyanakkor továbbra is biztosítja a szárnymozdulatok izmok általi finomhangolásának és felülszabályozásának lehetőségét.

A felvázolt rendszer létezését alátámasztó közvetlen bizonyíték előkerülésére a már ismert, illetve jövőbeni leletek esetén is van némi esély. Néhány *Nyctosaurus* leleten Bennett

(2003b) és a *Muzquizopteryx coahuilensis* egyetlen példányán Frey et al. (2006) az alkarcsontokkal és a IV. metacarpale-val asszociált elcsontosodott inakat írtak le, melyek a denevér-szerű tendinózus alkarizmok jelenlétére utalhatnak. A *Muzquizopteryx* radiusától cranialisan megőrződött mineralizálódott tendont Frey et al. (2006) a *musculus extensor metacarpi radialis* maradványaiként azonosították, tehát nem tekintették a repülőujjat kifesztítő extenzor-rendszer részének. Ennek ellenére lehetséges, hogy a Frey et al. (2006) által *m. extensor metacarpi radialis*-hoz rendelt tendon valójában a repülőujj inas extenzor izmához tartozott, hiszen a tendon eredési és tapadási helye a leleten nem őrződött meg.

A pteroszauruszok repülőujjának automatikus extenzióját leíró, pusztán ligamentum-rendszeren alapuló modellnek, illetve az inas alkarizmokkal kiegészülő hibrid-modellnek is illeszkednie kell a pteroszauruszok szárnyáról rendelkezésünkre álló összes információval. A szárnyműködést szabályozó izmokról azonban eddig kevés elképzelés látott napvilágot. Ezek közül Short (1914), Frey et al. (2006) és Bennett (2003a, 2007c, 2008) munkái kulcsfontosságúak, melyekkel a jelen modellek is összevethetők. A repülőujj extenzorának eredési és tapadási helyét illetően a **LEDA**-modell és Short (1914) sokkal korábbi, szinte elfeledett rekonstrukciója sok topológiai hasonlóságot mutat. Short elképzelése szerint az extenzor izom ("knuckle extensor muscle") a humerus oldalának teljes felületéről (tehát a deltopectoralis taréjától egészen a lateralis epicondylus-áig) eredt és a repülőujj első ujjpercének extenzor nyúlványán tapadt. Az erővonalak elrendeződése Short (1914) rekonstrukciójában és a **LEDA**-modellben ugyan nagyon hasonló, az előbbiben épp az automatikus működés lehetősége vész el, hiszen a repülőujj extenzióját a humeruson tapadó hatalmas tömegű izom végzi.

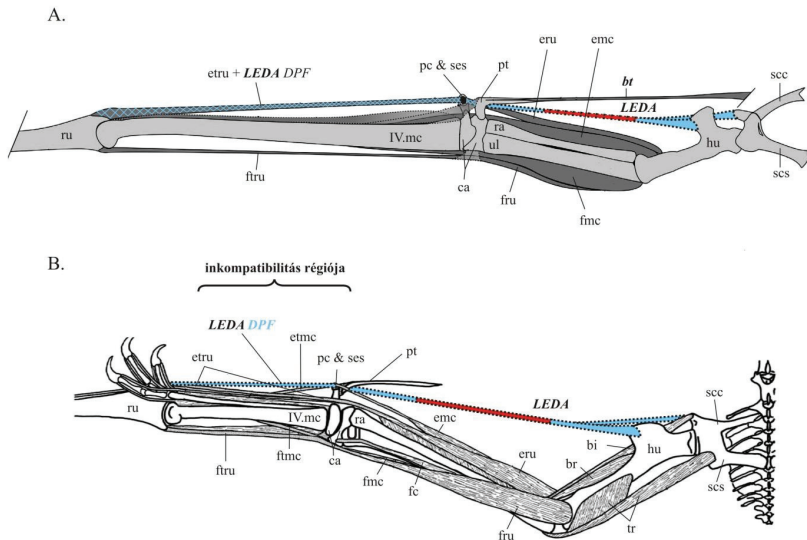
Az egyik legfrissebb rekonstrukció (Frey et al., 2006), mely ennek a szárnyrégióknak a működésével foglalkozik, alkarizmok és tendonok maradványairól, illetve a preaxialis carpalis dorsalis gödröcskéjében ülő szeszámcsontról ("Sesamoid A", Bennett, 2001; ld. II./4. ábra, A) számol be. Frey et al. 2006 szerint a repülőujjat a *musculus extensor digiti* feszítette ki, mely a humerus distalis részéről eredt, és a repülőujj első ujjpercének prominens extenzor nyúlványán tapadt. A rekonstrukció alapján a *m. extensor digiti* tendonja a preaxialis carpalis gödrén keresztül futva ívelt át a carpuson, hogy elérje a repülőujjat. Az anterior irányba mutató preaxialis carpalis és a tendonban helyet foglaló szeszámcsont elrendeződését funkcionális forgáspontként értelmezték, mely távol tartotta a *m. extensor digiti* tendonját a distalis ízületektől. Habár a rekonstrukció anatómiailag megalapozott, az alkarizmok és a preaxialis carpalis-n átfutó rostok közt a feltételezés szerint fennálló közvetlen kapcsolatra nincs fosszilis bizonyíték. Frey et al. (2006) továbbá feltételezte, hogy a pteroid a

propatagialis tenzor izmok tapadási helyeként szolgált, és hogy ez a muszkulotendinális rendszer vezető szerepet játszhatott a propatagium merevítésében és szabályozásában, és talán még a szárny extenziójában is. A jelen dolgozat modellje és Frey et al. (2006) rekonstrukciója közt nincs ellentmondás; a modell inkább kiegészíti az aktív izommunkán alapuló rendszert egy passzívan kooperáló ligamentum-rendszerrel (II./10. ábra, A). A modell annyiban módosítaná Frey et al. (2006) rekonstrukcióját, hogy a **LEDA DPF** konvergálna a *m. extensor digiti* tendonjával, és egyesülve futnának keresztül a preaxialis carpalen, majd érnék el a repülőujj első ujjpercének extenzor nyúlványát. Ebben az elrendezésben tehát a **LEDA** a könyök aktív extenziójával egyidőben passzívan kifeszíthette a repülőujjat, miközben a *m. extensor digiti* a repülőujj aktív finomszabályozásáért lehetett felelős (ld. II./10. ábra, A). További módosításokkal a denevérszerűen inas alkarizomzat modellje is beépíthető a rekonstrukcióba. Frey et al. (2006) rekonstrukcióját csak annyiban kell módosítani, hogy az általuk a *musculus extensor metacarpi radialis*-hoz, tehát a metacarpus extenzor izmához tartozónak definiált, elcsontosodott inat a tendinózus *m. extensor digiti* maradványainak tekintjük. Ez utóbbi értelmezés anatómiailag éppolyan megalapozott és azonos valószínűségű, mint Frey et al. (2006) elképzelése, azonban az új értelmezés szerint a tendinózus *m. extensor digiti* szemi-automatikus rendszerként tovább csökkentené az energiabefektetést és növelné a repülőujj extenziójának hatékonyságát.

Ezzel szemben Bennett (2007c, 2008) szerint a preaxialis carpale – szezámcsont komplex a *musculus flexor carpi ulnaris*-hoz (homológia alapján carpus flexor, funkcionálisan extenzor izom) tartozott, mely a humerus distalis végén, az ulnaris és radialis condylusok fölött eredt és a IV. metacarpale diaphysisének anterior felszínén tapadt. Azzal érvelt, hogy a preaxialis carpale korlátozott mozgástartománya nem tette volna lehetővé, hogy maga a repülőujj nagyobb mozgástartományú extenzor izmának tendonja fusson keresztül rajta (Bennett, 2007c, 2008). Az érvelés logikai menete azonban itt megszakad, hiszen sem a repülőujj extenzor tendonjának, sem pedig az általa preferált *musculus extensor carpi ulnaris* tendonjának feltételezett mozgástartományát nem határozta meg, pedig elképzelését csak ezzel támaszthatta volna alá. Bennett (2008) tehát úgy rekonstruálta a *m. flexor digiti quarti* (funkcionálisan repülőujj extenzor) tendonját, mint amelyik a csukló anterior felszínén fut egészen a repülőujj proximális végéig, és amelyet semmilyen struktúra nem tart távol a csukló régiójában található ízületektől. Ez a konstrukció ellentmondásban áll mind Frey et al. (2006) rekonstrukciójával, mind a jelen dolgozatban bemutatott modellekkel, hiszen kizárja a preaxialis carpalet a repülőujj-extenziós rendszerből (II./10. ábra, B). A preaxialis carpale integrációja a modellek szempontjából alapvető jelentőségű, hiszen ez a csont képezi a **LEDA**

DPF-nek és/vagy a *LEDA* és a funkcionális extenzor izom egyesült tendonjának a distalis forgáspontját, mely egyúttal távol tartja az érintett ízületektől a repülőujjat kifeszítő struktúrákat. A preaxialis carpalis bevonása nélkül a *LEDA* hatékonysága jelentősen lecsökkenne, míg maga az extenzor izom működése valószínűleg alapvető és feloldhatatlan problémákba ütközne. Bennett (2007c, 2008) rekonstrukciója tehát nem kompatibilis a jelen dolgozatban bemutatott szárnyextenziós modellekkel (ld. II./10. ábra, B ‘inkompatibilitás régiója’).

Bennett (2001, 2007c, 2008) pteroid rekonstrukciója egyéb problémákat is felvet. Szerinte ugyanis a pteroid a preaxialis carpalis medialis felületén ízesült, annak ellenére, hogy ez a feltételezés teljesen ellentmond a fosszilis bizonyítékoknak. Mindamellett, hogy erre a konfigurációra egyetlen eddig előkerült leletnél sincs példa, a remek megőrződésű példányoknál is (többek közt *Pterodactylus antiquus* holotípus, *Anhanguera santanae* AMNH 22555, *Rhamphorhynchus “longicaudus”* BSP 1877 X1, *Pterodactylus kochi* BSP 1937 I 18a, stb.) a pteroid distalis hegye medialis irányba mutat, míg a preaxialis carpalis mindig a lateralis felszínén fekszik. Ezt a pozíciót minden valószínűség szerint egy olyan struktúra okozta, mely a preaxialis carpalival szoros összeköttetésben állt (Elgin & Frey, 2008), és amely azt distalis irányba mozdította ki. Tehát a fossziliáknál tapasztalt elrendeződési mintázat arra utal, hogy míg a pteroid egy olyan struktúrával állt kapcsolatban, mely a csont distalis végét medialis irányban tartotta az állat pusztulása után is, addig a preaxialis carpalis egy olyan rendszer része volt, mely a diagenézis során distalis irányba húzta ezt a csuklócsontot. Ha Bennett (2001, 2007c, 2008) rekonstrukciója, miszerint a preaxialis carpalis és a hozzá ízesülő pteroid egy funkcionális egységet alkotott, igaz lenne, a fossziliákon tapasztalt elrendeződés nem fordulhatna elő. Egyrészt, ha a két csont valóban ízesült volna egymáshoz, akkor nem lehetnének konzekvensen ellentétes irányultságúak a maradványokon (proximalis pteroid vs. distalis preaxialis carpalis). Másrészt, ha a preaxialis carpaléhoz tartozó tendon a IV. metacarpalis diaphysisének felszínén tapadt volna, nem tudta volna ennyire kifejezetten distalis irányba elmozdítani a preaxialis csuklócsontot a diagenézis során, hiszen a csuklóizület mozgástartománya nagyon szűk volt. Bennett (2007c, 2008) elképzeléseivel sokkal parszimónikusabb az a feltevés, miszerint a preaxialis carpalis áthaladó tendon valójában a repülőujjon tapadt, mely a post-mortem szárnyflexió során magával húzta, tehát distalisán mozdította el a preaxialis carpalis is. Ez utóbbi feltevés ugyan ellentmond Bennett rekonstrukcióinak, összhangban áll mind a fosszilis bizonyítékokkal, mind pedig a jelen dolgozat szárnyextenziós modelljeivel.



II./10. ábra. Az alapmodell alkalmazása **A**, Frey *et al.* (2006) és **B**, Bennett (2008) szárnyizomzat-rekonstrukcióján. Minden flexor és extenzor izom funkcionális szempontból definiált. Mivel e két utóbbi rekonstrukció a bennük szereplő izmokat eltérően értelmezte, jelen dolgozatban a legtöbb flexor és extenzor izom nomenklatúrájában egyszerűsítéseket alkalmaztam. **A**, Frey *et al.* (2006) rekonstrukciója összeegyeztethető a jelen tanulmányban bemutatott alapmodellel, mivel megengedi, hogy a **LEDA** összefusson a repülőujj rekonstruált extenzor izmának tendonjával, így az egyesült ligamentum és tendon együtt lép át a preaxialis carpalen és tapad a repülőujj első ujjpercének extenzor nyúlványán. **B**, Bennett (2008) rekonstrukciója inkompatibilis az általam javasolt modellel, mivel a **LEDA** szempontjából kulcsfontosságú forgáspontot biztosító preaxialis carpalen ebben az izomrekonstrukcióban a IV. metacarpale extenzor izmának tendonja fut keresztül. Rövidítések: **bi**, *m. biceps*; **br**, *m. brachialis*; **bt**, belépőel-tendon; **ca**, proximalis and distalis syncarpale; **emc**, a IV. metacarpale extenzor izma; **eru**, a repülőujj extenzor izma; **etmc**, a IV. metacarpale extenzor izmának tendonja; **etru**, a repülőujj extenzor izmának tendonja; **fc**, a carpale flexor izma; **fmc**, a VI. metacarpale flexor izma; **fru**, a repülőujj flexor izma; **ftmc**, a IV. metacarpale flexor izmának tendonja; **ftru**, a repülőujj flexor izmának tendonja; **hu**, humerus; **LEDA DPF**, *Ligamentum extensor digiti alae*, distalis pars fibrosa; **pc**, preaxialis carpale; **pt**, pteroid; **ra**, radius; **scc** és **scs**, az összeeszesített scapuloacoracoideum coracoideum-illetve scapula-része; **ses**, a preaxialis carpale dorsalis gödröcskéjében ülő sesamoid; **tr**, *m. triceps brachii*; **ul**, ulna; **ru**, repülőujj; **VI.mc**, IV. metacarpale. (Módosítva **A**, Frey *et al.* 2006 és **B**, Bennett, 2008 nyomán)

A modellek tükrében még tafonómiai magyarázattal is szolgálhatunk erre a mintázatra: a **LEDA** elasztikus szakasza és/vagy a tendinózus repülőujj-extenzor izomszégmensei

gyorsabban elbomolhattak, mint az említett struktúrák kollagéncsoportokban gazdagabb szakaszai, következésképp a repülőujj flexiója distalisán húzhatta a preaxialis carpalét, hiszen annak proximalis rögzülési helyével a közbülső szakaszok bomlása miatt elvesz az összeköttetés. Bennett rekonstrukcióját kétségbe vonó további kérdés, hogy vajon miért lenne szüksége egy kizárólag a korlátozott mozgásszabadságú csuklóízületeket befolyásoló tendonnak egy olyan robusztus struktúrára, mint a preaxialis carpalet. És ha valóban a Bennett-féle tendon foglalta volna el a preaxialis carpalet, akkor mi tartotta volna távol a repülőujj sokkal súlyosabb terheket viselő extenzor izmának tendonját a csuklóízületektől? Sokkal észszerűbb tehát feltételezni, hogy az utóbbi célra a legmegfelelőbb eszköz éppen a módosult, prominens, anterior irányultságú preaxialis carpalet volt. Az új modelleknek megfelelően a preaxialis carpalet a **LEDA DPPF**-et és a repülőujj extenzorjának tendonját inszerció nélkül vezette végig a megnyúlt metacarpus mentén a valós tapadási felületig, azaz a repülőujj első ujjpercének proximalis végéig.

További érdekes egybeesés, hogy a madarakban jól ismert *Ligamentum propatagiale* (**LP**) distalis szakaszában szintén található egy szezámcsont (Meyers, 1992; Brown et al. 1994), mely topográfiai szempontból a pteroszauruszok preaxialis carpaletjében található szezámcsontéhoz nagyon hasonló pozícióban helyezkedik el. A madarak szezámcsontja a **LP** pars fibrosa distalis részében foglal helyet (Brown et al. 1994). Ugyan a szezamoid funkcióját nem tisztázták, meglete mindenféleképpen egy erőteljes ligamentum vagy tendon jelenlétére utal. A topográfiai hasonlóság a madarak és a pteroszauruszok szezámcsontja között szintén alátámasztja a **LEDA** a modellekben bemutatott relatív pozíciójának helyességét.

Ugyan jelenleg csak közvetett bizonyítékok utalnak egy ilyen propatagialis ligamentum-rendszer létezésére, egyelőre semmi nem bizonyítja az ellenkezőjét. Felmerül a kérdés, hogy vajon egy ilyen vastag, erőteljes ligamentum lebomolhat-e nyomtalanul olyan fossziliákban is, melyekre egyébként a lágy részek rendkívüli megőrződése jellemző (pl. *Jeholopterus*). Általánosan elmondható, hogy még a bizonyosan robusztus tendonok és ligamentumok fosszilis megőrződése is kivételesen ritka. Például a legtöbb gerinces csoport metapodialis régiójában és az ujjpercek ízületeiben nagyon erőteljes inak és ligamentumok funkcionálnak, ezek nyomait mégsem találjuk egyetlen pteroszaurusz fossziliában, sem annak ellenére, hogy bizonyosan jelen kellett lenniük. Bennett (2000) is megállapította, hogy a legtöbb esetben még a repülőujj interphalangealis ízületeiben sincs direkt bizonyíték izom vagy ligamentum tapadási helyekre a csontokon. Mechanikailag fontos szerepük alapján ennek ellenére azt állította, hogy minden valószínűség szerint az összes pteroszaurusz interphalangealis ízületeit erős kollaterális ligamentumok stabilizálták. Más esetekben,

amelyekben mind a csontok, mind a porcok fosszilisán megőrződtek, a tendonok és a ligamentumok mégsem (Schwarz et al. 2007b). Ez további bizonyíték a tendonok és ligamentumok alacsony fosszilizációs potenciáljára. Az archosauriák fosszilis rekordjában jelenleg nincs tudomásom olyan maradványokról, melyekben el nem csontosodott inak vagy ligamentumok megőrződtek.

Az energetikai megfontolásokon kívül a pteroid jelenléte és általánosan feltételezett szerepe újabb indirekt bizonyíték egy strukúrálisan komplex, ligamentumokkal átszótt propatagiumra. Egy vékony bőrkettőzetként rekonstruált propatagium integritása nem lett volna elegendő a sokszor prominens pteroid (pl. *Nyctosaurus*) beágyazására, hiszen a csontokat általában lágy szövetek komplex hálózata veszi körül.

II./6. Konklúziók

A pteroszauruszok repülőujjának extenzióját leíró, itt bemutatott modellek a propatagialis ligamentumok és/vagy inas izomrendszerek által működtetett beépített automatizmusok jelentőségét hangsúlyozzák. Ezek a modellek főként energetikai és repülés-mechanikai alapokon nyugszanak, és összhangban állnak a pteroszauruszok anatómiájáról eddig szerzett, alapos ismereteinkkel is. A modellek fő súlypontja egy ligamentum, mely a válllövőtől vagy a humerustól a repülőujjig fut, és amely a könyök extenziójával automatikusan kifeszíti a repülőujjat. Ebből vezethető le egy inas extenzor izommal kiegészített modell, melyben a repülőujj automatikus extenziójának terhe megoszlik a ligamentum és az extenzor izom közt. Ebből következően sem a ligamentumnak, sem az extenzor alkarizomnak nem kell olyan erőteljesnek lennie, mint kellene abban az esetben, ha egyedül végeznék el ezt a feladatot. Ezek a modellek tehát új megközelítést jelentenek a pteroszauruszok szárnyműködésének értelmezésében. A szárny distalis izmainak új rekonstrukciói közül az új modellek Frey et al. (2006) elképzeléseibe jól beilleszthetők, míg Bennett (2007c, 2008) rekonstrukcióival összeegyeztethetetlenek. Ezeddig még nem került elő olyan közvetlen fosszilis bizonyíték (fosszilizálódott ligamentum), mely egyértelműen alátámasztaná a modellek helyességét. A pteroidot beágyazó propatagium azonban valószínűleg strukturálisan összetett, ligamentumokkal és tendonokkal átszőtt membrán volt, mely arra a jelenségre is magyarázatot adhat, hogy miért találjuk a könyökízületet minden esetben behajlítva az artikulált csontvázakban. A modellek természetesen nem feltételezik, hogy a repülőujj extenzióját egyáltalán nem befolyásolták az alkarizmok, inkább azt hangsúlyozzák, hogy a Frey et al. (2006) által leírt *m. extensor digiti* vagy a Bennett (2008) által definiált *m. flexor digiti quarti* (hacsak nem elinasodott extenzorok voltak) inkább a manőverek, fel- és leszállás során szükséges finomhangolásban és felülszabályozásban játszottak jelentős szerepet. A jelen dolgozatban bemutatott koncepció hipotetikus levezetés, mely hasonló biomechanikai problémával szembesülő recens analógokon alapul. Mégis parszimónikus feltételezés, hogy a pteroszauruszok szárnyműködésében egy passzív ligamentumok és aktív izmok együttműködéséből szerveződő funkcionális rendszer épült be, csakúgy, mint ahogy azt a ma élő szervezetek esetén is tapasztalhatjuk. Ezek a modellek új anatómiai, funkcionális és mechanikai megközelítésű pteroszaurusz szárny-rekonstrukciók, melyek további kutatások alapjául szolgálhatnak.

III. *Rhamphorhynchus* növekedési és életmenet stratégiája egy ontogenetikai sorozat csontszövetteni vizsgálata alapján

III./1. Bevezetés

A solnhofeni palákból előkerülő pteroszaurusz leletek többsége a *Rhamphorhynchus* genushoz rendelhető, melynek példányaira jellemző a feltűnő méretbeli változatosság. A méretkategóriák és egyéb jelek, mint a csontváz különböző részeinek elcsontosodási foka, a cranialis morfológia, a farokvitorla alakja és a végtagsontok hosszarányai alapján ezeket a példányokat Wellnhofer (1975, 1978) eredetileg öt különálló fajként azonosította. Ezek testméretük növekvő sorrendjében a következők: *R. longicaudus*, *R. intermedius*, *R. muensteri*, *R. gemmingi* és *R. longiceps*. Két évtizeddel később Bennett (1995) statisztikai és morfológiai elemzésekkel arra a következtetésre jutott, hogy minden eddig ismert *Rhamphorhynchus* egyed egyazon faj, a *Rhamphorhynchus muensteri* képviselője. Bennett (1995) úgy gondolta, hogy a méretben, a csontváz fuzionáltsági állapotában és a testarányokban megfigyelhető variabilitás a példányok reprezentálta különböző egyedfejlődési stádiumoknak köszönhető. Három, statisztikailag is elkülönülő méretcsoportot talált, melyekről úgy vélte, hogy példányaik szezonális mortalitási eseményekről tanúskodnak. Ennek megfelelően a méretcsoportokat olyan kohorszoknak feleltette meg, melyek közt a korkülönbséget egy évre becsülte ("year-classes"). Az első, második és harmadik méretkategóriákba kis- közepes és nagy termetű alakok tartoztak, melyeket ezt követően Bennett (1995) a juvenilis, szubadult és adult egyedfejlődési stádiumok képviselőinek tekintett. Az egy év korkülönbségű egyedeket reprezentáló kohorszok bevezetésével Bennett (1995) arra is igyekezett rámutatni, hogy ellentétben a levezetettebb pterodactyloidokkal (Ricqlès et al. 2000; Sayão, 2003; Steel, 2008), a *Rhamphorhynchus* lassú, krokodil-szerű, indeterminisztikus növekedéssel jellemezhető pteroszaurusz volt, mely a repülés megkezdése után még legalább három évig növekedett. A szárnycsontok arányai alapján arra a további következtetésre jutott, hogy az összes eddig ismert példány, beleértve a legkisebb egyedeket is, röpképesek voltak. Két alternatív hipotézist javasolt a repülés korai kezdetének magyarázatára: 1) a kikelő fiókák szülői gondoskodásra szorultak egészen a fosszilis rekordban megfigyelhető legkisebb testméret eléréséig, amikor is szárnyra keltek; 2) a fiókák önnfenntartó fészekhagyók voltak, melyek röviddel kikelésük után elrepültek. Ez utóbbi, korai röpképességre vonatkozó hipotézist, mely a kutatók széles körében elfogadottá

vált (Unwin 2005; Chinsamy et al. 2008; Lü et al. 2011), Unwin (2005) minden pterozaurusra általános érvényűnek tekintette, mi több azt is feltételezte, hogy a pterozaurusz-fiókák “szuper-fészekzhagyók” (*superprecocial*) voltak, tehát már közvetlenül kikelésük után tudtak repülni.

Másrészt azonban a *Rhamphorhynchus* eddigi egyetlen csontszöveti tanulmánya alapján (Padian et al. 2004) csakúgy, mint a bazálisabb és idősebb taxonok, a késő-triász “*Eudimorphodon*” MGUH VP 3393 (Padian et al. 2004), kora-jura *Dorygnathus* (Gross, 1934), *Dimorphodon* (Ricqlès et al. 2000) és középső-jura *Rhamphocephalus* (Seitz, 1907) hisztológiai vizsgálatának eredményei szerint a korai pterozauruszok növekedési rátája kivétel nélkül meghaladta a recens nem-madár hüllőkét (Steel, 2008). Ugyan a két vizsgált *Rhamphorhynchus* egyed csontjainak mikrostruktúrája a bazálisabb alakokénál lassúbb növekedésre utalt, Padian et al. (2004) szerint e genus növekedési stratégiája még így is inkább a kisebb termetű madarakéra, semmint a recens nem-madár hüllőkére emlékeztetett. A fibro-lamelláris csontszövet, mely a kisebb példány csontjaiban a cortex legnagyobb részét alkotta, míg a nagyobb egyedben csak a cortex kisebb területein volt megfigyelhető (Padian et al. 2004), gyors csontlerakódást jelez, legalábbis a korai egyedfejlődési szakaszokban. Ez utóbbi alapján azonban nem valószínű, hogy a növekedési fázis több éven át tartott volna (Ricqlès et al. 2000). Ricqlès et al. (2000) arra a következtetésre jutott, hogy a dinoszauruszokhoz hasonlóan a pterozauruszokat is általánosan magas növekedési ráta jellemezte, és hogy ez a megállapítás már e két klád közös ornithodira őseire is érvényes volt.

Ha mindkét, eltérő módszerrel kapott eredmény konklúzióit elfogadnánk, új, az eredményeket egyesítő hipotézis felállítása lenne szükséges. Ez a “gyors növekedésű röpképes fióka” hipotézis tehát feltenné, hogy a *Rhamphorhynchus* fiókák gyorsan növekedtek, és ezzel egy időben, főleg repülési képességükre hagyatkozva, szülői segítség nélkül gondoskodtak magukról. A minden életmenet stratégiában fontos szerepet játszó energetikai trade-off alapján azonban ebben az egyesített hipotézisben belső ellentmondás rejlik. Az aktív repülés ugyanis a tetrapodák legenergiaigényesebb mozgásformája, ebből következően a magas növekedési ráta és a repülés “szuper-fészekzhagyó”, azaz közvetlenül kikelés utáni kezdete egymást kölcsönösen kizáró egyedfejlődési paraméterek. Ennek az egyszerű trade-off modellnek az érvényességét az a megfigyelés is alátámasztja, miszerint a legkorábbi egyedfejlődési stádiumban repülni kezdő recens gerincesek, a megapod madarak növekedési rátája a legalacsonyabb a mai madarak közt (Ricklefs, 1973; Starck & Ricklefs, 1998). Az egymásnak ellentmondó hipotézisek teszteléséhez tehát további vizsgálatok szükségesek. Jelenleg egy kihalt állat növekedési, és az ebből következő életmenet

stratégiájának legmegalapozottabb rekonstrukcióját több, egy egyedfejlődési sorozatot reprezentáló példány hisztológiai vizsgálata teszi lehetővé. Egészen mostanáig csak két, Bennett (1995) első és második méretkategóriájába tartozó *Rhamphorhynchus* példány csontszövetteni vizsgálatára került sor (Padian et al. 2004). Egy egyedfejlődési sorozat vizsgálatához természetesen ennél több, diverz ontogenetikai stádiumokat és mérettartományokat reprezentáló példány szükséges, azonban a *Rhamphorhynchus* példányait általában túl értékesnek tartják ahhoz, hogy a hisztológiai vizsgálatokhoz szükséges destruktív mintavételi eljárásnak alá vessék. Ennek ellenére a jelen tanulmány elkészítéséhez öt olyan *Rhamphorhynchus* példány hisztológiai mintavételezésére kaptam engedélyt, melyek relatív testméretük és makromorfológiai jellegeik alapján különböző ontogenetikai stádiumokat képviselnek. A pterosauruszok esetén különösen fontos a lehető legteljesebb egyedfejlődési sor vizsgálata, mivel a repülő hüllők vékonyfalú csontjai az előrehaladott ontogenetikai stádiumban csak a növekedés-dinamika utolsó szakaszát rögzítik. Ez a hiányosság a csont diametrikus növekedése és az ezzel járó medulláris expanzió során zajló extenzív endosteális csontszövet-reszorpciónak, és az ezt követő centripetalis csontlerakódásnak köszönhető, mely során a korábban lerakódott csontanyag jelentős része megsemmisül. Mindez a pterosauruszok csontjaira általánosan jellemző, rendkívül alacsony corticomedulláris index (cortex vastagság / teljes átmérő a diaphysis közepének keresztmetszetében) fenntartásához szükséges (Ricqlès et al. 2000). A jelen vizsgálat az első, mely a *Rhamphorhynchus* genus ontogenetikai sorának hisztológiai vizsgálatával teszteli a fent említett ellentmondó hipotéziseket, és pontosabb képet ad e genus életmenet stratégiájáról (Prondvai et al. előkészületben).

III./2. Anyagok és módszerek

Ehhez a vizsgálathoz öt *Rhamphorhynchus* példányt mintavételeztem, melyek a femur hosszának növekvő sorrendjében a következők: BSPG 1960 I 470a, BSPG 1877 X I, IPB 179, MTM V 2008.33.1., BSPG 1929 I 69. Azt a két *Rhamphorhynchus* példányt, CM 11433-at és RAM V97017/258-at, melyek a genus eddig egyetlen, hisztológiai szempontból vizsgált példányai, a jelen elemzésben összehasonlító anyagként használtam fel.

III./2.1 Hisztológiai kiértékelés

A példányok eszmei értéke miatt csak a diaphysis cortexének törött felszíneiről vehettem mintát apró töredékek formájában a BSPG példányok mindegyikéből és az MTM 2008.33.1 legtöbb csontjából. Az IPB 179 femurjából és tibiájából magmintavételezési módszerrel ('histological coring method', Stein & Sander, 2009), az MTM példány tibia-fibulájából és repülőujjából vágógéppel transversalis irányú, teljes csontkeresztmetszeti mintát vettem. A mintavételezett csontok főleg a hátsó végtag elemei, de vannak köztük szárnycsontok és egy prepubis (medencetájék csonteleme) is. A mintákból standard technikával (ld. Wells, 1989) vékonycsiszolatok készültek. A mintázott csontok hisztológiai tulajdonságainak leírásához Leica DMLP polarizációs fénymikroszkópot használtam (egyszeres polarizáció, illetve keresztezett nicolok használatával). A fényképek Leica DFC420 digitális kamerával készültek, majd a további minőségjavító módosításokat és a fényképekből készült magyarázóábrákat Imagic ImageAccess, Photoshop CS5 és CorelDRAW 12 szoftverek segítségével készítettem. A cortex vaszkuláris összterületének aránya a cortex teljes területéhez képest megadja a porozitás-százalékot, melyet minden mintánál kiszámoltam. Azokban az esetekben, ahol egymásra épülő, eltérő csontszövet-típusból felépülő és ezért jól elkülönülő rétegek figyelhetők meg a vékonycsiszolatokon, minden egyes réteg saját területének arányában (Pp_i), illetve a totál vaszkuláris terület arányában (Pp_t) számított porozitás-értékeit adtam meg, melyek a teljes cortex vaszkularitási mintázatát érzékeltetik. Az érintett régiók területét AutoCAD 2010 szoftver segítségével kaptam meg. A III./1. táblázatban további részletek olvashatók a vizsgálat példányairól és a mintázott csontokról.

Példány	Mintavételezett csont	Femur hossza (mm)	Egyéb adatok
BSPG 1960 I 470a	bal tibia	10.2	legkisebb vizsgált példány részleges, artikulált, de kompresszált csontvázal
BSPG 1877 X I	bal femur	12.6	majdnem teljes, artikulált, kompresszált csontváz koponya nélkül
BSPG 1929 I 69	jobb femur, bal tibia	51.4	legnagyobb vizsgált példány részben artikulált, kompresszált, majdnem teljes csontvázal
IPB 179	jobb femur, jobb tibia	24.8	jó megőrződésű, artikulált hátsó végtag
MTM V 2008.33.1.	bal ulna, jobb repülőujj III. ujjperce, bal femur, jobb tibia, bal prepubis	30	jó megőrződésű, részben artikulált, teljes csontváz

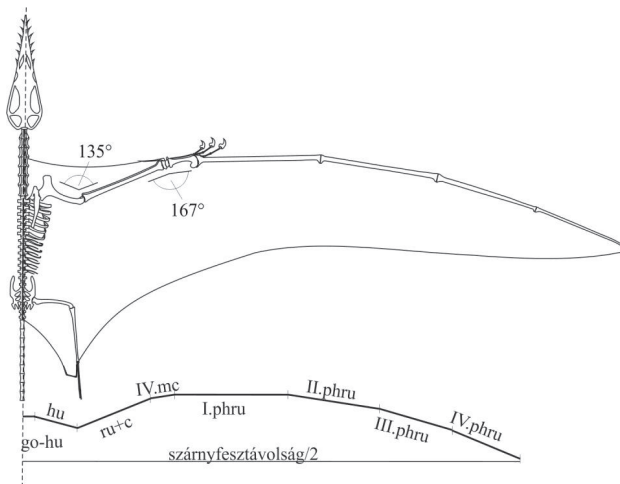
III./1. táblázat. A vizsgált példányokat, mintavételezett csontokat, a femurok hosszértékeit, illetve a példányok állapotáról néhány kiegészítő adatot bemutató táblázat.

A csontszövetteni jellegek alapján felülvizsgáltam, hogy vajon a Bennett (1995) által definiált három méretcsoport valóban megfeleltethető-e valódi ontogenetikai stádiumoknak (juvenilis, szubadult, adult). A humerus és a repülőujj első ujjpercének hossza alapján BSPG 1877 X I Bennett (1995) első, legkisebb méretkategóriájának legalsó határát reprezentálja, míg az MTM V 2008.33.1. és BSPG 1929 I 69 a második (közepes), illetve harmadik (legnagyobb) méretosztályba tartoznak. A szárnycsontok femur-hosszból extrapolált, becsült hossza az IPB 179-et a második méretosztály legalsó tartományába sorolja, míg BSPG 1960 I 470a Bennett (1995) legkisebb regisztrált méretkategóriáján is kívül esik. A hisztológiai mintázat és a méretkategóriák közti kapcsolat megállapításához csontszövetteni jellegeken alapuló ontogenetikai stádiumokat definiáltam. Az első csoportot a kikelő fiókák és a korai juvenilis állatok alkotják, melyekre intenzíven növekvő, nagy porózitású csontok jellemzők. A második egyedfejlődési kategóriába késői juvenilisek és szubadultok tartoznak, melyek csontszövet-szerkezete a növekedés első csoporthoz viszonyított lassulására, azonban még mindig aktív növekedésre utal. Az utolsó csoport adultakból vagy csonttani szempontból érett egyedekből áll, melyek hisztológiai vizsgálatából a növekedés jelentős mértékű lassulása,

illetve teljes abbamaradása mutatható ki. Ha Bennett (1995) méreetszályai valóban a besorolt példányok ontogenetikai stádiumait tükrözik, akkor az általam definiált egyedfejlődési szakaszoknak kell alkotniuk a megfelelő méretkategóriákat. Az abszolút életkor becslése bizonytalanságokkal terhelt, így nem képezi a jelen vizsgálat tárgyát.

III./2.2 Méret becslések

Az abszolút méret meghatározásához szárnyfesztávolság- és tömegbecslést végeztem minden egyes példány esetén. A szárnyfesztávot CorelDRAW 12 szoftver segítségével becsültem. A humerustól a repülőújj utolsó ujjpercéig minden szárnycsont hosszát lemértem, majd ezeket megfelelő hosszúságú vonal-objektumokkal helyettesítettem. A *Rhamphorhynchus* "Darkwing" példánya alapján készített, kifeszített szárnyú, dorsalis nézetű csontvázának digitális rekonstrukciója (Prondvai & Hone, 2009) segítségével vitorlázó pozícióba (maximális szárnyextenzió) rendeztem a vonal-objektumokat. A test longitudinális tengelye és a humerus proximális vége közti távolságot artikulált *Rhamphorhynchus* példányokon mértem le, majd ezekből az értékekből extrapolálva kiszámoltam minden vizsgált egyed vállövének szélességét. Ezek után lemértem a gerincoszlop és a rekonstruált kiterjesztett szárny vége közti távolságot, melynek kétszerese megadta a becsült szárnyfesztávolságot (III./1. ábra). Ez a mérési technika a szárnyfesztáv minimális értékét adja meg, hiszen közvetlen 'csont-csont' kapcsolaton alapul, és nem veszi figyelembe az *in vivo* ízületekben megfigyelhető távolságot a kapcsolódó csontok közt. Mivel a szárnyelemek a BSPG 1960 I 470a-ban és IPB 179-ben nem őrződtek meg, ezen példányok fesztáv-becsléséhez kiegészítő módszerekre volt szükség. A femur-hossz és a becsült szárnyfesztáv összefüggésének kimutatása céljából 18, majdnem teljes *Rhamphorhynchus* példány (ld. III./2. táblázat) mérési adataira regressziós görbét illesztettem (III./2. ábra). Az így kapott regressziós egyenlet alapján már meg tudtam becsülni a hiányos csontvázú BSPG 1960 I 470a és IPB 179 példányok szárnyfesztávolságát is.



III./1. ábra. A szárnyfesztávolság becslésének módszerét szemléltető ábra. Rövidítések: **c**, carpus; **go**, gerincoszlop; **hu**, humerus; **ru**, radius + ulna; **I-IV.phru**, a repülőujj I-IV. ujjperce. (Rekonstrukció módosítva Prondvai & Hone, 2009 nyomán.)

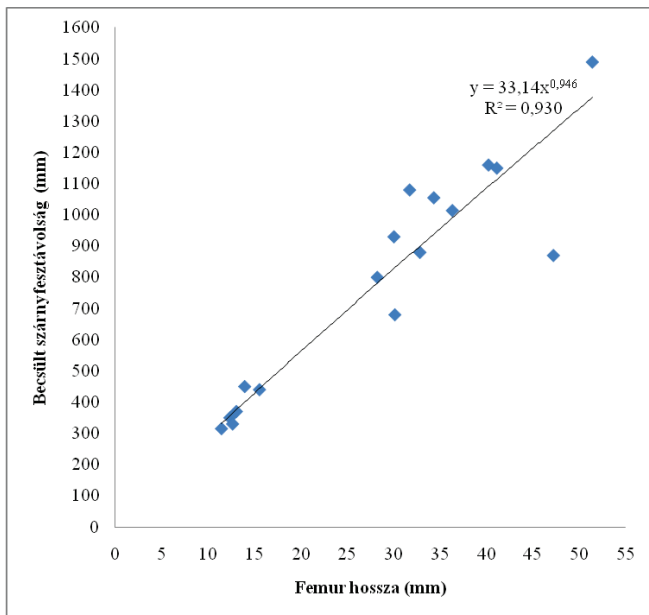
Példány	Femur hossza (mm)	Becsült szárnyfesztávolság (mm)
SMNS katalogizálatlan	11.4	315
BSPG 1889 XI 1	12.3	350
BSPG 1877 X I	12.6	330
TM 6924	13	370
BSPG 1938 I 503/1	13.9	450
BSPG 1959 I 400	15.5	440
SMNK katalogizálatlan	28.2	800
MTM V 2008.33.1.	30	930
HLMD-V 432	30.1	680
SMNS 80429	31.7	1080
BSPG 1927 I 36	32.8	880
BSPG 1971 I 200	34.3	1055
katalogizálatlan (privát gyűjtemény.)	36.3	1014
SMNS 51470	40.2	1160
SMNS 52338	41.1	1150
SMNS 56980	47.2	870
BSPG 1929 I 69	51.4	1490

III./2. táblázat. A femur-hossz és becült szárnyfesztáv kapcsolatának kimutatására felhasznált 18 *Rhamphorhynchus* példány. A félkövér betűvel jelzett példányok a jelen hisztológiai vizsgálatban is szerepeltek.

A vizsgált példányok testtömegét Witton (2008) bazális pteroszauruszokra megadott egyenlete alapján számítottam ki:

$$m_{bm} = 0.681b^{2.807}$$

ahol m_{bm} a testtömeg (kg) és b a szárnyfesztáv (m). Habár Witton (2008) kiemelte, hogy a *Rhamphorhynchus* genus a szárnyfesztávolságához képest atipikusan könnyű testű (ez az egyenletet a *Rhamphorhynchus* testtömegére kétszer akkora értéket ad, mint a csontváz Witton-féle háromdimenziós modellezése), a jelen tanulmányban a testtömeg abszolút értékére nem volt szükség. Ebben a vizsgálatban a példányok testtömegét a kifejlett egyedek tömegének százalékában fejeztem ki, melyhez ezután hozzárendelhetők a hisztológiai mintázatban esetlegesen megfigyelhető feltűnő változások. Ez utóbbi elengedhetetlen az életmenet stratégiák kiértékeléséhez. A vizsgált példányok csontvázának Witton (2008) által ismertetett modellezése és tömegbecslése nem volt szükségszerű, mivel az ezzel a bonyolult technikával kapható eredmények pontossága jóval meghaladja a jelen tanulmány célkitűzéseinek megvalósításához szükséges eredményekét.



III./2. ábra. A femur hossza és a becült szárnyfesztávolság viszonyát bemutató diagram és a kapcsolatot leíró regressziós görbe egyenlete 18 *Rhamphorhynchus* példány alapján.

III./3. Eredmények

III./3.1 Csontszöveti leírások

A leíró részben alkalmazott terminológia Francillon-Vieillot et al. (1990) nevezékτανát követi. A leírások példányonként történtek, a femur-hossz növekvő sorrendjében. A sokszor rossz makromorfológiai megőrződési állapot és a legtöbb mintázott csontot keresztülszelő mikrohasadások ellenére minden példány megfelelően kiértékelhető volt hisztológiai szempontból.

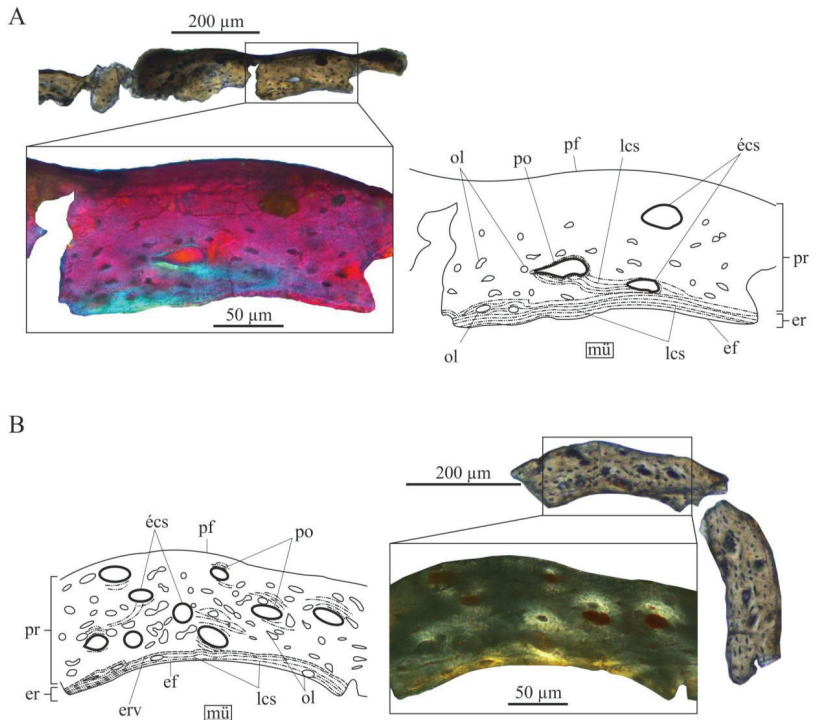
BSPG 1960 I 470a.

Tibia (III./3. ábra A). A tibia cortexének hisztológiája megfelel a példány mérete alapján elvárt mintázatnak, hiszen egyértelműen mutatja a fiókákra és korai juvenilisekre jellemző karaktereket. Az embrionális csontok tipikus szivacsos csontállománya azonban ebben az egyedben már teljesen reszorbalódott, mely megerősíti a példány postnatalis státuszát. A medulláris üreget lamelláris csontszövet vékony rétege veszi körül. Ugyan a tibia keresztmetszetének csak egy kis darabja látható a vékonycsiszolaton, úgy tűnik, hogy viszonylag kevés, longitudinálisan húzódó vaszkuláris csatorna található a cortexben. Ezek az ércsatornák azonban a cortex vastagságához képest nagy átmérővel jellemezhetők (Pp=4,1%). A mátrix tipikusan fibrózus, tehát a benne lévő kötőszövetes rostok rendezetlen szövedéket alkotnak. A primer oszteonok lamelláris komponense fejletlen, tehát a cortex még nem a tipikus fibro-lamelláris mintázatot mutatja. Az osteocytá lacunák nagyméretűek, teltek, és sűrű, radiálisan orientált canaliculi rendkívül jól fejlett rendszerével rendelkeznek, mely az osteocyták közt zajló extenzív tápanyagcserére utal. Sem LAG-ok (*lines of arrested growth*, a növekedés megszakításának vonalai), sem más növekedési vonalak nem figyelhetők meg.

BSPG 1877 X 1.

Femur (III./3. ábra B). A BSPG 1960 I 470a-hoz hasonlóan e példány femurjának mikrostruktúrája is a példány korai juvenilis státuszát igazolja. A cortex belső felületén lamelláris endosteális csontszövet rakódott le. A cortex nagy részét jól vaszkularizált fibro-lamelláris csont alkotja (Pp=6%). A longitudinális, nagy lumenű ércsatornák körül, melyek perioszteális eredetű fibrózus mátrixba ágyazódnak, centripetális lerakódású primer oszteonok figyelhetők meg. A canaliculi sűrű hálózatát mutató osteocytá lacunák a compacta egészében nagyméretűek, a mátrix lamelláris komponensében megnyúltabbak, a fibrózus komponensben kerekdedebbek. A femur külső felszínétől ferdén lefutó Sharpey-féle rostok is

megfigyelhetők, melyek a cortex teljes vastagságát átszelik. Sem LAG-ok, sem más típusú növekedési vonalak nem definiálhatók. Megállapítható, hogy a BSPG 1877 X 1 femurjának összesített mikroszerkezete erősen emlékeztet a BSPG 1960 I 470a tibiájában megfigyelhetőhöz. BSPG 1877 X 1 azonban egyértelműen egy érettebb ontogenetikai stádiumot reprezentál, melyet a jól fejlett primer oszteonok jelenléte és a csontsejt-lacunák rost-orientációnak (lamelláris vs. fibrózus) megfelelő morfológiai differenciációja is alátámaszt.



III.3. ábra. Bennett (1995) legkisebb mérettartománya alá eső BSPG 1960 I 470a példány tibiájának (A) és a legkisebb méretosztályba tartozó BSPG 1877 X 1 femurjának (B) szövettani keresztmetszete, illetve a hozzájuk tartozó vonalas magyarázórajzok. A cortex perioszteális réteget (pr) alkotó fibro-lamelláris csontszövet jelenléte mindkét példányban gyors növekedésre utal. Rövidítések: ef, endoszteális felszín; er, endoszteális réteg; erv, endoszteális reszorpciós vonal; écs, ércsatorna; lcs, lamelláris csontszövet; mü, medulláris üreg; ol, osteocyt lacuna; pf, perioszteális felszín; po, primer oszteon; pr, perioszteális réteg

IPB 179.

Femur (III./4. ábra A). A kisebb példányok és az IPB 179 közt fennálló meglehetősen nagy testméretbeli különbséget a femur hisztológiája is tükrözi, mely a BSPG 1877 X 1 femurjában megfigyelt mintázattól jelentősen eltér, és amely az IPB 179 késői juvenilis vagy szubadult állapotát jelzi. A medulláris üreget konzisztensen körülvevő, vékony endoszteális rétegtől eltekintve a cortex fennmaradó részét nem fibro-lamelláris, hanem parallel-rostos csontszövet építi fel, amely arra utal, hogy a fibro-lamelláris csont csak a sokkal korábbi egyedfejlődési stádiumokra jellemző. A lerakódott csontszövet és a vaszkularitás foka azonban nem egyöntetű a perioszteális compacta teljes terjedelmében.

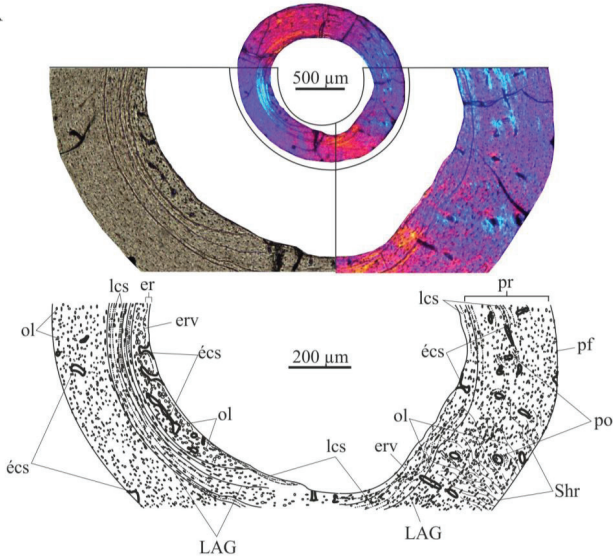
Az endoszteális rétegtől perifériálisan egy körkörös orientálódó, lamelláris csontszövetből álló gyűrű figyelhető meg, melyben három vagy több LAG, szórványos longitudinális ércsatornák és számos nagyméretű, ellaposodott csontsejt-lacuna található. Ez a gyűrű teljes terjedelmének jelentős hányadában az endoszteális lamellák mentén fut, egyharmad hosszában azonban divergál, vastagabb gyűrűvé szélesedik, mellyel körülhatárol egy a medulláris üreg mellett fekvő, jól elkülönülő áréát, majd újra elvékonyodik és konvergál az endoszteális réteggel. Ez a lamelláris gyűrű és endoszteális csont által közrezárt terület egy korábbi egyedfejlődési szakaszban lerakódott perioszteális csontszövet-szigetet képvisel. Ugyan e korábbi perioszteális szövet alapállománya is parallel-rostos típusú, a cortex többi részéhez viszonyítva sokkal kiterjedtebb, irreguláris mintázatot alkotó ércsatorna-hálózat ($Pp_i=10,8\%$; $Pp_r=13\%$) és nagyobb, teltebb osteocyt lacunák jellemzik. Néhány ércsatorna az endoszteális lamellákat is keresztezi, és a medulláris üreg felszínére nyílik. A cortex ezen részének mikrostruktúrája alapján egy csontfejlődési eseménysor rajzolódik ki. Egyrészt a medulláris üreg általános expanziója a korábban lerakódott, erősen vaszkularizált, parallel-rostos csontszövet legnagyobb részét megsemmisítette. Másrészt az expanzió jelentős laterális komponense tehető felelőssé a vastag lamelláris gyűrű nagy hányadának aszimmetrikus reszorpciójáért. Ezen kívül a megfigyelhető mintázat arra is utal, hogy az egyedfejlődés korai szakaszaiban a gyorsabb és lassabb csontnövekedési fázisok váltakoztak.

A lamelláris gyűrűtől distálisan a parallel-rostos perioszteális compacta külső fele mérsékeltén vaszkularizált ($Pp_i=3,2\%$; $Pp_r=87\%$) és számos, nagy térfogatú osteocyt lacunával jellemezhető, melyek a medulláris üreghez viszonyítva koncentrikus körökbe rendeződnek. Lokálisan azonban, ahol Sharpey-féle rostok hálózák be a cortexet, nagyobb, kerekded és szabálytalanul elrendeződő csontsejt-lacunák is előfordulnak. A vaszkularitás mértéke alapján két jól elhatárolható terület különböztethető meg a külső cortexben. A vastag lamelláris gyűrűvel határolt korábbi perioszteális csontszövetből perifériálisan csak néhány,

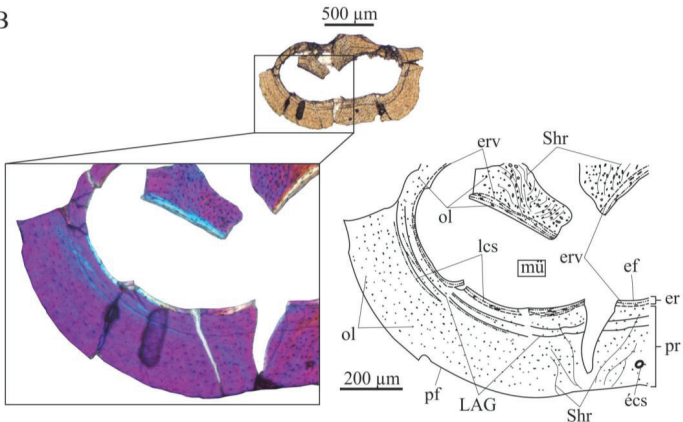
longitudinálisan futó ércsatorna található. Ezzel szemben a külső perioszteális cortex fennmaradó többsége főleg longitudinálisan futó, de gyakran anasztomizáló ércsatornákkal sűrűbben perforált. Az intermedier lumenű ércsatornák körül primer oszteonok szerveződtek. Számos tág ércsatorna a cortex külső felszínére nyílik, mely a csont további diametrikus növekedésének lehetőségét igazolja.

Tibia (III./4. ábra B). Az IPB 179 ontogenetikailag érettebb mivoltát a kisebb példányokkal szemben a tibia hisztológiai tulajdonságai is alátámasztják. Jól elkülönülő, de vékony endoszteális lamelláris réteg határolja a medulláris üreget, melyben trabeculák jelenléte a metszet alapján nem igazolható. Az endoszteális cortexben a csontsejt-lacunák nagyok, hosszúkás alakúak. Az endoszteális csonttréteg körül elhelyezkedő cortex teljes terjedelmében fibrózus alapállományú és majdnem avaszkuláris csontszövetből áll (Pp=0,24%), mely lokálisan Sharpey-féle rostokkal átszőtt. Ezekben a régiókban az osteocytá lacunák nagy volumenűek, teltek, míg a cortex legnagyobb részében apró pontokként jelentkeznek és ritkásan, szórtan helyezkednek el. A fibrózus mátrixba ágyazódott kevés, longitudinális irányultságú és szűk ércsatorna fejletlen primer oszteonná szerveződött, melyek így egy kiváltképp gyengén vaszkularizált, de *sensu lato* fibro-lamelláris cortexet alkotnak. Kettő vagy több mély-corticális LAG azonosítható. Ezek perifériális oldalán ugyan megfigyelhető némi lamelláris csontlerakódás, ez azonban nem annyira kifejezett, hogy ezt a mintázatot annuluszként lehessen említeni. EFS (*external fundamental system*, kifejlett egyedek cortexének általában lamelláris, avaszkuláris legkülső rétege) nincs jelen.

A



B



III./4. ábra. Az IPB 179 femurjának (A) és tibiájának (B) szövettani keresztmetszete, illetve a hozzájuk tartozó vonalas magyarázórajzok. A, A femur cortexének túlnyomó része parallel-rostos alapállományú, de a medulláris üreg felé eső, tehát korábban lerakódott perioszteális csontszövet egy része a cortex nagyobb hányadához képest gazdagon vaszkularizált. A csontfelszínre nyíló tág ércsatornák a további diametrikus növekedés lehetőségét igazolják. B, A tibia perioszteális cortexé fibrózus alapállományú, de majdnem avaszkuláris. Mindkét elem hisztológiája a növekedés lassabb fázisát mutatja. Rövidítések: LAG, 'lines of arrested growth'; Shr, Sharpey-féle rostok. További rövidítéseket ld. III./3. ábrán.

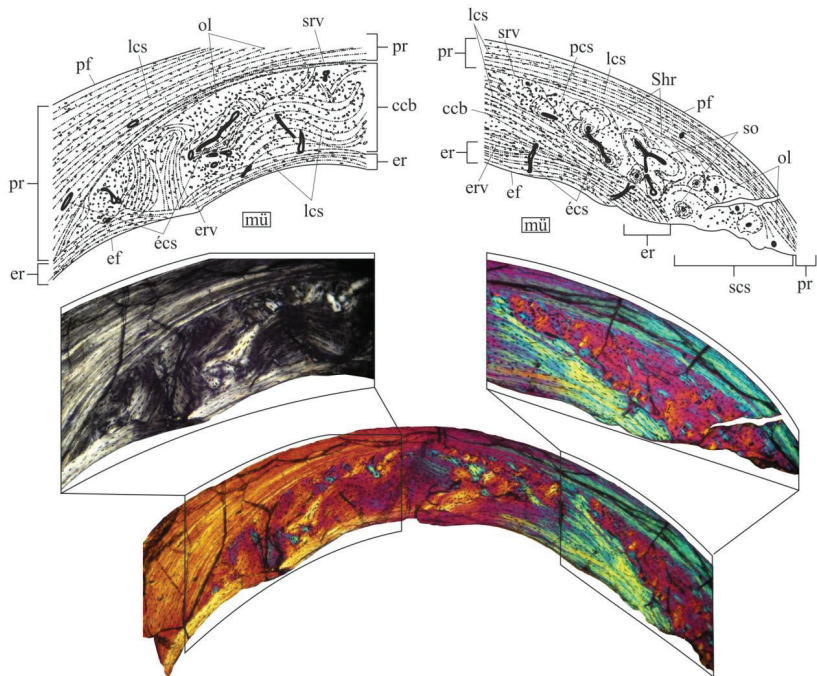
MTM V 2008.33.1.

Ulna (III./5. ábra). Ennek az antebrachialis szárnycsontnak a mikrostruktúrája kiterjedt csontátalakulási folyamatok lezajlását, illetve olyan egyedi tulajdosságokat mutat, melyek valószínűleg a szárnycsapási ciklusok során fellépő erős mechanikai igénybevételre, hajlító és torziós terhelésre utalnak (Padian & Rayner, 1993; Ricqlès et al. 2000; Palmer, 2010). Az ulna hisztológiája egyúttal a csontnövekedés jelentős lassulását is tükrözi, így a példány adult ontogenetikai státuszát igazolja.

Vastag, szekunder endoszteális lamellák alkotják a cortex legbelső rétegét. Trabeculák nyomai nem figyelhetők meg a medulláris üregben. A perimedulláris endoszteális csontszövet körül a cortex két, jól elkülöníthető rétegből épül fel. A cortex középső rétege nagyrészt szekunder eredetű, longitudinális vagy szabálytalanul anasztomizáló ércsatorna-mintázatú csontszövetből áll ($Pp_i=3,6\%$; $Pp_r=91,7\%$). Az ércsatornák intermedier átmérőjűek, melyek közül néhány a csiszolat szintjében többfelé ágazik, míg mások keresztezik az endoszteális lamellákat vagy a medulláris üreg felszínére nyílnak. Az ulna teljes keresztmetszetének csak kb. harmadát reprezentáló minta legnagyobb részén a cortex középső rétegének szekunder oszteonjai egymásba fonódó, erősen anizotróp lamella-kötegekbe vannak beágyazva, melyek az ércsatornák orientációjától független lefutásúak, így nem az oszteonok kialakításában vesznek részt. Ez az örvénylő elrendeződésű lamella-rendszer megfelel a CCCB-ben (*compacted coarse cancellous bone*, azaz összetömörödött durva szivacsos csont) megfigyelhető mintázatnak. CCCB akkor alakul ki, amikor a szivacsos csont intertrabeculáris üregrendszereit endoszteális eredetű lamelláris szövet kezdi kitölteni, így az egykor szivacsos csontállomány az idő előrehaladtával a cortex részévé válik (Francillon-Vieillot, 1990; Chinsamy, 2005). A CCCB jelenléte tehát arra utal, hogy a mintázott diaphysis-darab egy korábbi egyedfejlődési szakaszban a csont metaphysealis régiójában helyezkedett el (Chinsamy, 2005). A CCCB jelenlétét más pterozauruszokban már igazolták (Ricqlès et al. 2000), de a RAM V97017/258 *Rhamphorhynchus* példány ulnájában nem mutatták ki (Padian et al. 2004). A CCCB-uralta régió kívül a cortex középső rétegét laza Havers-féle csontszövet építi fel, de kisebb foltokban még primer csontszövet is megfigyelhető. A primer csontszövet alapállománya különleges, szöttes-szerű térbeli elrendeződést mutató rostokból áll, melyek kioltási mintázata apró szekunder oszteonokéra emlékeztet. Sok szekunder oszteon körül a lamelláris szerveződés nagyon fejletlen. A reszorpciós vonalak mentén csak egy nagyon vékony koncentrikus lamelláris réteg helyezkedik el, míg a reszorpciós vonal és a központi ércsatorna közti csontállomány rostjai nagyrészt fibrózus vagy longitudinális lefutásúak, tehát ez a terület keresztezett nicolok alatt majdnem teljesen izotrópként jelenik

meg. A szekunder oszteonoknak ezt a típusát más pteroszauruszok Havers-féle csontszövetében is kimutatták már (Ricqlès et al. 2000). Szekunder oszteonok veszik körül nem csak a longitudinálisan, de a ferdén, körkörösen vagy radiálisan futó ércsatornákat is. A szekunder oszteonok viszonylagos abundanciája és diverz irányultsága a cortex középső rétegében különbözik a más pteroszauruszok szárnycsontjaiban található mintázattól, melyre a szekunder oszteonok alacsony száma vagy lokális csoportosulása és longitudinális orientációja jellemző (Ricqlès et al. 2000). Ebben a corticalis rétegben az osteocytá lacunák egyöntetűen nagyok, orientációjuk pedig a rostok lefutását követi, ennek megfelelően néhol kerekdedek, máshol megnyúlt morfológiát mutatnak. Lokálisan Sharpey-féle rostok hálózata figyelhető meg.

A következő, perioszteális eredetű külső réteget gyér vaszkularitású ($P_p=0,5\%$; $P_p=8,3\%$), körkörös irányultságú lamellák vagy más néven OCL (*outer circumferential layer*) alkotja, melyben három vagy több LAG ismerhető fel. Néhol az OCL lamellái divergálnak, és jól elkülönülő, fibrózus, illetve parallel-rostos zónák és lamelláris annuluszok alakulnak ki, bár a zónák meglehetősen vékonyak. Mindazonáltal különleges szerkezete miatt a jelen tanulmányban az OCL-t megkülönböztetjük az EFS-től, mellyel a kapcsolódó irodalom általában azonosítja az OCL-t. A csiszolat bal oldalán az OCL egyre vastagabbá válik, míg végül a szekunder csontszövetet is kiszorítva a cortex legnagyobb részét elfoglalja, és konvergál a belső, endoszteális réteggel. A konvergáló perioszteális és endoszteális lamellák közti határvonalat egy feltűnő reszorpciós vonal rajzolja ki. Ebben a régióban a perioszteális lamellák elszórt, longitudinális, illetve anasztomizáló ércsatornákkal preforáltak, és nagy, lapított csontsejt-lacunákkal jellemezhetők. Ezzel szemben az OCL többi része majdnem avaszkuláris, és sokkal kisebb osteocytá-lacunákkal rendelkezik. Az OCL feltűnően aszimmetrikus szerkezete az ulna mintavételi régiójában lezajló erős laterális corticális sodródásra utal. Ezenkívül ez a mikrostruktúra a compacta perifériális rétegének lassú növekedését, azaz ennek a példánynak az adult ontogenetikai státuszát is bizonyítja.



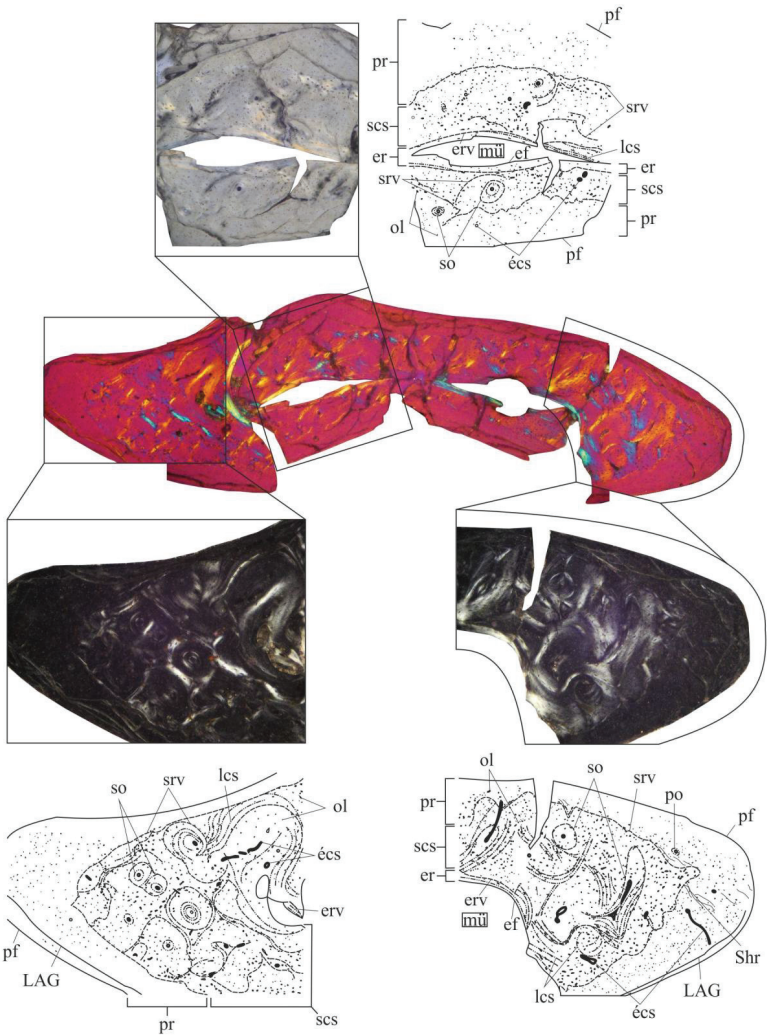
III./5. ábra. Az MTM V 2008.33.1. ulnájának szövettani keresztmetszete, illetve a hozzá tartozó vonalas magyarázórajzok. A cortexet meghatározó struktúra a CCCB (ccb) és a periosteális lamelláris réteg (pr), mely utóbbi a diametrikus csontnövekedés ütemének erőteljes lelassulására utal. Rövidítések: ccb, CCCB 'compact coarse cancellous bone'; scs, szekunder csontszövet (laza Havers-féle csontszövet); so, szekunder oszteon; srv, szekunder reszorpciós vonal. További rövidítéseket ld. III./3. és 4. ábrán.

Repülőujj III. ujjperce (III./6. ábra). A distális szárny harmadik elemében a cortex, csakúgy mint az ulnában, három rétegre tagolható. A legbelső rétegét mérsékeltlen vastag, lapos csontsejt-lacunákkal jellemezhető szekunder endoszteális lamellák alkotják. A medulláris üregben nem figyelhetők meg trabeculák.

A következő, középső réteg itt is laza Havers-féle szekunder csontszövetből áll, mely longitudinálisan futó, néhol anasztomizáló tág lumenű ércsatornákkal perforált ($Pp_1=2,2\%$; $Pp_2=93,1\%$). Az ércsatorna-sűrűség lokálisan eltérő; az ujjperc anterior és posterior éle jobban, míg más területek kevésbé vaszkularizáltak. Az osteocytá-lacunák nagyok, de inkább

megnyúltak a mátrix lamelláris, és kerekdedek a fibrózus komponensében. Az ulna laza Havers-féle mintázatához hasonlóan az ujjperc középső corticális rétegének alapállománya is túlnyomórészt fibrózus lefutású rostokkal, szekunder oszteonjai pedig fejletlen lamelláris szerkezettel karakterizálhatók, melyek mind a longitudinálisan, mind a transzverzálisan futó ércsatornák körül megtalálhatók.

A primer perioszteális külső cortex, melynek vastagsága többé-kevésbé megegyezik a középső rétegével, teljes egészében fibrózus mátrixból áll, melyre azonban alacsony fokú vaszkularitás ($Pp_f=0,3\%$; $Pp_i=6,9\%$) és általában kisebb volumenű csontsejt-lacunák jellemzők. A kevés, longitudinális ércsatorna primer oszteonokká szerveződött, így a perioszteális cortex a fibro-lamelláris csonszövet legegyszerűbb típusát reprezentálja. A cortex primer külső és szekunder belső rétegét egy szabálytalan lefutású, jól elkülönülő reszorpciós vonal választja el egymástól. A külső réteg perifériális régiójában csak egy halvány LAG, de EFS nem figyelhető meg. Mindazonáltal a perioszteális cortex alacsony vaszkularitása arra utal, hogy a példány ontogenetikailag érett stádiumot képviselt.

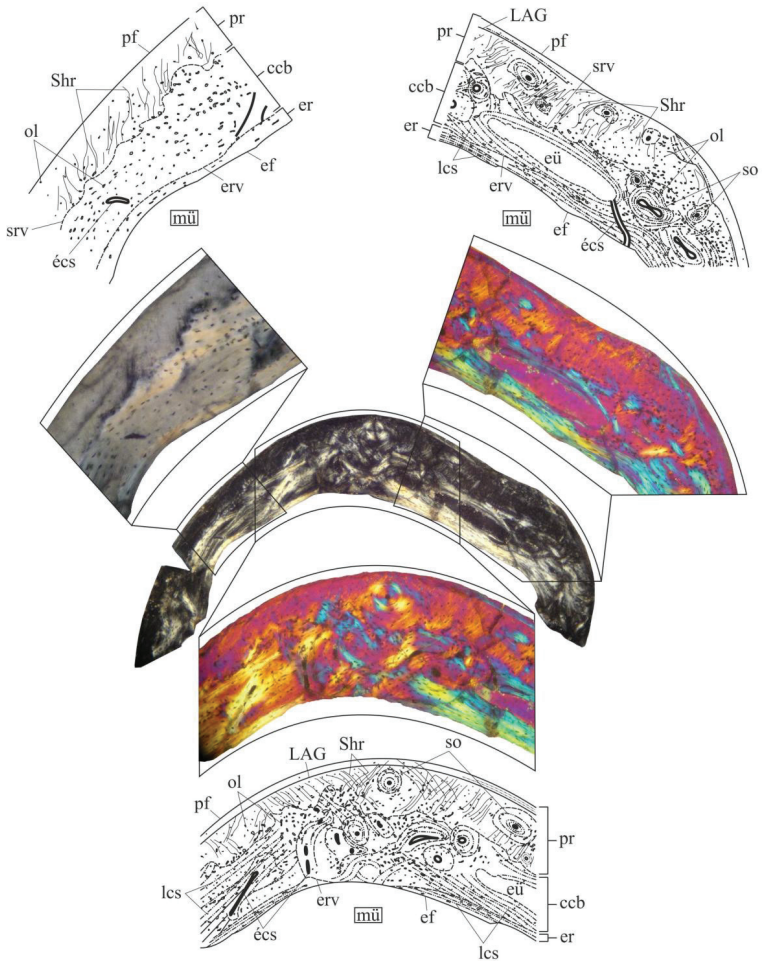


III./6. ábra. Az MTM V 2008.33.1. repülőujjának III. ujjpercének szövettani keresztmetszete, illetve a hozzá tartozó vonalas magyarázórajzok. A cortex két legmeghatározóbb rétege a középső, laza Havers-féle szekunder csontszövetből (*scs*), illetve a külső perioszteális fibrózus, de szegényesen vaszkularizált csontszövetből (*pr*) álló réteg. A külső réteg alacsony eretztségi foka a növekedés lassulására, illetve teljes leállítására utal. Rövidítéseket ld. III./3-5. ábrán.

Femur (III./7. ábra). E hátsó végtagelem csontszöve a cortex nagy hányadában lezajlott erős másodlagos átépülési folyamatokról tanúskodik, és néhány szempontból az ulna, más szempontokból a repülőujj III. ujjpercének mikrostruktúrájára hasonlít. A vastag perimedulláris endoszteális réteg osteocyta lacunái nagy méretűek, lapítottak.

Az ulnában megfigyelhető szerkezethez hasonlóan a következő réteget CCCB alkotja, melynek szekunder oszteonjai különböző fejlettségi szintűek. A legtöbb másodlagos oszteon jól fejlett, tehát keresztezett nicolok alatt a karakterisztikus kioltási mintázatot mutatja. Néhány azonban az ulnában és az ujjpercben is tapasztalt fejlettséggel jellemezhető, tehát a reszorpciós vonal és a centrális helyzetű ércsatorna közti alapállomány jórészt fibrózus. A CCCB rétegének ércsatornái intermedier lumenűek, és longitudinális-reticuláris mintázatba szerveződnek ($Pp_i=2,6\%$; $Pp_i=88,9\%$). A számos, nagy volumenű csontsejt-lacuna rostiránytól függően megnyúlt vagy telt. Az endoszteális koncentrikus lamellák mentén hatalmas eróziós üreg található, melyet szintén lamelláris gyűrű vesz körül. Ez a struktúra valószínűleg a medulláris expansió eróziós folyamatai során alakult ki.

A cortex legkülső, primer rétege néhol fibrózus, de javarészt parallel-rostos perioszteális csontból épül fel, melyet teljes terjedelmében Sharpey-féle rostok hálóznak be. A primer és szekunder csontszövetek ujjpercben leírt struktúrális szeparációjához hasonlóan a CCCB és a perioszteális réteg határát a femurban is egy cikk-cakkos lefutású reszorpciós vonal jelöli ki. Az osteocyta-lacunák e vonal mentén mindkét oldalon nagyok és kerekdedek, míg a perioszteális cortex perifériálisabb régiójában kicsik és elszórtan helyezkednek el. Néhány longitudinális irányultságú szekunder oszteon elszórtan jelen van a perioszteális rétegben is. A minta legfeltűnőbb szekunder oszteonjától perifériálisan az alapállomány rostjai mindkét irányba $\sim 45^\circ$ -os szögben futnak a cortex külső felszínéhez képest, tehát az ellenirányú rostok közel merőlegesen keresztezik egymást, mely az ulnában is megfigyelt, szöttek-szerű mintázat megjelenését eredményezi. A longitudinális ércsatornákat körülvevő szekunder oszteonoktól eltekintve ($Pp_i=0,4\%$; $Pp_i=11,1\%$) a perioszteális cortex avaszkulárisnak tekinthető. A legkülső régióban egyetlen LAG fut, azonban a LAG mentén lerakódott szövet típusában a perioszteális cortex többi részéhez viszonyítva nincs változás, tehát EFS sem figyelhető meg. A legkülső réteg mikrostruktúrája azt is jelzi, hogy az állat elérte adult testméretét.



III./7. ábra. Az MTM V 2008.33.1.femurjának szövettani keresztmetszete, illetve a hozzá tartozó vonalas magyarázórajzok. A két jól elkülönülő cortex-réteget a középső CCCB és a külső parallel-rostos perioszteális réteg alkotja. Rövidítések: **eü**, reszorpciós üreg, illetve ld. III./3-5. ábrán.

Tibia és fibula. A csiszolat szintjében a lábszár két eleme összeforrt, és mindkettő ugyanazokkal a hisztológiai tulajdonságokkal jellemezhető, mint az IPB 179 tibiája. Habár a tibia átmérője a fibula 2-2,5-szöröse, a jól elkülönülő, nagyméretű, megnyúlt csontsejt-lacunákkal karakterizálható endoszteális lamelláris réteg ugyanolyan vastag, néhol vastagabb a fibulában, mint a tibiában. A medulláris üregben trabeculák nem azonosíthatók. Az endoszteális rétegre következő perioszteális cortex egésze majdnem avaszkuláris, fibrózus csontszövet, melybe lokálisan Sharpey-féle rostok hatolnak. Az osteocyta-lacunák kicsik, majdnem ponszerűek és elszórtak. A perioszteális cortexben csak egy-két, primer oszteonokba szerveződő, longitudinális lefutású, szűk lumenű ércsatorna található. Ugyanakkor nagy átmérőjű szekunder oszteonok sorakoznak a tibia-fibula fúziós zónánál, melyek valószínűleg a két elem közös, fő tápanyagellátó csatornáit képviselték (Pp=0,3%). A szekunder oszteonok koncentrikus lamellái összefonódnak a tibia és fibula medulláris üregeit körülvevő endoszteális lamella-rendszerrel. Mindkét elemben négy LAG figyelhető meg, melyek közül a cortex középső régiójában található három olyan közel fut egymáshoz, hogy kettő közülük néhány szakaszon egybeolvad. A legkülső LAG a compacta külső felszínéhez közel fut. A LAG-ok mentén nem figyelhető meg jól elkülönülő lamelláris lerakódás, így sem zónák-annuluszok, sem EFS nem definiálhatók.

Prepubis. A pelvis járulékos elemének mikrostruktúrája a tibia-fibuláéra emlékeztet. A medulláris üreg kétosztatú, melyben a két üreg közti válaszfalat a járatokat körülvevő vastag endoszteális lamellák képezik. A szekunder endoszteális réteg csontsejt-lacunái nagyméretűek és megnyúltak. A medulláris üregben trabeculák nem láthatók.

A perioszteális cortex fibrózus mátrixába ágyazott kevés longitudinális ércsatorna primer oszteonokká szerveződik, így a primer cortex a fibro-lamelláris csont legegyszerűbb formáját reprezentálja. A medulláris járatoktól laterálisan két nagy szekunder oszteon behatol a perioszteális cortexbe, de ezek az idő előrehaladtával valószínűleg beleolvadtak volna a medulláris járatokba. A primer és szekunder oszteonok együttese viszonylag magas porózitás-értéket eredményez az egész cortexre nézve (Pp=2,7%). A Sharpey-féle rostok egy nagyon erőteljes kötege a csontfelszínre merőlegesen áthatol a teljes perioszteális cortexen, magába zárja a medulláris üreg melletti szekunder oszteont, és eléri az endoszteális réteget. Ezen a területen az osteocyta-lacunák jelentősen nagyobbak és teltebbek, mint a primer cortexben általában, ahol kicsik, ponszerűek és ritkán állnak. Két LAG azonosítható, melyek a cortex középső, illetve külső régiójában futnak. A csiszolat egy jól behatárolható, csekély részében a

LAG-tól perifériálisan lamelláris lerakódás figyelhető meg, de ez nem olyan mértékű, hogy annuluszként vagy EFS-ként lehessen azonosítani.

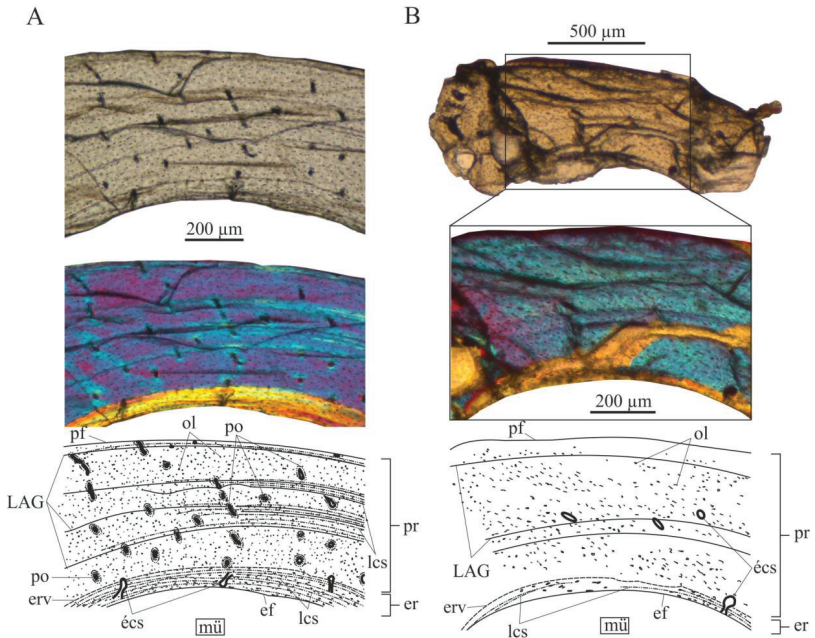
BSPG 1929 I 69.

Femur (III./8. ábra A). A femur csontszövetének részletei egyértelműen arra utalnak, hogy ez a példány volt egyedfejlődési szempontból a legérettebb az itt vizsgált egyedek közül. Az IPB 179-ben leírtakhoz hasonlóan ez a femur is több növekedési cikluson ment keresztül, melyben az intermedier lerakódási ráta drasztikusan csökkenő vagy épp leálló appozicionális növekedési szakaszokkal váltakozott. Erősen anizotróp, vastag endoszteális lamelláris csont alkotja a cortex legbelső rétegét. Néhány radialis és ferdén futó ércsatorna keresztjei ezeket a lamellákat és a medulláris üreg felszínére nyílik. Trabeculák nem figyelhetők meg. A kisméretű osteocytá-lacunák megnyúltabbak vagy lapítottabbak, mint a cortex többi részében, ahol inkább pontszerűként írhatók le.

A cortex nagy része primer, parallel-rostos csontszövetből áll, melyet számos, főleg longitudinális irányultságú, homogén eloszlású, intermedier lumenű ércsatorna perforált ($P_p=2,4\%$). Néhány ferdén futó, rövid anasztomózis is megfigyelhető. Tehát az ércsatornákat körülvevő primer oszteonok főleg longitudinális térbeli elrendeződést mutatnak a cortex nagy részében. Fibro-lamelláris csontszövet foltokban sem figyelhető meg ebben a mintában. Három-négy annulusz azonosítható, melyek összesen öt-hat LAG-ot foglalnak magukba. A legbelső annulusz a cortex első negyedében helyezkedik el és egy LAG-ot tartalmaz. A következő annulusz nagyjából a corticális középvonal mentén található két, közel fekvő LAG-gal. A következő annuluszban is két, közel fekvő LAG található, melyek azonban a minta más régióiban konvergálni, sőt összeolvadni látszanak. E három annulusz közti távolság sem egyöntetű a cortex egészében; néhol konvergálnak, máshol divergálnak. A legkülső annulusz, mely a cortex külső felszínéhez nagyon közel fut, egy LAG-ot hordoz. Az annuluszok területén sem az erezettség mértékében, sem mintázatában nem tapasztalható változás. Lokálisan Sharpey-féle rostok hatolnak a perioszteális cortexbe. Sem szekunder oszteonokkal jellemezhető Havers-féle átépülési folyamatok, sem EFS nem mutathatók ki.

Tibia (III./8. ábra B). Ezt a mintát egy erőteljes törésvonal szeli át, de a fibulának egy kis töredéke még így is felismerhető a csiszolat egyik sakrában. Jól elkülönülő, de vékony réteg endoszteális lamelláris csont határolja a medulláris üreget. A teljes primer perioszteális cortex javarészt parallel-rostos csontszövetből épül fel, melyben lamelláris komponens csak a primer oszteonok körül, és halványan egy-két LAG mentén található. A cortex erezettségi

foka alacsony ($P_p=1,9\%$). A kicsi vagy nagy átmérővel jellemezhető ércsatornák longitudinális lefutásúak. A szűk ércsatornákat körülvevő primer oszteonok fejletlenebbek, mint a nagyobb átmérőjű erek köré rendeződő oszteonok. A mintázott csontdarab szegletében látható egyetlen szekunder oszteon jelenléte arra utal, hogy ez a terület a tibia-fibula fúziós zónájához tartozott. A kis volumenű csontsejt-lacunák kerek vagy kissé lapítottak az egész perioszteális cortexben, és a mátrix rotorientációjának megfelelő irányultságúak. A parallel-rostos csontszövet dominanciája miatt annuluszok nem figyelhetők meg. Négy-hat LAG négy, egymástól viszonylag távol fekvő csoportba rendeződik. Az egész mintát behálózó repedések miatt azonban a LAG-ok pontos száma nem határozható meg. Sem Havers-féle átépülés nyoma, sem EFS nem figyelhető meg.



III./8. ábra. A BSPG 1929 I 69 femurjának (A) és tibiájának (B) szövettani keresztmetszete, illetve a hozzájuk tartozó vonalas magyarázórajzok. A, A femurban jól fejlett endoszteális réteg (er) és a parallel-rostos perioszteális réteg a legmeghatározóbb. A LAG-ok mentén megfigyelhető lamelláris lerakódás annuluszok elkülönítését teszi lehetővé. B, A tibia parallel-rostos perioszteális cortexe alacsony vaszkularizáltsággal és jól látható mély-corticális LAG-okkal jellemezhető. Rövidítéseket ld. III./3-5. ábrán.

III./3.2 Szárnyfeszítávság és testtömeg becslések

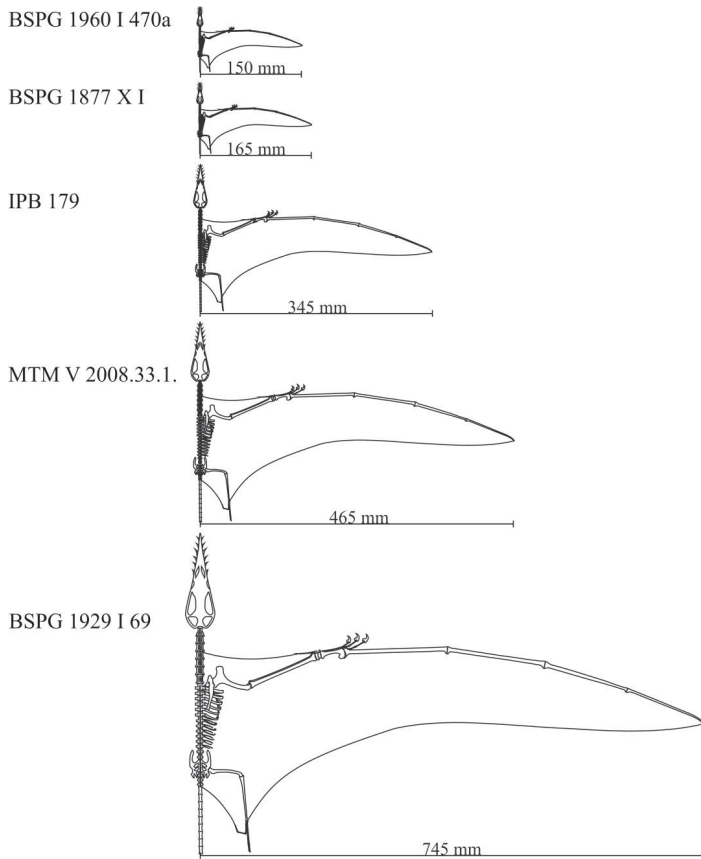
Mivel BSPG 1877 X I, BSPG 1929 I 69, és MTM V 2008.33.1. legtöbb szárnyeleme megőrződött, szárnyfeszítávjuk a szárnycsontok hosszából közvetlenül becsülhető volt, mely becslés 330 mm-t, 1490 mm-t, és 930 mm-t eredményezett. Mivel a femur hossza és a szárnyfeszítávság közt erős korreláció adódott ($r^2 = 0,9307$), a megőrződött szárnycsontokat nélkülöző BSPG 1960 I 470a és IPB 179 szárnyfeszítávságát a következő egyenletből extrapoláltam:

$$y = 33.141x^{0.946}$$

ahol y a feszítáv (mm) és x a femur hossza (mm). Ez az egyenlet 300 mm-t és 600 mm-t adott a BSPG 1960 I 470a és IPB 179 szárnyfeszítávságaként. A szárnyfeszítávságok közti különbségeket a III./9. ábra szemlélteti. A Witton (2008) által megadott egyenlettel becsült testtömegeket a szárnyfeszítávságokkal párhuzamosítva a III./3-as táblázat foglalja össze.

Példány	Becsült szárnyfeszítávság (mm)	Becsült testtömeg (g)
BSPG 1960 I 470a	300*	23
BSPG 1877 X I	330	30
IPB 179	690*	241
MTM V 2008.33.1.	930	555
BSPG 1929 I 69	1490	2085

III./3. táblázat. Az öt vizsgált példány becsült szárnyfeszítávsága és testtömege. A csillagozott feszítáv-értékeket a femur-hossz és szárnyfeszítáv közti kapcsolatot leíró regressziós egyenlet alapján számoltam ki.



III./9. ábra. A példányok becsült szárnyfeszítávolságai felének arányos megjelenítése.

III./4. Diskusszió

Azok a hisztológiai vizsgálatok, melyek az egyedfejlődési folyamatok rekonstrukciója céljából több példányt mintáznak meg és hasonlítanak össze, ideális esetben ugyanazokból az elemekből és ugyanabból a régióból vesznek mintát. Sajnos a jelen tanulmányban ez a feltétel csak részben teljesülhetett, ezért közvetlen összehasonlításra csak korlátozott számban nyílt lehetőségem. A *Rhamphorhynchus* ontogenetikai sorozatában megfigyelt általános hisztológiai mintázatok alapján azonban növekedési stratégiájuk általános és sajátosság aspektusaira így is megfelelő pontossággal következtethetünk.

III./4.1 A csontszövetek méretkategóriákon belüli összehasonlítása

Mivel a korábban vizsgált CM 11433 és RAM V97017/258 (Padian et al. 2004) testmérete megfeleltethető a BSPG 1877 X 1 és MTM V 2008.33.1. méretének, lehetőség nyílt az ugyanabba a méretcsoportba tartozó egyedek hisztológiai hasonlóságainak és különbségeinek kimutatása is.

Mivel a Bennett (1995) első méretcsoportjába tartozó BSPG 1877 X 1 és CM 11433 mintázott csontjai közt nem volt közös elem, e két egyed csontjainak csak az általános csontszöveti mintázatai hasonlíthatók össze. Az első és legfontosabb jelleg, hogy mindkét egyedben jól vaszkularizált fibro-lamelláris csontszövet figyelhető meg. Ugyan a CM 11433 nem minden csontját írták le kellő részletességgel (Padian et al. 2004), a legtöbb vizsgált csöves csont cortexének döntő részét sűrűn erezett fibrózus csontszövet alkotta, melybe primer oszteonok ágyazódtak. Ez a mintázat azonos a BSPG 1877 X 1 femurjának perioszteális cortexében leírtakkal. Említésre méltó különlegesség, hogy mindkét példány cortexének belső felületét endoszteális lamellák borítják, melyről Chinsamy et al. (2008) úgy vélték, hogy képződésének kezdete a medulláris expanzió befejeződésének idejére tehető. Eszerint azonban az endoszteális csontszövet képződését az ezek által az egyedek által reprezentált egyedfejlődési stádiumnál sokkal érettebb korban váránk a vékony falú csontokkal jellemezhető pterosauruszok esetén. Ez a szövettípus még a legkisebb vizsgált példányban, a BSPG 1960 I 470a-ban is jelen volt, melynek testmérete a definiált legkisebb méretkategória alá esik. Endoszteális csontlerakódás más pterosauruszok, mint például az azhdarchidok, pteranodontidok (Ricqlès et al. 2000) vagy a *Pterodaustro* (Chinsamy et al. 2008) ilyen korai ontogenetikai stádiumú egyedeinél nem figyelhető meg. Az endoszteális lamellák képződése a kérdéses csontra ható megnövekedett vagy megváltozott terhelésre adott válasz is lehet (Young et al. 2006), így a *Rhamphorhynchus* endoszteumának korai aktivációja

valószínűleg a korai egyedfejlődési szakaszban fellépő mechanikai igénybevételnek tudható be.

Bennett (1995) második méretosztályába tartozó MTM V 2008.33.1. és RAM V97017/258 esetén már többféle elem hasonlítható össze. A szexuális dimorfizmus lehetőségétől eltekintve a hisztológiai jellegekben kimutatott különbségekért felelőssé tehető okokat minden mintánál külön fejtem ki.

Az ulna mikrostruktúrája sok szempontból nagyon eltér a két példányban, de ezek a különbségek valószínűleg az eltérő mintavételi régióval magyarázhatók, mert a mintavétel az MTM V 2008.33.1.-ben proximalisabb helyzetű szakaszból, a RAM V97017/258-ban pedig a diaphysis közepéből történt. Míg az MTM V 2008.33.1. ulnájának cortexét szekunder eredetű csontszövet dominálja, addig a RAM V97017/258-ban nyoma sincs másodlagos átépülési folyamatoknak, hiszen a perioszteális cortex egésze parallel-rostos csontszövetből áll, melyben az erezttség foka perifériálisan csökken. Tehát mind a CCCB és laza Havers-féle csontszövet, mind a perioszteális lamelláris réteg, melyek az MTM V 2008.33.1. ulnáját olyannyira jellemezték, a RAM V97017/258 ulnájából teljes egészében hiányoznak. Az általános hisztológiai mintázat arra utal, hogy a RAM V97017/258-cal ellentétben az MTM V 2008.33.1. ulnájának mintázott régiója egykor a metaphysishez tartozott, mely a corticális és medulláris sodródási folyamatok eredményeként jelentős strukturális átrendeződésen ment keresztül. Nagyon valószínű, hogy a szárnycsapásokkal történő repülés mechanikai feltételei is befolyásolták e sodródási mintázat kialakulását, mely amúgy nagyon ritka a körkeresztmetszettel jellemezhető csontok esetén. Az ulnák mikroszerkezetének összehasonlítása alapján nem lehet megállapítani, hogy ontogenetikai szempontból melyik példány az érettebb.

A repülőujj elemei közt, holott nem ugyanazok az ujjpercek a mintázott csontok, már az ulnákénál több hasonlóság mutatható ki. A második és harmadik ujjperc különböző pozíciójából fakadó eltérések azonban még így is tekintélyesnek mondhatók. A legfeltűnőbb hasonlóság a cortex három rétegből álló strukturális felosztása. A középső, illetve külső réteg felépítésében a két példány közt ugyanakkor fontos különbségek láthatók, melyek ismét a szekunder eredetű csontszövet jelenlétében illetve hiányában, és a perioszteum által lerakott szövet típusában rejlenek. Az MTM V 2008.33.1.-ben a belső, valószínűleg fibro-lamelláris primer csontot teljes egészében szekunder oszteonok és egyéb, eróziós folyamatok építették át. Ezzel szemben ugyanez a réteg a RAM V97017/258-ban kizárólag fibro-lamelláris csontból épül fel. A cortex külső rétege primer és majdnem avaszkuláris mindkét példány esetén, azonban az MTM V 2008.33.1.-ben fibrózus, a RAM V97017/258-ban parallel-rostos alapállománnyal. Ez a szerkezeti különbség tovább nehezíti annak eldöntését, hogy melyik

példány tekinthető ontogenetikailag érettebbnek. Egyrészt a másodlagos átépítő folyamatok jelenlétéből az MTM V 2008.33.1. előrehaladottabb egyedfejlődési stádiumára következtethetnénk a pusztán primer perioszteális cortexszel rendelkező RAM V97017/258-hoz képest. Másrészt viszont az MTM V 2008.33.1. harmadik ujjpercének külső cortexében talált, szabálytalan lefutású rostokkal jellemezhető fibrózus csontszövet lerakódási rátája magasabb, mint a RAM V97017/258 második ujjpercének külső corticális rétegében kimutatott, térben rendezettebb parallel-rostos csontszöveté. A magasabb lerakódási ráta pedig általában inkább a korábbi egyedfejlődési szakaszokra jellemző, mely így a RAM V97017/258 érettebb státuszát igazolná. Mivel azonban a két példány azonos testméretű, elég valószínűtlen, hogy az MTM V 2008.33.1. perifériális fibrózus csontszöve egy későbbi ontogenetikai stádiumban reszorbalódott, és a perioszteum egy teljesen új, parallel-rostos szövetréteget képezett az eredeti fibrózus helyett. A magasabb számú megőrződött LAG a RAM V97017/258 cortexében ugyancsak nem tekinthető az érettebb ontogenetikai stádium indikátoraként, hiszen az MTM V 2008.33.1.-ben lezajlott másodlagos átépítő folyamatok eltávolíthatók korábbi intracorticális növekedési vonalakat. Tehát, csakúgy mint az ulná esetében, az ujjpercek összehasonlítása sem utal ezen példányok ontogenetikai sorozatban elfoglalt egymáshoz viszonyított helyzetére.

A femurok is nagy eltéréseket mutat a két példány közt. Ismét a perioszteális cortex szekunder átalakulásainak jelenléte vagy hiánya a döntő mikrostrukturális különbség. Míg az MTM V 2008.33.1. endoszteális rétegen kívül eső cortexének belső felét CCCB, külső felét parallel-rostos perioszteális csont alkotja, addig a RAM V97017/258 femurjában a cortex e része egyöntetűen primer parallel-rostos szövetből épül fel. Az ujjpercek összehasonlításakor is kifejtett okból kifolyólag, a LAG-ok száma nem feltétlenül utal a RAM V97017/258 érettebb státuszára az MTM V 2008.33.1.-gyel szemben. Csakúgy, mint az ulna esetén, az MTM V 2008.33.1. femurjának mintázott szakasza egykor a növekvő csont metaphysiséhez tartozott, tehát a két példány közti hisztológiai különbségek valószínűleg itt is az eltérő mintavételi helyhez köthetők. Az MTM V 2008.33.1. szekunder átalakító folyamatoknak kitétt femurjának mikrostrukturája itt sem teszi lehetővé ezen példányok ontogenetikai rangsorolását.

A tibia mutatja a legtöbb hisztológiai hasonlóságot a két példány összehasonlított elemei közül. Az endoszteális rétegtől perifériálisan mindkét példány cortexe primer, csaknem avaszkuláris csontszövetből épül fel, és számos LAG-ot tartalmaz. Ezt a perioszteális szövetet azonban az MTM V 2008.33.1. tibiájában fibrózus alapállományba ágyazott primer oszteonok (firbo-lamelláris csont *sensu lato*) alkotják, míg a RAM

V97017/258-ban parallel-rostos csont építi fel. Ez az összetétel a RAM V97017/258 ontogenetikailag fejlettebb mivoltára utalhat, azonban nehéz a repülőújjban tapasztalt különbségekhez hasonlóan elképzelni, hogyan történhetett volna meg a perioszteális csontszövet-típusok cseréje ebben a két egyforma testméretű állatban.

Az MTM V 2008.33.1. és RAM V97017/258 csontjainak mikrostrukturális összehasonlítása tehát olyan különbségekre derített fényt, melyek közül nem mindegyik magyarázható a mintavételi pontok közti eltérésekkel, hanem inkább intraspecifikus különbségekre, esetleg szexuális dimorfizmusra utal.

III./4.2 Ontogenetikai stádiumok értékelése méret vs. hisztológia alapján

Bennett (1995) legkisebb méretosztályának ontogenetikai validitását a három kisméretű példány, BSPG 1960 I 470a, BSPG 1877 X I és CM 11433 csontjainak mikrostrukturája egyértelműen alátámasztja, mely fióka, illetve korai juvenilis karaktereket mutat. A finomabb részletek, mint például a primer oszteonok fejlettségi szintje vagy az osteocyta-lacunák morfológiája is összhangban vannak a példányok közti testméretbeli különbségekkel.

A második méretcsoport ontogenetikai összetétele már sokkal bizonytalanabb. Az IPB 179, RAM V97017/258 és MTM V 2008.33.1. hisztológiai összehasonlítása még a mintavételi pontok közti különbségek figyelembevételével is sok, jelentős különbségre világított rá. A relatív testméretek alapján azt várhatnánk, hogy a RAM V97017/258 és MTM V 2008.33.1. hisztológiája mutatja a legtöbb hasonlóságot, tehát ezek a példányok ugyanazt az egyedfejlődési stádiumot képviselik. Ezzel szemben a RAM V97017/258 femurjában és tibiájában leírt mikrostrukturális mintázat inkább a BSPG 1929 I 69 ugyanezen elemeiben megfigyelteknek felel meg annak ellenére, hogy ez utóbbi nem a középső, hanem a legnagyobb Bennett (1995) által definiált méretkategóriába tartozik. Tehát a femur és a tibia hisztológiája mindkét példányt, a RAM V97017/258-at és BSPG 1929 I 69-et is egyértelműen ugyanabba a stádiumba, mégpedig az adult ontogenetikai szintre rangsorolja. A tibia alapján, mely az egyetlen közvetlenül összehasonlítható elem az IPB 179 és MTM V 2008.33.1. közt, e két példány a jelentős testméretbeli különbségek ellenére is ugyanazt az ontogenetikai stádiumot képviselné. Másrésztől azonban az MTM V 2008.33.1. femurjának perioszteális cortexe világosan megmutatja, hogy ez a példány érettebb egyedfejlődési stádiumot képviselt, mint az IPB 179. Míg az IPB 179-ben a femur felszínére számos tág ércsatorna nyílik, és a koncentrikusan rendeződött csontsejt-lacunák intermedier méretűek, addig az MTM V 2008.33.1. perioszteális cortexe közel avaszkuláris, elszórtan elhelyezkedő, pontszerű

osteocytalacunákkal. Ez a megfigyelés összhangban áll az IPB 179 becsült kisebb testméretével is. Makromorfológiai szempontból az MTM V 2008.33.1. egy teljesen kifejelett, csonttani szempontból érett egyed (Ősi & Prondvai, 2009), melyet a jelen hisztológiai vizsgálat is igazolt, míg az IPB 179 femurjának mikrostruktúrája egyértelműen aktív növekedés jeleit mutatja. Ennek megfelelően MTM V 2008.33.1 csakúgy, mint RAM V97017/258 adultnak tekinthetők, az IPB 179 pedig késő juvenilisként vagy legfeljebb szubadultként definiálható. Összefoglalva tehát IPB 179, RAM V97017/258 és MTM V 2008.33.1. nem ugyanazt az ontogenetikai stádiumot képviselik annak ellenére, hogy mindhárom Bennett (1995) második méretosztályába tartozik, mely Bennett meghatározása szerint csak szubadult egyedeket foglalhatna magába.

Bennett (1995) feltételezését, miszerint a harmadik méretkategória adultkból tevődik össze, a BSPG 1929 I 69, azaz az egyetlen olyan vizsgált példány hisztológiája is igazolja, mely ebbe a méretcsoportba sorolható. Mindazonáltal az MTM V 2008.33.1. és RAM V97017/258 esetén tapasztaltak alapján az aszimptotikus adult testméret jelentősen kisebb lehet, mint a harmadik méretosztály legalsó, Bennett (1995) által definiált határa. Így tehát a második és harmadik méretkategória közt meghúzott határnak nincs valódi ontogenetikai jelentése. A második méretosztály szubadultakat és adultakat is magába foglal, mely megcáfolja Bennett (1995) azon feltevését, hogy ezt a méretosztályt csak szubadultak alkotják.

III./4.3 Növekedési dinamika és életmenet stratégia

Az ontogenetikai sor hisztológiai vizsgálata egyértelműen arra utal, hogy a *Rhamphorhynchus* korai egyedfejlődési szakaszában gyors ütemben növekedett. Ezt a meglehetősen fiatal, de bizonyosan nem embrionális BSPG 1960 I 470a és BSPG 1877 X 1 cortexében kimutatható jól vaszkularizált fibrózus és fibro-lamelláris csontszövet gyakorisága igazolja. Az extenzív canaliculus-hálózattal rendelkező, nagyméretű, kerekded osteocytalacunák is a csontszövet magas metabolikus rátáját jelzik ezekben a példányokban. Hasonló karakterisztikával jellemezhető fibro-lamelláris csontszövet figyelhető meg a CM 11433 radiusában és második ujjpercében is (Padian et al. 2004). Ez a csontszövet azonban a kis számú, de nagy átmérőjű, longitudinálisan orientált ércsatornák által kialakított vaszkularitási mintázat alapján a fibro-lamelláris komplex legegyszerűbb formája. A legtöbb dinoszauruszra (pl. sauropodák) jellemző lamináris, plexiform, illetve retikuláris fibro-lamelláris csonttípussal összehasonlítva a porózitási százalék a *Rhamphorhynchus* korai juveniliseinek csontjaiban igen alacsony. Az erezettség mértéke azonban összevethető a kisebb Maniraptora

genusok, mint például a *Velociraptor*, *Shuvuuia* vagy *Confuciusornis* primer cortexében kimutatott értékekkel (Erickson et al. 2009), melyeket szintén magas növekedési rátával szoktak jellemezni. Jóllehet a kizárólag longitudinális erezettség és a viszonylag alacsony porozitási százalék arra utal, hogy ez az eddig definiált fibro-lamelláris csontszövet-típusok közt a leglassabban növekvő forma, mégis a fibro-lamelláris csont minden formája magasabb növekedési rátával jellemezhető, mint bármilyen típusú lamelláris-zonális csontszövet (Padian et al. 2004). Tehát a korai juvenilis gyors növekedési rátáját, mely mindenképp felülmúlta a recens nem-madár hüllőkre általánosan jellemző rátát, mindhárom vizsgált példány hisztológiája kivétel nélkül alátámasztja. Az aszimptotikus testméretben kimutatott variabilitás figyelembevételével a korai juvenilis egyedek testmérete az adult mérettartomány százalékos minimumaként és maximumaként definiálható. Jelen esetben az adult mérettartomány minimumát a 930 mm becsült fesztávú és 555 g becsült tömegű MTM V 2008.33.1., míg maximumát az 1490 mm becsült fesztávú és 2085 g becsült tömegű BSPG 1929 I 69 reprezentálja. Mindezek függvényében a BSPG 1960 I 470a és BSPG 1877 X 1 az adult szárnyfesztáv 20-32%-át illetve 22-35%-át, az adult testtömegnek pedig 1-4%-át illetve 1,5-5,4%-át érik el. Ezek az értékek is világosan jelzik e példányok meglehetősen korai ontogenetikai stádiumát.

Az egyedfejlődés előrehaladtával az egymást ellensúlyozó perioszteális és endoszteális folyamatok határozzák meg a növekvő csontok általános mikrostruktúráját. Egyrészt a perioszteum a gyors növekedésű fibro-lamelláris csontlerakásról lassan növekvő, recens hüllő-szerű parallel-rostos csontszövet képzésére vált, mely egymásra tevődő, elszórtan vaszkularizált és számos, mély-corticális LAG-gal elválasztott zónák kialakulásával jellemezhető. Másrészt a cortex mélyebb rétegeiben felépült fibro-lamelláris csontszövet a medulláris expanzió és corticális sodródás által iniciált kiterjedt másodlagos átépítő és reszorpciós folyamatok révén megsemmisül. E változások folyamatának sebességét nem lehet pontosan meghatározni, de az erezettség mértéke alapján a másodlagos szövetek (laza Havers-féle csontszövet, CCCB) képződési rátája viszonylag gyors lehetett. *Sensu lato* fibro-lamelláris csontszövet még mindig fellelhető az MTM V 2008.33.1. legtöbb elemében, illetve az IPB 179 tibijában is, de a BSPG 1929 I 69-ben mindennek már nyoma sincs. Mindazonáltal a gyors, majd lassú növekedésű perioszteális csontképzés átmenetének időpontját és a szekunder átépítő folyamatok kezdetét nehéz megbecsülni. Mivel a második és harmadik méretkategóriába tartozó egyedekben a másodlagos reszorpciós és átépítő folyamatok már nagy mértékben vagy teljesen megsemmisítették a mélyebben fekvő, idősebb perioszteális csontszövetet, a kisebb és nagyobb méretű vizsgált egyedek közt fennálló

jelentős ontogenetikai rés miatt határozott átmeneti zóna nem különíthető el. Az a tény azonban, hogy még az adult szárnyfesztávnak csak 50-75%-át, az adult testtömegnek pedig csak 15-40%-át elérő IPB 179 femorális cortexében sem maradt nyoma a fibro-lamelláris csontszövetnek, világosan jelzi, hogy a lassan növvő parallel-rostos csont lerakódása már viszonylag korai egyedfejlődési stádiumban megkezdődött. Ez a váltás tehát abban a korban történhetett, amikor az állat hozzávetőlegesen az adult fesztáv 30-50%-ával és az adult testtömeg 7-20%-ával bírt. A jelen tanulmányban vizsgált egyedek alapján nem lehet megállapítani, hogy vajon a gyors növekedési fázis hirtelen vagy fokozatosan ért-e véget, de a RAM V97017/258 repülőujjának ujjpercében Padian et al. (2004) hirtelen váltást mutatott ki a cortex fibro-lamelláris belső és parallel-rostos külső rétege közt. A határozott annuluszok nélküli LAG-ok jelenléte néhány csont fibrózus régiójában, és a parallel-rostos szövetbe ágyazott vékony, lamelláris, főként egymástól távol elhelyezkedő annuluszok, melyekben egy vagy több LAG fut arra utalnak, hogy a lassabb növekedési fázisban a növekedés periodikusan méginkább lelassult, esetleg meg is állt. Azonban EFS, mely egy determinisztikus növekedésű állat esetén a növekedési görbe platójának elérését jelzi, egyik vizsgált példányban sem volt kimutatható. Ha az EFS hiánya nem preparációs műhibának vagy megőrződési hiányosságnak köszönhető, akkor valószínű, hogy még a legnagyobb vizsgált példány, a BSPG 1929 I 69 is képes lett volna további növekedésre. Ha feltesszük, hogy a *Rhamphorhynchus* determinisztikus növekedési stratégiát folytatott, az EFS hiánya valószínűleg arra utal, hogy ez az egyed még nem érte el végleges testméretét, amikor elpusztult, annak ellenére, hogy csontjai mikrostruktúrája a növekedési ütem drasztikus csökkenéséről árulkodik. Azonban az EFS szerkezete, vastagsága, sőt még jelenléte vagy épp hiánya szempontjából a mai, determinisztikus növekedésű madarak csontjaiban is nagy változatosságot találunk (Chinsamy et al. 1995; Ponton et al. 2004). Az EFS hiányának alternatív magyarázata, hogy a *Rhamphorhynchus*, a mai krokodilokhoz hasonlóan, indeterminisztikus növekedési stratégiával jellemezhető.

A determinisztikus növekedési stratégiára korai egyedfejlődési szakaszokban általában fibro-lamelláris csontképződés, míg a későbbi, ún. reziduális növekedési fázisban EFS képződése jellemző. Amikor a determinisztikus növekedésű állat a rá jellemző maximális testméret közelébe ér, a gyorsan, illetve mérsékelten gyorsan növekvő csontszövet (fibro-lamelláris, ritkábban parallel-rostos) lerakódása éles határvonallal megszűnik, és helyette megkezdődik a külső koncentrikus lamelláris rétegek (EFS) képződése, mely a szomatikus növekedés hirtelen történő megszakítását tükrözi. Ezzel szemben az indeterminisztikus növekedési stratégiát a lassú ütemben lerakódó lamelláris-zonális csontszövet, és a reziduális

növekedés életen át tartó elhúzódása jellemzi. Ennek során a korai juvenilisokban az aktív növekedés zónáit parallel-rostos csontszövet építi fel (de fibro-lamelláris csont is jelen lehet, ld. Ricqlès et al. 2003, Tumarkin-Deratzian, 2007), míg az érettebb ontogenetikai stádiumokban döntően lamelláris csontlerakódás figyelhető meg, melyet szorosan futó LAG-ok szakítanak meg (referenciáért ld. Reid, 1996). Egészében az indeterminisztikus növekedési dinamika a juvenilisok alacsonyabb növekedési rátájával, majd az ivarérettség elérésével a növekedés sebességének az aszimptotikus testméret megközelítéséig tartó fokozatos csökkenésével írható le.

A csontok mikrostruktúrája alapján úgy tűnik, hogy a *Rhamphorhynchus* a 'tipikusan' indeterminisztikus és determinisztikus növekedési stratégiák jellegzetességeinek keverékét mutatja. Növekedési dinamikájuk, mely két jól elkülönülő fázissal, egy gyors, korai juvenilis növekedési fázissal és egy lassú, késő juvenilis-szubadult növekedési szakasszal jellemezhető, inkább a determinisztikus stratégia jellegzetessége. A recens hüllőkéhez hasonló, vastag parallel-rostos zónák és LAG-okat tartalmazó lamelláris annuluszok váltakozó lerakódása az ontogenetikailag érettebb egyedekben viszont intermedier ütemű növekedésre utal, melyet időről időre megszakított egy lassabb vagy épp stagnáló növekedési szakasz. Az ilyen fejlődési folyamatsor pedig az indeterminisztikus növekedési stratégiában gyakori. Azonban a tipikus hüllő-szerű lamelláris-zonális ciklusoktól (pl. pseudosuchiaknál, Ricqlès et al. 2003) eltérően a lamelláris komponens gyakoribbá válása a cortex külső rétegeiben az ontogenetikailag érett egyedekben sem tapasztalható. Számításba vehető további lehetőség, hogy a *Rhamphorhynchus* determinisztikus növekedésű, de bizonyos fokú egyedfejlődési plaszticitással bíró állat volt. Az egyedfejlődési plaszticitás abban mutatkozhatott meg, hogy a különböző *Rhamphorhynchus* egyedek ugyanazon ontogenetikai stádiumban eltérő rátával növekedtek, mely végül a végleges testméretben tapasztalható jelentős variabilitást eredményezte. Ez azt jelentené, hogy a *Plateosaurus*-hoz hasonlóan (Sander & Klein, 2005) az egyedi genetikai háttértől és/vagy környezeti faktorok hatásától függően néhány *Rhamphorhynchus* példány szokatlanul nagy testméretet is elérhetett, míg mások sokkal kisebbre nőttek. Ezt a hipotézist nem csak a két adult példány, az MTM V 2008.33.1. és BSPG 1929 I 69 közötti jelentős testméretbeli különbség, hanem az azonos méretű MTM V 2008.33.1. és RAM V97017/258 közt tapasztalt csontszöveti eltérések is alátámasztják. Valószínűleg részben a végleges testméretbeli variancia tehető felelőssé egy másik pterozaurusz-csoport, a pterodactyloid ornithocheiridok taxonómiájában zajló vitákért is (pl. Campos & Kellner, 1985; Wellnhofer, 1985; Dalla Vecchia, 1993; Rodrigues & Kellner, 2008). Ebben a csoportban ugyanis úgy tűnik, hogy az ugyanahhoz a fajhoz tartozó példányok

közül néhány csonttani értelemben érett, mégis sokkal kisebb, mint sok csonttanilag éretlen, még aktív növekedés jeleit hordozó egyed (saját megfigyelés). Elgin & Frey (2008) kimutatták, hogy mindehhez még a csontváz elemeinek összeforrási sorrendjében tapasztalható inter-individuális variabilitás is társul. Ezt ugyan még sem statisztikai, sem pedig részletes összehasonlító morfológiai elemzéssel nem igazolták, az egyedfejlődési plaszticitás az ornithocheiridoknál tapasztalt jelenségeket is kielégítően magyarázná. Az alacsony mintaelemszám nem teszi lehetővé annak a lehetőségnek a vizsgálatát, hogy vajon a méretkülönbségek korrelálnak-e a hisztológiai eltérésekkel az adult *Rhamphorhynchus* egyedekben, és hogy ezek a jellegek bimodális eloszlást követnek-e, mely utóbbi egyértelműen szexuális dimorfizmusra utalna. Mindenesetre sokkal több, a második és harmadik méretkategóriához tartozó egyed hisztológiai mintavételezésére lenne szükség e hipotézisek tesztelésére. További vizsgálatokkal kimutatható lenne, hogy vajon az EFS hiánya a normális állapot az adult *Rhamphorhynchus* egyedeknél, és ha nem, vajon rendelkeznek-e határozott méretkategóriák az EFS megjelenéséhez.

Bár a jelen vizsgálat ontogenetikai sorozata nem teljes, a *Rhamphorhynchus* egyedeinek általános hisztológiai mintázata megfelel a jól ismert szűrőgető pteroszaurusz, a *Pterodaustro* esetén leírtaknak (Chinsamy et al. 2008), és néhány szempontból erősen emlékeztet az Enantiornithes madarak, mint pl. a *Concornis* (Cambra-Moo et al. 2006) vagy *Gobipteryx*, és a nem-madár Maniraptora *Rahonavis* (Chinsamy és Elzanowski, 2001) csontszöveti mintázataira. Meglepő módon a *Pterodaustro* és az Enantiornithes madarak hisztológiai mintázatának egyértelmű hasonlósága a mindkettőt leíró Chinsamy előtt mégis észrevétlen maradt. Chinsamy ugyanis a mindkét taxonnál tapasztalható váltásra a cortex fibro-lamelláris rétege és az arra ráépülő, zónákból álló parallel-rostos rétege között a két csoportnál eltérő életmenet-stratégiai magarázatot adott. A *Pterodaustro* esetén az átmenetet úgy értelmezte, mint annak egyértelmű jelét, hogy az állat elérte a szexuális érettséget, mely a növekedésből a reprodukcióbaallokálta az energiát, ezáltal lelassította az állat növekedését (Chinsamy et al. 2008). Ugyanezt a hisztológiai jelenséget az enantiornithin madaraknál a repülés korai kezdetével magyarázta, mely szerinte a mai szuper-fészekzhagyó megapod madarakéra emlékeztet, amelyek rögtön kikelés után képesek a repülésre. Ebben az esetben tehát az általa javasolt faktor, mely felelőssé tehető az energia különböző életmenet-komponensek közti újraszervezett felosztásáért, nem a reprodukció volt, hanem az aktív repülés kezdete (Chinsamy and Elzanowski, 2001).

Természetesen a leghatározottabb feltevés szerint a két, filogenetikailag oly távoli, de életmódban olyan hasonló csoportnál egy és ugyanaz a faktor felelős az ekvivalens

hisztológiai mintázatért. Újraértelmezve a két javasolt kiváltó okot, a reprodukció beindulása ugyan valóban előidézhetette az éles váltást a *Pterodaustro* csontszöveti mintázatában, ugyanennek a faktornak a magyarázó ereje nagyon gyenge az Enantiornithes madarak esetén, ahol a fibro-lamelláris komplex jelenléte csak a nagyon korai egyedfejlődési szakaszokra jellemző (Chinsamy and Elzanowski, 2001). Tehát a parallel-rostos csontképződés ezeknél a madaraknál már a korai juvenilis korban megindul, mely valószínűtlenné teszi, hogy ezt a váltást a szexuális érettség elérése okozta. Ezzel szemben a másik javasolt faktor, a repülés kezdete mindkét csoportban megfelelően magyarázná a megfigyelt analóg hisztológiai mintázatot. A dolgozatomban ez utóbbi hipotézist preferálom, mely szerint a csont növekedési ütemében tapasztalható csökkenést az új, energiaigényes mozgásforma, az aktív repülés kezdete okozta a *Rhamphorhynchus*-nál és minden egyéb röpképes csoportnál (beleértve a *Pterodaustro*-t) is, melyek ehhez hasonló hisztológiai mintázatot mutatnak. Ezt a hipotézist támasztja alá az a tény is, hogy minden recens röpképes gerinces előbb kezd el repülni, mint szaporodni, hiszen a repülés sokkal korábban válik nélkülözhetetlenné a létfenntartás szempontjából, mint a reprodukció a gének hosszú távú fennmaradása szempontjából.

Ebből a hipotézisből az is következik, hogy a *Rhamphorhynchus* fiókák gyorsan növekedtek, és egészen addig nem kezdtek el repülni, amíg el nem értek egy minimális testméretet és megfelelő muszkuloszkeletális fejlettségi szintet. Ez a hipotézis tehát ellentmond annak a feltevésnek, miszerint a kikelő fiókák szuper-fészekhagyók voltak, tehát közvetlenül kikelés után elrepültek (Unwin 2005; Lü et al. 2011). Valójában maga Lü et al. (2011) által kimutatott tény, miszerint a *Darwinopterus* tojásának tömege és az adult testtömeg aránya alacsony szülői befektetésre utal, már önmagában is ellentmond az általuk preferált szuper-fészekhagyó hipotézisnek. A szuper-fészekhagyó fiókák tojásában ugyanis nagy mennyiségű raktározott tápanyagnak kell lennie ahhoz, hogy még a tojáson belül olyan szomatikus fejlettség elérését biztosítsa a növekvő embrió számára, mely lehetővé teszi, hogy a kikelő fiókák már a kelésük napján elkezdhessenek repülni. Ha a *Darwinopterus* tojásának relatív térfogata valóban olyan alacsony volt, mint a mai squamata hüllőké (Lü et al. 2011), akkor hogyan lett volna képes annyi tápanyagot raktározni, mely fedezné egy rendkívül jól fejlett, röpképes fióka energiaigényeit? Ráadásul a CM 11433 repülőujjának cortexét domináló fibro-lamelláris csontszövet jelenléte (Padian et al. 2004) valószínűtlenné teszi, hogy ezek a szárnycsontok már ebben a postnatalis egyedfejlődési stádiumban funkcionálissá váltak. Így tehát mind a *Darwinopterus*-nál kimutatott alacsony szülői befektetés (Lü et al. 2011), mind pedig a *Rhamphorhynchus*-nál leírt hisztológiai mintázatok (Padian et al. 2004; Prondvai et al. előkészületben) egyértelműen ellentmondanak a pteroszauruszokra

megalkotott 'szuper-fészekhagyó' hipotézisnek. Mindezek ellenére a *Rhamphorhynchus* az eddig vizsgált pteroszaurosokkal és a mai repülő gerincesek legtöbbjével összehasonlítva valóban korai repülőnek számított, de semi esetre sem volt annyira korai repülő, mint néhány mai megapod madár.

Az itt előnyben részesített hipotézis értelmében a repülés kezdete a *Pterodaustro*nál az adult testméret 53%-ának elérése körülre tehető, míg ugyanez a *Rhamphorhynchus*nál sokkal korábban, az adult fesztáv 30-50%-ának vagy az adult testtömeg 7-20%-ának elérésekor következhetett be. Az alacsony mintaelemszámból kifolyólag azonban továbbra is kérdéses, hogy a *Pterodaustro*hoz hasonlóan volt-e egy kritikus testméret, mely elérésével a *Rhamphorhynchus* megkezdte repülését, vagy az első felszállás időzítése nagymértékben függött az életmenet paraméterek egyedek közti változatosságától. A röpképtelen fiókák gyors növekedése szülői gondoskodás meglétére utalhat, mely csak egy rövidebb időszakra lehetett jellemző, és kiterjedhetett az újszülöttek etetésére és/vagy védelmére egészen addig, míg azok el nem érték azt a szomatikus fejlettségi szintet, amikor repülni kezdtek, és a továbbiakban magukról gondoskodtak. Egy alternatív és recens példák alapján valószínűbb magyarázatban a *Rhamphorhynchus* fiókák fészekhagyók voltak, azaz kelés után rögtön elhagyták a fészket, de életük első szakaszában kizárólag teresztrikus vagy inkább arboreális életmódot folytattak, mely során az ágak közt négylábban mászva táplálkozhattak kisebb gerinctelenekkel vagy gerincesekkel, mindenféle szülői segítség nélkül. A még legkisebb példányban is jelen lévő endoszteális csonttréteg is a végtagsontok nagyon korai, de mérsékelt mechanikai igénybevételére utal, mely szintén a *Rhamphorhynchus* fészekhagyó életmódját támasztja alá. Miután repülni kezdtek, a juvenilis *Rhamphorhynchus*ok növekedése mérsékelt ütemben folytatódott, mellyel további jelentős testméret-növekedést értek el. Az ebben a növekedési fázisban zajló parallel-rostos csontszövet-képződés azonban valószínűleg másodlagos jelleg a pteroszaurosok vonalán, hiszen már a korai, bazális pteroszaurosokra is a *Rhamphorhynchus*énál magasabb növekedési ráta jellemző ebben az egyedfejlődési stádiumban (Seitz, 1907; Gross, 1934; Ricqlès et al. 2000; Padian et al. 2004). Ezt a feltevést követve nagyon valószínű, hogy a *Rhamphorhynchus* sokkal korábban kezdett repülni, mint az ugyanebben az ontogenetikai szakaszban még fibro-lamelláris csontszövetrel jellemezhető bazálisabb és levezetettebb pteroszaurosok. Továbbra is kérdéses, hogy a *Rhamphorhynchus* növekedése determinisztikus volt-e, mint a *Pterodaustro*é és más pteroszaurosoké, ahol a cortex külső régiójában sűrűsödő növekedési vonalak vagy EFS jelenléte közvetlenül a növekedés befejeződésére utal, vagy pedig a modern hullókhöz hasonlóan egy életen át növekedtek. A növekedési vonalak számolásával történő egyedi életkor-becslés

alkalmazhatóságának bizonytalanságai miatt (Castanet et al. 1993; Starck & Chinsamy, 2002; Chinsamy & Hillenius, 2004; Padian & Horner, 2004; Ricqlès et al. 2006) az abszolút idő, mely az aszimptotikus testméret eléréséhez szükséges, szintén nem becsülhető meg. A *Rhamphorhynchus*-nál kimutatott és a *Pterodaustro*-ra emlékeztető hisztológiai mintázat, illetve az a tény, hogy egyéb, bazálisabb pteroszaurusz csoportoknál, mint amilyen a *Dorygnathus* (Gross, 1934) vagy *Dimorphodon* (Ricqlès et al. 2000) valamilyen formában szintén megtalálható az EFS, azt sejteti, hogy csak idő kérdése, és a további vizsgálatok a *Rhamphorhynchus* nagyobb példányainál is igazolják majd az EFS jelenlétét.

A hisztológiai vizsgálatok eredményei rávilágítanak, hogy a pteroszauruszok növekedési stratégiájára nem az egyöntetű, minden pteroszauruszt karakterizáló univerzális mintázat, hanem inkább a korai madaraknál is megfigyelt komplexitási fok jellemző. A késő-triás és kora-jura korú genusok csontjainak cortexét domináló fibro-lamelláris csontszövet alapján (Seitz, 1907; Gross, 1934; Ricqlès et al. 2000; Padian et al. 2004) a gyors és determinisztikus növekedés a pteroszauruszok növekedésdinamikájának pleziomorf állapota. Habár az abszolút növekedési rátában ezek között a korai alakok között is mutatkoznak különbségek, minden valószínűség szerint a végső testméret megközelítéséig, illetve eléréséig mindegyik röpképtelen volt. Legkésőbb a késő-jura korra egy új stratégia jelent meg, melyben a gyors növekedés csak a korai juvenilis életszakaszokat jellemezte, és melyben a repülés korai kezdete által lelassított, mérsékelt növekedés még hosszú ideig folytatódott. Ez a növekedési stratégia, melyre a *Rhamphorhynchus* csontjainak mikrostruktúrája alapján következtettünk, lehetett determinisztikus vagy indeterminisztikus is. További kérdés, hogy a repülés korai kezdete és az által lelassult, időben elhúzódó növekedés evolúciós reverzióknak vagy inkább innovációknak tekinthető-e. A kora-kréta korú *Pterodaustro* a repülés viszonylag korai megkezdése szempontjából ehhez hasonló növekedési mintázatot mutat, azonban a gyors növekedési szakasz a *Rhamphorhynchus*-énál későbbi ontogenetikai stádiumig tartott, és a növekedés bizonyosan determinisztikus volt. Más, kora-kréta és késő-kréta korú pteroszauruszok mindvégig gyors és determinisztikus növekedést mutatnak, mely a pleziomorf stratégia fennmaradásaként vagy az ahhoz való másodlagos visszatérésként is értelmezhető. A pteroszauruszok körében leírt növekedési stratégiák nyilvánvaló diverzitása arra figyelmeztet bennünket, hogy nincs olyan univerzális mintázat, mely minden pteroszauruszra egyöntetűen kiterjeszhető.

III./5. Konklúziók

Vizsgálataim kimutatták, hogy Bennett (1995) feltételezésével ellentétben, a *Rhamphorhynchus* második méretkategóriája nem csak szubadult, hanem adult egyedeket is tartalmaz, tehát ez a méretcsoport nem használható valódi ontogenetikai stádiumok indikátoraként. Az adult példányok testmérete jelentős variabilitást mutat, mely egyedfejlődési plaszticitásra utal. Az ontogenetikai sorozat egyedeinek csontszövetteni jellegei alapján a *Rhamphorhynchus* fiókák magas kezdeti növekedési rátával jellemezhetők, azonban ezt a növekedési ütemet csak rövid ideig tudták fenntartani. A gyors növekedési szakaszt követően, az egyedfejlődés egy viszonylag korai pontján a növekedés jelentős mértékben lelassult, de ezt követően még hosszabb ideig tartott. Dolgozatomban a növekedési ütemben tapasztalható váltást előidéző faktorként a repülés korai kezdetét jelölöm meg, mely a növekedésre fordított energia javát erre az új, energiaigényes mozgásformára irányította. Továbbá feltételezem, hogy a *Pterodaustroban* leírt, hasonló hisztológiai mintázat kialakulásáért (Chinsamy et al. 2008) szintén a repülés, nem pedig a Chinsamy et al. (2008) által javasolt reprodukció kezdete a felelős. Eredményeim ellentmondanak Unwin (2005) és Lü et al. (2011) feltevésének is, hiszen rácáfolnak a ‘szuper-fészekhagyó’ hipotézisre, mely szerint a *Rhamphorhynchus* fiókák kelés után azonnal röpképesek voltak. Az elmélet elutasítását a *Darwinopterus* (Lü et al. 2011) alacsony szülői befektetésének kimutatása is alátámasztja.

Tehát a gyorsan növekvő juvenilis *Rhamphorhynchus*okat és valószínűleg más pteroszaurusz-fiókákat is röpképességük kifejlődéséig vagy szüleik gondozták vagy nyomban kikelésük után független, de röpképtelen, rejtőzködő életmódú állatok voltak, melyek gerinctelenekkel, kisebb gerincesekkel táplálkozhattak. Miután elérték a megfelelő szintű szomatikus fejlettséget, szárnyra kaptak, és ettől kezdve a szüleikre jellemző életmódot folytatták. A legnagyobb vizsgált példányból is hiányzó EFS és az alacsony mintaelemszám miatt még mindig bizonytalan, hogy a *Rhamphorhynchus* egyedfejlődése determinisztikus volt-e vagy sem. Azonban néhány hisztológiai jelleg, illetve a legtöbb más pteroszauruszban kimutatható EFS alapján valószínű, hogy a *Rhamphorhynchus* is determinisztikus növekedéssel jellemezhető.

A pteroszauruszok teljes időbeli elterjedését lefedő, és sok taxont érintő hisztológiai vizsgálatok arra utalnak, hogy a pteroszauruszok növekedési stratégiáira inkább nagyfokú diverzitás, semmint egyöntetű mintázat volt jellemző. Ez a változatosság nyilvánvalóan

igazolja a további hisztológiai vizsgálatok szükségességét, melyek akár új életmenet stratégiák létezésére is rávilágíthatnak a repülő hüllők csoportjában.

Összefoglalás

I. A kraniális kinézis lehetőségét a pteroszauruszok koponyájában összehasonlító anatómiai és morfológiai vizsgálatok, illetve filogenetikai megfontolások alapján mértem fel. Vizsgálataim során kimutattam, hogy a levezetettebb pterodactyloid pteroszauruszok koponyája teljesen összeforrt, rigid és egyértelműen akinetikus volt, míg a csonttanilag éretlen pterodactyloidok némelyike és a bazális pteroszaurusz-csoportok legtöbbje rendelkezett a streptostylia két kulcsfontosságú morfológiai indikátorával, a synovialis bazális és otikus ízülettel. Azonban a kinetikus koponya egy fontos anatómiai feltétele, a megengedő kinematikus láncolat minden pteroszaurusz-csoportnál hiányzik, tehát a Pterosauria klád minden tagjának akinetikus koponyája volt. Az egyes pteroszaurusz-csoportokban megfigyelhető, intrakraniális mozgásokra utaló morfológiai jelek feltehetően a koponya mechanikai viselkedésében és növekedésében játszottak döntő szerepet, esetleg a mindmáig ismeretlen pteroszaurusz-ős kinetikus koponyájának morfológiai maradványai.

II. A pteroszauruszok distalis szárnyextenziójának lehetséges mechanizmusait a madarakban és a denevérekben található beépített biomechanikai automatizmus analógiája alapján két új modellel mutatom be. Az első modell egy olyan propatagialis ligamentum jelenlétét feltételezi, mely a könyök extenziójának eredményeképpen automatikusan kifeszíti a repülőujjat, és egyben megakadályozza a könyökízület veszélyes mértékű hiperextenzióját. A második modellben a repülőujj extenziója egy madár-szerű propatagialis ligamentum és egy denevér-szerű inas extenzor alkarizom kooperációján keresztül valósul meg. Mindkét modell által bemutatott mechanizmus 1) csökkenti a distalis szárny izomzatának mennyiségét; 2) megakadályozza a könyökízület légellenállás okozta hiperextenzióját; 3) automatizálja a szárnyextenziót, ezáltal csökkenti a mozgási szervrendszer metabolikus költségét.

III. A *Rhamphorhynchus* növekedési stratégiájának rekonstrukciója céljából különböző egyedfejlődési stádiumú egyedek hisztológiai elemzését végeztem el. Ennek eredményei arra utalnak, hogy: 1) Bennett (1995) második méretcsoportja subadultokat és adultokat is magába foglal, így nem tükröz valódi ontogenetikai stádiumot; 2) az adult testméretben észlelhető jelentős variabilitás egyedfejlődési plaszticitásnak tudható be; 3) a kikelő fiókák kezdeti növekedési rátája rövid ideig magas volt; 4) ezután hosszú ideig tartó, lassú növekedési fázis következett, melynek beindulásáért az aktív repülés korai kezdete a felelős; 5) nincs elég bizonyíték sem a determinisztikus, sem az indeterminisztikus növekedési stratégia kimutatására; 6) a pteroszauruszok növekedési stratégiáira nagyfokú diverzitás jellemző.

Summary

I. Based on comparative anatomical, morphological and phylogenetic considerations the potential of pterosaurs for cranial kinesis is assessed. My investigation shows that whereas skeletally mature derived pterodactyloids have completely fused, rigid and doubtlessly akinetic skulls, skeletally immature derived pterodactyloids and more basal pterosaurs possess key features in the morphology of their otic and basal joints that are suggestive of streptostyly. However, another crucial anatomical requirement of a kinetic skull, the permissive kinematic linkage is absent in all pterosaurian taxa which fact clearly proves that all members of Pterosauria had akinetic skulls. Thus, the presence of morphological attributes indicative of intracranial movements in some pterosaurs could either be of mechanical and/or ontogenetic importance. Alternatively, it might be considered as the morphological remnant of a real, kinetic skull possessed by the ancestors of pterosaurs.

II. Based on the biomechanical automatism operating the wings of birds and bats two new models are presented here for the mechanism of the distal wing extension in pterosaurs. In the first model the presence of a proapatagial ligament or ligamentous system is hypothesized which, as a result of the elbow extension, automatically performs and maintains the extension of the wing finger during flight and prohibits the hyperextension of the elbow. The second model has a co-operating bird-like proapatagial ligamentous system and bat-like tendinous extensor muscle system on the forearm of the hypothetical pterosaur. Both models provide strong benefits to an animal with powered flight: 1) reduction of muscles and weight in the distal wing; 2) prevention of hyper extension of the elbow against drag; 3) automating wing extension and thereby reducing metabolic costs required to operate the pterosaurian locomotor apparatus.

III. In order to reconstruct growth strategy of *Rhamphorhynchus* the first histological study of an ontogenetic series of *Rhamphorhynchus* is presented here. The results suggest that: 1) Bennett's (1995) second size category includes subadults as well as adults, hence it does not reflect real ontogenetic stage; 2) developmental plasticity seems to occur regarding body size of adult specimens; 3) hatchlings sustained high initial growth rate for a short period of time; 4) the early fast growth phase was followed by a prolonged slow-growth phase; the onset of powered flight is considered here as the cause of this transition; 5) neither determinate nor indeterminate growth strategy could be confirmed in *Rhamphorhynchus*; 6) histological studies shed light on the diversity rather than a universal pattern of pterosaurian growth strategies.

Köszönetnyilvánítás

Hálával tartozom témavezetőmnek, Dr. Galácz Andrásnak, aki egész munkám során hasznos szakmai és technikai tanácsokkal látott el, feltétel nélküli bizalommal támogatott és fáradszónalul lelkesített a gyengébb pillanataimban is.

E doktori disszertáció elkészítésében különösen nagy elismerés konzulensemét és jó barátomat, Dr. Ósi Attilát, az MTA-MTM Kutatócsoportjának tagját illeti meg, akivel közösen írt tanulmányaink az értekezés alapját képezik, és aki szakmailag és lelkileg egyaránt mindvégig támogatta munkámat, melyet az ő közreműködése nélkül sosem kezdtem volna el.

Köszönetet mondok az ELTE Őslénytani Tanszékének és a Magyar Természettudományi Múzeum Őslénytárának az anyagi és dologi háttér biztosításáért, illetve a példányok vizsgálatának engedélyezéséért; oktatóinak, dolgozóinak és doktoranduszainak a lelki támogatásért és hasznos javaslatokért.

Hálával tartozom az ELTE Ásványtani Tanszék munkatársainak, hogy hisztológiai vizsgálataimhoz biztosították a labort, a polarizációs mikroszkópot és a fényképezőgépet. Külön köszönettel tartozom Rábl Erzsébetnek kiutazásaim bonyolult adminisztrációs ügyintézéséért.

Megköszönöm Dr. Zboray Gézának, az Állatszervezetani Tanszék adjunktusának a rendkívül hasznos és remek hangulatban zajló szakmai konzultációinkat.

Köszönöm társszerzőimnek és a mögöttük álló intézményeknek az értekezés alapjául szolgáló cikkekben való közreműködésüket. Külön köszönöm Koen Steinnek a hisztológiai alapok elsajátításában nyújtott segítségét. Köszönettel tartozom Tanács Tamásnak a számítógépes modellezésekért és szimulációkért, továbbá Mark Wittonnak (University of Portsmouth, UK), aki cikkeim többszöri elbírálójaként mindig hasznos szakmai tanácsokkal látott el.

Munkámhoz nélkülözhetetlen segítséget nyújtottak továbbá a stuttgarti, frankfurti, berlini, karlsruhei és müncheni természettudományi múzeumok, illetve a Bonni Egyetem Steinmann Intézetének munkatársai, akik engedélyezték a gyűjteményünkben található példányok vizsgálatát és mintavételezését, rendelkezésemre bocsátották a vizsgálatok szempontjából nélkülözhetetlen példányok fotóit, preparálták a példányokat, vékonycsiszolatokat készítettek, akiktől számomra elérhetetlen publikációkat, hasznos tanácsokat kaptam, és akiktől rengeteget tanultam.

Végül pedig köszönettel tartozom a Hantken Alapítványnak a kiutazásaim anyagi támogatásáért. A kutatásokat ezenkívül az OTKA PD 73021 és OTKA NF 84193 támogatta.

Irodalomjegyzék

- Abel O. 1907. Bau und Lebensweise der Flugsaurier. *Verhandlungen der Kaiserlichen und Königlichen zoologisch-botanischen Gesellschaft Wien* 1907: 253-254.
- Abel O. 1919. Neue Rekonstruktion der Flugsauriergattungen *Pterodactylus* und *Rhamphorhynchus*. *Naturwissenschaften* 7 (37): 661-665.
- Andres B. & Ji Q. 2006. A new species of *Istiodactylus* (Pterosauria, Pterodactyloidea) from the Lower Cretaceous of Liaoning, China. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26 (1): 70-78.
- Andres B. & Ji Q. 2008. A new pterosaur from the Liaoning Province of China, the phylogeny of the Pterodactyloidea, and convergence in their cervical vertebrae. *Palaeontology* 51 (2): 453-469.
- Arnold E. 1994. Investigating the origins of performance advantage: Adaptation, exaptation and lineage effects. In: Eggleton P, Vane-Wright RI, editors. *Phylogeny and Ecology*. Academic Press. London. pp. 123-168.
- Arnold E. 1998. Cranial kinesis in lizards: variations, uses, and origins. In: Hecht M, Macintyre R, Clegg M, editors. *Evolutionary Biology*. Plenum Press. New York. Vol 30 pp. 323-357.
- Arthaber G. 1919. Studien über Flugsaurier auf Grund der Bearbeitung des Wiener Exemplares von *Dorygnathus banthensis* Theod. sp. *Denkschriften der königlichen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse* 97: 391-464.
- Bahl KN. 1937. Skull of *Varanus monitor*. *Records of the Indian Museum* 39: 133-174.
- Baumel JJ. 1993. Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium. *Publications of the Nuttall Ornithological Club* No. 23, Second edition.
- Bennett SC. 1993. The ontogeny of *Pteranodon* and other pterosaurs. *Paleobiology* 19 (1): 92-106.
- Bennett SC. 1995. A statistical study of *Rhamphorhynchus* from the Solnhofen limestone of Germany: year classes of a single large species. *Journal of Vertebrate Paleontology* 69: 569-580.
- Bennett SC. 1996a. The phylogenetic position of the Pterosauria within the Archosauromorpha. *Zoological Journal of the Linnean Society* 118: 261-308.

- Bennett SC. 1996b. Year classes of pterosaurs from the Solnhofen Limestone of Germany: taxonomic and systematic implications. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16 (3): 432–444.
- Bennett SC. 1997. The arboreal leaping theory of the origin of pterosaur flight. *Historical Biology* 12: 265-290.
- Bennett SC. 2000. Pterosaur flight: The role of actinofibrils in wing function. *Historical Biology* 14: 255-284.
- Bennett SC. 2001. The osteology and functional morphology of the Late Cretaceous pterosaur *Pteranodon*. Part I. & II. General description of osteology. Functional morphology. *Palaeontographica A* 260: 1-153.
- Bennett SC. 2003a. Morphological evolution of the pectoral girdle of pterosaurs: myology and function. In: Buffetaut E, Mazin JM, editors. Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs. Geological Society Special Publication, no.217, pp. 191-215.
- Bennett SC. 2003b. New crested specimens of the Late Cretaceous pterosaur *Nyctosaurus*. *Paläontologische Zeitschrift* 77: 61-75.
- Bennett SC. 2007a. A second specimen of the pterosaur *Anurognathus ammoni*. *Paläontologische Zeitschrift* 81 (4): 376-398.
- Bennett SC. 2007b. A review of the pterosaur *Ctenochasma*: taxonomy and ontogeny. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abh* 245 (1): 23-31.
- Bennett SC. 2007c. Articulation and function of the pteroid bone of pterosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27: 881-891.
- Bennett SC. 2008. Morphological evolution of the forelimb of pterosaurs: Myology and function. In Buffetaut, E. and D. W. E. Hone, (eds.) (Special volume: Flugsaurier: pterosaur papers in honour of Peter Wellnhofer) Zitteliana, Series B, 28 pp. 127-141.
- Bergmann C. 1839. Über die Bewegungen von Radius und Ulna am Vogelflügel. *Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medicin* pp. 296-300.
- Bonde N, & Christiansen P. 2003. The detailed anatomy of *Rhamphorhynchus*: axial pneumaticity and its implications. In: Buffetaut E, Mazin JM, editors. Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs. Geological Society Special Publication, no.217, pp. 217-232.
- Bout RG, & Zweers GA. 2001. The role of cranial kinesis in birds. *Comparative Biochemistry and Physiology* 131A: 197-205.
- Bramwell CD, & Whitfield GR. 1974. Biomechanics of *Pteranodon*. *Philosophical Transactions of the Royal Society, London B*. 267: 503-581.

- Brower JC. 1983. The aerodynamics of *Pteranodon* and *Nyctosaurus*, two large pterosaurs from the Upper Cretaceous of Kansas. *Journal of Vertebrate Paleontology* 3: 84-124.
- Brown ER, Baumel JJ, & Klemm DR. 1994. Anatomy of the propatagium: The great horned owl (*Bubo virginianus*). *Journal of Morphology* 219: 205-224.
- Brown ER, Baumel JJ, & Klemm DR. 1995. Mechanics of the avian propatagium: Flexion-extension. Mechanism of the avian wing. *Journal of Morphology* 225: 91-105.
- Brown RE, & Cogley AC. 1996. Contributions of the propatagium to avian flight. *The Journal of Experimental Zoology* 276:112- 124.
- Buffetaut E, Grigorescu D, & Csiki Z. 2002. A new giant Pterosaur with a robust skull from the latest Cretaceous of Romania. *Naturwissenschaften* 89: 180-184.
- Bühler P. 1981. Functional anatomy of the avian jaw apparatus. In: King AS, McLelland J, editors. Form and Function in Birds. Academic Press. New York. Vol 2 pp. 439-468.
- Cai Z, & Wei F. 1994. “*Zhejiangopterus linhaiensis* gen. et sp. nov. (Pterosauria) from the Upper Cretaceous of Linhai, Zhejiang, China”. *Vertebrata Palasiatica* 32 (3): 181-194. (In Chinese)
- Cambra-Moo O, Delgado Buscalioni ÁD, Cubo J, Castanet J, Loth M-M, de Margerie E, & de Ricqlès A. 2006. Histological observations of Enantiornithine bone (Saurischia, Aves) from the Lower Cretaceous of Las Hoyas (Spain). *Comptes Rendus Palevol* 5 (5): 685–691.
- Campos DA, & Kellner AWA. 1985. Panorama of the flying reptiles in Brazil and South America (Pterosauria|Pterodactyloidea|Anhangueridae). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 57 (4): 141-142 & 453-466.
- Castanet J, Francillon-Vieillot H, Meunier FJ, & de Ricqlès A. 1993. Bone and individual aging. In: Brian K.H. (ed.), Bone, Vol. 7, Bone Growth-B, CRC Press, Boca Raton, pp. 245–283.
- Chatterjee S, & Templin RJ. 2004. Posture, locomotion and paleoecology of pterosaurs. Geological Society of America, Special Paper 376. Boulder, Colorado. pp. 14-53.
- Chiappe LM, Norell MA, & Clark JM. 1998. The skull of a relative of the stem-group bird *Mononykus*. *Nature* 392: 275-278.
- Chinsamy A, Chiappe LM. & Dodson P. 1995. Mesozoic avian bone microstructure: physiological implications. *Paleobiology* 21: 561–574.
- Chinsamy A. 2005. The microstructure of dinosaur bone: deciphering biology with fine-scale techniques. John Hopkins University Press, Baltimore. p. 85.

- Chinsamy A, & Elzanowski A. 2001. Evolution of growth pattern in birds. *Nature* 412: 402–403.
- Chinsamy A, & Hillenius WJ. 2004. Physiology of nonavian dinosaurs. In D. B. Weishampel, P. Dodson, and H. Osmo'lska (eds.), *The Dinosauria*. 2nd ed. University of California Press, Berkeley. pp. 643–659
- Chinsamy A, Codorniu L, & Chiappe L. 2009. Developmental growth patterns of the filter-feeder pterosaur, *Pterodaustro guinazui*. *Biology Letters* 4: 282–285.
- Colbert EH, & Russell DA. 1969. The small Cretaceous dinosaur *Dromaeosaurus*. *American Museum Novitates* 2380: 1–49.
- Condon K. 1987. A kinematic analysis of mesokinesis in the Nile monitor (*Varanus nilotikus*). *Experimental Biology* 47: 73–87.
- Corvidae EL, Bierregaard RO, & Peters SE. 2006. Comparison of wing morphology in three birds of prey: Correlations with differences in flight behavior. *Journal of Morphology* 267: 612–622.
- Dalla Vecchia, FM. 1993. *Cearadactylus? ligabuei*, nov. sp., a new Early Cretaceous (Aptian) pterosaur from Chapada do Araripe (Northeastern Brazil). *Bollettino della Società Paleontologica Italiana* 32 (3): 401–409.
- Dalla Vecchia FM. 2002. Observations on the non-pterodactyloid pterosaur *Jeholopterus ningchengensis* from the Early Cretaceous of Northeastern China. *Natura Nascosta* 24: 8–27.
- Dalla Vecchia FM. 2009. Anatomy and systematic of the pterosaur *Carniadactylus* gen. n. *rosenfeldi* (Dalla Vecchia, 1995). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* 115 (2): 159–188.
- Dial KP. 1992. Avian forelimb muscles and nonsteady flight: Can birds fly without using the muscles in their wings? *The Auk* 109 (4): 874–885.
- Dixon AD. 1997. Prenatal development of the facial skeleton. In: Dixon AD, Hoyte DAN, Rönning O, editors. *Fundamentals of Craniofacial Growth*. CRC Press LLC. pp. 60–89.
- Elgin R, & Frey E. 2008. The problem of the pterosaur wrist. 6th Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologists. Spisska Nova Ves, Slovak Republic. Volume of abstracts, pp. 35.
- Elgin R, & Frey E. 2008. You show me your sutures and I'll tell you your age: Age traces in a young *Anhanguera* skeleton. 6th Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologists, Spisska Nova Ves, Slovak Republic. Volume of abstracts, p. 33–34.

- Elgin R, Hone DWE, & Frey E. 2011. The extent of the pterosaur flight membrane. *Acta Palaeontologica Polonica*, 56: 99-111.
- Erickson GM, Rauhut O, Norell MA, Zhonghe Z, Turner AH, Inouye BD, Hu D, & Norell MA. 2009. Was dinosaurian physiology inherited by birds? Reconciling slow growth in *Archaeopteryx*. *PLoS One* 4 (10) e7390.
- Fastnacht M. 2005. Jaw mechanics of the pterosaur skull construction and the evolution of toothlessness. PhD Thesis. Johannes Gutenberg Universität, Mainz, pp. 31-32 & 180-185.
- Francillon-Vieillot H, de Buffrénil V, Castanet J, Gerandie J, Meunier FJ, Sire JY, Zylberberg LL, & de Ricqlès A. 1990. Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues. In: JG Carter, (ed.). *Skeletal biomineralization: Patterns, process and evolutionary trends I*. Van Nostrand Reinhold. New York. pp. 471–530.
- Frazzetta TH. 1962. A functional consideration of cranial kinesis in lizards. *Journal of Morphology* 111: 287–319.
- Frazzetta TH. 1983. Adaptation and function of cranial kinesis in reptiles: a time–motion analysis of feeding in alligator lizards. In: Rhodin AGJ, Miyata K (eds). *Advances in Herpetology and Evolutionary Biology: Essays in Honor of E.E. Williams*. Cambridge: Museum of Comparative Zoology Publication. pp. 222–244.
- Frey E, & Riess J. 1981. A new reconstruction of the pterosaur wing. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abh.* 161: 1–27.
- Frey E, Buchy MC, & Martill DM. 2003. Middle- and bottom-decker Cretaceous pterosaurs: unique designs in active flying vertebrates. In: Buffetaut E, Mazin JM, eds. *Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs*, Geological Society, Special Publication, 217: 267–274.
- Frey E, Buchy MC, & Stinnesbeck, W. 2006. *Muzquizopteryx coahuilensis* n.g, n.sp., a nyctosaurid pterosaur with soft tissue preservation from the Coniacian (Late Cretaceous) of northeast Mexico (Coahuila). *Oryctos* 6: 19-39.
- Galton PM. 1974. The ornithischian dinosaur *Hypsilophodon* from the Wealden of the Isle of Wight. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, 25 (1): 1–152.
- Gasparini Z, Fernández M, & de La Fuente M. 2004. A new pterosaur from the Jurassic of Cuba. *Palaeontology*, 47 (4): 919-927.
- Gauthier JA, & Padian K. 1985. Phylogenetic, functional, and aerodynamic analyses of the origin of birds and their flight. In M. K. Hecht, J. H. Ostrom, G. Violh, and P. Wellnhofer (eds.), *The Beginnings of Birds: Proceedings of the International Archaeopteryx Conference, Eichstätt 1984*. Freunde des Jura-Museums Eichstätt, Eichstätt 185-197.

- Gross W. 1934. Die Typen des mikroskopischen Knochenbaues bei fossilen Stegocephalen und Reptilien. *Zeitschrift für Anatomie* 103: 731–764.
- Gussekloo SWS, & Bout RG. 2005. Cranial kinesis in palaeognathous birds. *Journal of Experimental Biology* 208: 3409-3419.
- Hankin EH, & Watson DMS. 1914. On the flight of pterodactyls. *The Aeronautical Journal* **18**: 324-335.
- Hazlehurst GA, & Rayner JMV. 1992. An unusual flight mechanism in the Pterosauria. *Palaeontology* 35 (4): 927-941.
- Heptonstall WB. 1971. An analysis of the flight of the Cretaceous pterodactyl *Pteranodon ingens* Marsh. *Scottish Journal of Geology* 7: 61–78.
- Herrel A, De Vree F, Delheusy V, & Gans C. 1999. Cranial kinesis in gekkonid lizards. *Journal of Experimental Biology* 202: 3687-3698.
- Herrel A, & De Vree F. 1999. Kinematics of intraoral transport and swallowing in the herbivorous lizard *Uromastix acanthinurus*. *Journal of Experimental Biology* 202: 1127–1137.
- Herring S, & Teng S. 2000. Strain in the braincase and its sutures during function. *American Journal of Physical Anthropology* 112: 575-593.
- Hill JE, & Smith JD. 1984. Bats. A Natural History. British Museum (Natural History), Publication No: 877, pp: 53.
- Holliday CM, & Witmer LM. 2007. Archosaur adductor chamber evolution: Integration of musculoskeletal and topological criteria in jaw muscle homology. *Journal of Morphology* 268: 457-484.
- Holliday CM, & Witmer LM. 2008. Cranial kinesis in dinosaurs: Intracranial joints, protractor muscles, and their significance for cranial evolution and function in diapsids. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28 (4): 1073-7088.
- Hone DWE, & Benton MJ. 2008. Contrasting Total-evidence and Supertree methods: the origin of the pterosaurs. *Zitteliana B* 28: 35-60.
- Hooley RW. 1913. On the skeleton of *Ornithodesmus latidens*; an Ornithosaur from the Wealden Shales of Atherfield (Isle of Wight). *Quarterly Journal of the Geological Society* 96 (274): 372-422.
- Iordansky NN. 1989. “Jaw apparatus of perennibranchiate urodelans and some problems of heterochronous evolution.” *Zoologicheskyy Zhurnal* 73 (12): 87–99. (in Russian)
- Iordansky NN. 1990. Evolution of cranial kinesis in lower tetrapods. *Netherlands Journal of Zoology* 40: 32-54.

- Kellner AWA. 1989. A new edentate pterosaur of the Lower Cretaceous from the Araripe Basin, Northeast Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 61 (4): 439-446.
- Kellner AWA. 1996. Description of the braincase of two Early Cretaceous pterosaurs (Pterodactyloidea) from Brazil. *American Museum Novitates* 3175: 1-34.
- Kellner AWA. 2003. Pterosaur phylogeny and comments on the evolutionary history of the group. In: Buffetaut E, Mazin JM, editors. *Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs*. Geological Society Special Publication, no.217, p.105-137.
- Kellner AWA, & Langston W. 1996. Cranial remains of *Quetzalcoatlus* (Pterosauria, Azhdarchidae) from late Cretaceous sediments of Big Bend National Park, Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16 (2): 222-231.
- Kellner AWA, & Tomida Y. 2000. Description of a new species of Anhangeridae (Pterodactyloidea) with comments on the pterosaur fauna from the Santana Formation (Aptian -Albian), Northeastern Brazil. *National Science Museum Monographs* 17: 1-135.
- Lee MSY. 2001. Molecules, morphology, and the monophyly of diapsid reptiles. *Contributions to Zoology* 70 (1): 1-22.
- Lü J, Gao Y, Xing L, Li Z, & Ji Q. 2007. A new species of *Huaxiapterus* (Pterosauria: Tapejaridae) from the Early Cretaceous of Western Liaoning, China. *Acta Geologica Sinica* 81 (5): 683-687.
- Lü J, Unwin DM, Jin X, Liu Y, & Ji Q. 2009. Evidence for modular evolution in a long tailed pterosaur with a pterodactyloid skull. *Proceedings of the Royal Society B* 277 (1680): 383-389.
- Lü J, Unwin DM, Deeming CD, Jin X, Liu Y, & Ji Q. 2011. An egg-adult association, gender, and reproduction in pterosaurs. *Science* 331: 321-324.
- Mazzetta GV, Farina RA, & Vizcaino SF. 1998. On the palaeobiology of the South American horned theropod *Carnotaurus sastrei* Bonaparte. In: Pérez-Moreno BP, Holtz TR, Sanz Jr. JL, Moratalla JJ, editors. *Aspects of Theropod Paleobiology*. Gaia N° 15. pp. 185-192.
- McKritick MC. 1985. Myology of the pectoral appendage in kingbirds (*Tyrannus*) and their allies. *The Condor* 87: 402-417.
- Metzger K. 2002. Cranial kinesis in Lepidosauria: Skulls in motion. In: Aerts P, Aout KD, Herrel A, Van Damme R, editors. *Topics in Functional and Ecological Vertebrate Morphology*. Shaker Publishing, Maastricht. pp. 15-46.
- Meyers RA. 1992. Morphology of the shoulder musculature of the American kestrel, *Falco sparverius* (Aves), with implications for gliding flight. *Zoomorphology* 112: 91-103.

- Norberg UM. 1969. An arrangement giving a stiff leading edge to the hand wing in bats. *Journal of Mammalogy* 50 (4): 766-770.
- Norberg UM. 1970. Functional osteology and myology of the wing of *Plecotus auritus* Linnaeus (Chiroptera). *Arkiv för Zoologi* 22: 483 -543.
- Norberg UM. 1972. Functional osteology and myology of the wing of the Dog-Faced bat *Rousettus aegyptiacus*. *Zoomorphology* 73 (1): 1-44.
- Norberg UM. 1990. Vertebrate flight. *Zoophysiology* 27: 209-211.
- Norman DB. 1984. On the cranial morphology and evolution of ornithomimid dinosaurs. *Symposia of the Zoological Society of London* 52:521-547.
- Norman DB, & Weishampel DB. 1985. Ornithomimid feeding mechanisms: their bearing on the evolution of herbivory. *American Naturalist* 126: 151-164.
- Ősi A. 2010. Feeding related characters in basal pterosaurs: implications for dental function, jaw mechanism and diet. Lethaia, DOI: 10.1111/j.1502-3931.2010.00230.x
- Ősi A, & Prondvai E. 2009. Forgotten pterosaurs in Hungarian collections: first description of *Rhamphorhynchus* and *Pterodactylus* specimens. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abh* 252 (2): 167-180.
- Ősi A, Prondvai E, Frey E, & Pohl B. 2010. New interpretation of the palate of pterosaurs. *The Anatomical Record*, 293: 243-258.
- Padian K. 1983a. Osteology and functional morphology of *Dimorphodon macronyx* (Buckland) (Pterosauria: Rhamphorhynchoidea) based on new material in the Yeal Peabody Museum. *Postilla* 189.
- Padian K. 1983b. A functional analysis of flying and walking in pterosaurs. *Paleobiology* 9: 218-239.
- Padian K. 1984. A large pterodactyloid pterosaur from the Two Medicine Formation (Campanian) of Montana. *Journal of Vertebrate Paleontology* 4 (4): 512-524.
- Padian K, & Rayner JMV. 1993. The wings of pterosaurs. *American Journal of Science* 293-A: 91-166.
- Padian K, & Horner JR. 2004. Physiology. In: Weishampel, D., Dodson, P., Osmólska, H. (Eds.), *The Dinosauria*, 2nd ed. University of California Press, Berkeley, pp. 660-671.
- Padian K, Horner JR, & de Ricqlès A. 2004. Growth in small dinosaurs and pterosaurs: the evolution of archosaurian growth strategies. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24 (4): 555-571.
- Palmer C. 2010. Flight in slow motion. *Proceedings of the Royal Society B*. doi: 10.1098/rspb.2010.2179

- Patchell FC, & Shine R. 1986. Feeding mechanisms in pygopodid lizards: How can *Lialis* swallow such large prey? *Journal of Herpetology* 20: 59–64.
- Ponton F, Elzanowski A, Castanet J, Chinsamy A, de Margerie E, de Ricqlès A, & Cubo J. 2004. Variation of the outer circumferential layer in the limb bones of birds. *Acta Ornithologica* 39 (2): 21-24.
- Prondvai E, & Hone DWE. 2009. New models for the wing extension in pterosaurs. *Historical Biology*, 20 (4): 237 – 254.
- Prondvai E, & Ősi A. 2011. Potential for intracranial movements in pterosaurs. *The Anatomical Record*, 294: 813-830.
- Prondvai E, Stein K, Sander PM, & Ősi A. (előkészületben). Life history of *Rhamphorhynchus* inferred from bone histology and the diversity of pterosaurian growth strategies.
- Reid REH. 1996. Bone histology of the Cleveland-Lloyd dinosaurs and of dinosaurs in general, Part I: Introduction: Introduction to bone tissues. *Brigham Young University Geology Studies* 41: 25–72.
- Ricklefs RE. 1973. Patterns of growth in birds. II. Growth rate and mode of development. *Ibis* 115: 177-201.
- de Ricqlès A, Padian K, Horner JR, & Francillon-Viellot H. 2000. Paleohistology of the bones of pterosaurs (Reptilia: Archosauria): anatomy, ontogeny and biochemical implications. *Zoological Journal of the Linnean Society* 129: 349-385.
- de Ricqlès A, Padian K, & Horner JR. 2003. On the bone histology of some Triassic pseudosuchian archosaurs and related taxa. *Annales de Paléontologie* 89: 67-101.
- de Ricqlès A, Horner JR, & Padian K. 2006. The interpretation of dinosaur growth patterns. *Trends in Ecology and Evolution* 21(11): 596-597.
- Rieppel O. 1978. The phylogeny of cranial kinesis in lower vertebrates, with special reference to the Lacertilia. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abh* 156: 353-370.
- Rieppel O. 1993. Patterns of diversity in the reptilian skull. In: Hanken J, Hall BK editors. The skull: Patterns of structural and systematic diversity. University of Chicago Press. Chicago. pp. 344-390.
- Rieppel O, & Gronowski RW. 1981. The loss of the lower temporal arcade in diapsid reptiles. *Zoological Journal of the Linnean Society* 72 (3): 203-217.
- Rodrigues T, & Kellner AWA. 2008. Review of the pterodactyloid pterosaur *Coloborhynchus*. *Zitteliana* B 28:219-228.

- Ryabinin AN. 1948. „Remarks on a flying reptile from the Jurassic of the Kara-Tau”. *Akademia Nauk*, Paleontological Institute, Trudy, Moscow and Leningrad, 15 (1): 86-93. (In Russian)
- Sander PM, & Klein N. 2005. Developmental plasticity in the life history of a prosauropod dinosaur. *Science* 310:1800–1802.
- Sayão JM. 2003. Histovariability in bones of two pterodactyloid pterosaurs from the Santana Formation, Araripe Basin, Brazil: preliminary results. *In*: Buffetaut E, Mazin JM, eds. *Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs*, Geological Society, Special Publication, 217: 335–342.
- Schwarz D, Frey E, & Meyer C. 2007a. Novel reconstruction of the orientation of the pectoral girdle in sauropods. *The Anatomical Record* 290: 32-47.
- Schwarz D, Wings O, & Meyer CA. 2007b. Super sizing the giants: first cartilage preservation at a sauropod dinosaur limb joint. *Journal of the Geological Society of London*, 164: 61-65.
- Seitz AL. 1907. Vergleichende Studien über den mikroskopischen Knochenbau fossiler und rezenter Reptilien. *Nova Acta Abhandlungen der Kaiserliches Leop.-Carol. Deutschen Akademie der Naturforschung* 37: 230–370.
- Sereno PC. 1991. Basal archosaurs: phylogenetic relationships and functional implications. *Journal of Vertebrate Paleontology Supporting Information* 11:1-53.
- Shigley J, & Mischke C. 1986. *Standard Handbook of Machine Design*, pp. 2-15. McGraw-Hill.
- Short GH. 1914. Wing adjustments of pterodactyls. *Aeronautical Journal* 18: 336 -343.
- Smith KK, & Hylander WL. 1985. Strain gauge measurement of mesokinet movement in the lizard *Varanus exanthematicus*. *Journal of Experimental Biology* 114: 53–70.
- Solomon FV. 1993. *Lehrbuch der Geflügelanatomie*. Gustav Fischer Verlag, Jena and Stuttgart: pp: 102, 479.
- Starck JM, & Chinsamy A. 2002 Bone microstructure and developmental plasticity in birds and other dinosaurs. *Journal of Morphology* 254, 232–246.
- Starck JM, & Ricklefs RE. 1998. Avian growth rate data set. *In*: Avian growth and development. Evolution within the altricial-precocial spectrum, Edited by J. M. Starck and R. E. Ricklefs, Oxford University Press, New York, USA, pp. 381-423.
- Stecher R. 2008. A new Triassic pterosaur from Switzerland (Central Austroalpin, Grisons), *Raeticodactylus filisurenensis* gen. et sp. nov. *Swiss Journal of Geosciences* 101: 185-201.
- Steel L. 2008. The palaeohistology of pterosaur bone: an overview. *Zitteliana* B, 28: 109-125.

- Stein K, & Sander M. 2009. Histological core drilling: a less destructive method for studying bone histology. *In* M. A. Brown, J. F. Kane, and W. G. Parker (eds.), *Methods In Fossil Preparation: Proceedings of the first Annual Fossil Preparation and Collections Symposium*. pp. 69-80.
- Summers AP, & Wake MH. 2005. The retroarticular process, streptostyly and the caecilian jaw closing system. *Zoology* 108: 307-315.
- Szentágothai J, & Réthelyi M. 2006. *Funkcionális Anatómia I*. Réthelyi M. szerk, 8. kiad. Medicina Press. Budapest. pp. 375-399.
- Throckmorton G. 1976. Oral food processing in two herbivorous lizards, *Iguana iguana* (Iguanidae) and *Uromastix aegypticus* (Agamidae). *Journal of Morphology* 148: 363-390.
- Tischlinger H, & Frey E. 2002. Ein *Rhamphorhynchus* (Pterosauria, Reptilia) mit ungewöhnlicher Flughauterhaltung aus dem Solnhofener Plattenkalk. *Archaeopteryx* 20: 1-20.
- Tumarkin-Deratzian AR. 2007. Fibrolamellar bone in wild adult *Alligator mississippiensis*. *Journal of Herpetology* 41 (2): 341-345.
- Unwin DM. 2003. On the phylogeny and evolutionary history of pterosaurs. *In*: Buffetaut E, Mazin JM, editors. *Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs*. Geological Society Special Publication, no.217, pp. 139-190.
- Unwin DM. 2005. *The Pterosaurs: From Deep Time*. Pi Press. New York. pp. 140-164; 187-188.
- Vaughan TA. 1959. Functional morphology of three bats: *Eumops*, *Myotis*, *Macrotus*. University of Kansas Publications, Museum of Natural History 12: 1-153.
- Vazquez RJ. 1994. The automating skeletal and muscular mechanisms of the avian wing (Aves). *Zoomorphology* 114: 59-71.
- Veldmeijer AJ, Meijer HJM, & Signore M. 2006. *Coloborhynchus* from the Lower Cretaceous Santana Formation, Brazil (Pterosauria, Pterodactyloidea, Anhangueridae); an update. www.PalArch.nl, *Vertebrate Paleontology* 3 (2): 15-29.
- Versluys J. 1910. Streptostylie bei Dinosauriern, nebst Bemerkungen über die Verwandtschaft der Vögel und Dinosaurier. *Zoologische Jahrbücher, Abt. Anatomie* 30: 175-260.
- Versluys J. 1912. Das Streptostylie-Problem und die Bewegungen im Schädel bei Sauropsiden. *Zoologische Jahrbücher, Abt. Anatomie* (Supporting Information 15): 545-716.
- Wang X, & Zhou Z. 2003. A new pterosaur (Pterodactyloidea, Tapejaridae) from the Early Cretaceous Jiufotang Formation of Western Liaoning, China and its implications for biostratigraphy. *Chinese Science Bulletin* 48 (1): 16-23.

- Wang X, Kellner AWA, Zhou Z, & Campos D de A. 2007. A new pterosaur (Ctenochasmatidae, Archaeopteroidea) from the Lower Cretaceous Yixian Formation of China. *Cretaceous Research* 28: 245-260.
- Wang X, Kellner AWA, Jiang S, & Meng X. 2009. An unusual long-tailed pterosaur with elongated neck from western Liaoning of China. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 81 (4): 793-812.
- Wellnhofer P. 1974. *Campylognathoides liasicus* (Quenstedt), an Upper Liassic pterosaur from Holzmaden – The Pittsburgh specimen. *Annals of Carnegie Museum* 45: 5-34.
- Wellnhofer P. 1975. Die Rhamphorhynchoidea (Pterosauria) der Oberjura-Plattenkalke Süddeutschlands. I. Allgemeine Skelettmorphologie. II. Systematische Beschreibung. *Palaeontographica* Abt. A, 148: 1-33 & 132–186.
- Wellnhofer P. 1978. Handbuch der Paläoherpetologie. Teil 19. Pterosauria. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag. pp. 5-28; 31; 34-37; 68-69.
- Wellnhofer P. 1982. Zur Biologie der Flugsaurier. *Natur und Museum* 112 (9): 279-291.
- Wellnhofer P. 1985. Neue Pterosaurier aus der Santana Formation (Apt) der Chapada do Araripe, Brasilien. *Palaeontographica* Abt. A. 187: 105-182.
- Wellnhofer P. 1991. The Illustrated Encyclopedia of Pterosaurs. Salamander, London, pp. 53-54; 153.
- Wellnhofer P, & Kellner AWA. 1991. The skull of *Tapejara wellnhoferi* Kellner (Reptilia: Pterosauria) from the Lower Cretaceous Santana Formation of the Araripe Basin, Northeastern Brazil. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie* 31: 89–106.
- Wells NA. 1989. Making thin sections. In R. M. Feldmann, R. E. Chapman, and J. T. Hannibal (eds.), *Paleotechniques*. Dept. of Geological Sciences, University of Tennessee, Knoxville, TN. pp. 120-129.
- Wild R. 1978. Die Flugsaurier (Reptilia, Pterosauria) aus der Oberen Trias von Cene bei Bergamo, Italien. *Bolletino della Società Paleontologica Italiana* 17 (2): 176-256.
- Wild R. 1984. Flugsaurier aus der Obertrias von Italien. *Naturwissenschaften* 71: 1-11.
- Wilkinson MT. 2008. Three-dimensional geometry of a pterosaur wing skeleton, and its implications for aerial and terrestrial locomotion. *Zoological Journal of the Linnean Society* 154: 27-69.
- Wilkinson MT, Unwin DM, & Ellington CP. 2006. High lift function of the pteroid bone and forewing of pterosaurs. *Proceedings of the Royal Society B* 273: 119–126.

- Witmer LM. 1995. The Extant Phylogenetic Bracket and the importance of reconstructing soft tissues in fossils. *In*: Thomason JJ, editor. *Functional Morphology in Vertebrate Paleontology*. Cambridge University Press. New York. pp. 19–33.
- Witton MP. 2008. A new approach to determining pterosaur body mass and its implications for pterosaur flight. *In* Buffetaut, E. and D. W. E. Hone, (eds.) (Special volume: Flugsaurier: pterosaur papers in honour of Peter Wellnhofer), *Zitteliana*, Series B, 28 pp. 143-158.
- Young B, Lowe JS, Stevens A, Heath JW, & Deakin PJ. 2006. Young B, Lowe, JS, Stevens, A, & Heath, JW. eds. *Wheater's functional histology. A text and colour atlas*. Fifth edition, Churchill Livingstone Elsevier. London. pp. 65-79.
- Zusi RL. 1984. A functional and evolutionary analysis of rhyngochinesis in birds. *Smithson Contributions to Zoology* 395: 1-40.
- Zusi RL. 1993. Patterns of diversity in the avian skull. *In*: Hanken J, Hall BK, editors. *The skull: Patterns of structural and systematic diversity*. University of Chicago Press. Chicago. pp. 391-437.



“...the only treasure it produced was knowledge.”

Sir David Attenborough