

**AZ IHARKÚTI KÉSŐ-KRÉTA KÉTÉLTŰ FAUNA
VIZSGÁLATA TAXONÓMIAI, FUNKCIONÁLIS
ANATÓMIAI, PALEOÖKOLÓGIAI ÉS
PALEOBIOGEOGRÁFIAI SZEMPONTBÓL**

SZENTESI ZOLTÁN

FÖLDTUDOMÁNYI DOKTORI ISKOLA

Dr. Gábris Gyula egyetemi tanár, PhD

FÖLDTAN – GEOFIZIKA PROGRAM

Prof. Dr. Mindszenty Andrea, PhD

Témavezető: Dr. Görög Ágnes, egyetemi docens, PhD
Konzulensek: Dr. Venczel Márton, tudományos főkutató, PhD
Dr. Ősi Attila, kutatócsoport vezető, PhD

EÖTVÖS LORÁND TUDOMÁNYEGYETEM
TERMÉSZETTUDOMÁNYI KAR
ŐSLÉNYTANI TANSZÉK

Tartalomjegyzék

Bevezetés és célkitűzések	2.
Az iharkúti felső-kréta gerinces lelőhely földrajzi elhelyezkedése és földtani háttere	4.
A magyarországi mezozoós gerinces lelőhelyek kutatástörténete	11.
A modern kétélűek (Lissamphibia) kutatásának rövid története	12.
A vizsgált anyag és munkamódszerek	20.
Az iharkúti kétélű leletek leírása és összehasonlítása	37.
A <i>Bakonybatrachus</i> és a <i>Hungarobatrachus</i> izomzatának és mozgásmódjának rekonstrukciója	71.
A leletek értelmezése paleobiológiai szempontból	95.
Az iharkúti lelőhelyről előkerült kétélű csontok tafonómiai jellemzői, és a leletek értelmezése paleoökológiai szempontból	97.
A leletek értelmezése paleobiogeográfiai szempontból	102.
Összefoglalás	113.
Abstract	114.
Köszönetnyilvánítás	115.
Hivatkozott irodalom	116.

Bevezetés és célkitűzések

A mikrogerinces lelőhelyek fontos forrásai a paleontológiai információknak, ezért fontos a vizsgált rétegek üledékeinek leiszapolása és az iszapolási maradék gondos átvizsgálása. Nagymennyiségű fosszília nyerhető általa, mely sokkal több információt nyújthat a ritka taxonokról, mint például egyetlen csontváz (pl. BASZIO 2008).

A mikrogerinces-leletek megtartása többnyire nem túl jó a vízben, szuszpenzióban való szállítódás miatt, de többnyire megőrzik az azonosításukhoz szükséges jellegeik nagy részét. Koponyacsontok, függesztőövek egyes részei és a végtagsontok epifízisei maradnak meg általában tanulmányozható állapotban, de a legellenállóbbak a kemény zománcréteget viselő fogak, melyek akár több kilométeres szállítódást is elviselhetnek a szállító közegtől függően.

Az iszapolási anyagban többnyire megtalálható az egykori ökoszisztéma fosszilizációra alkalmas összes eleme, mely egy összetettebb képet ad az egykori környezetről és élővilágról, ezáltal segítséget nyújthat az egyes csoportok paleoökológiai viszonyainak elemzéséhez, jobb megértéséhez is. Ezért szükséges az iharkúti felső-kréta (santoni) lelőhelyen Csehbányai Formációba tartozó összes üledéktípusból mintát gyűjteni és iszapolni, valamint azokat alaposan megvizsgálni.

Az iharkúti felső-kréta gerinces lelőhelyen folyó rendszeres ásatásokon 2005 nyara óta veszek részt, melynek során intenzív, a Csehbányai Formáció összes üledékére kiterjedő iszapolási munkálatokat is végeztem.

A modern kétéltűek (Lissamphibia) mezozoós evolúciója még számos kérdésben tisztázatlan és igaz ez a kréta időszakra is. A felső-krétából a cenomán és a campani között eddig más európai lelőhelyről nem ismertek kétéltű leletek (SANCHÍZ 1998, PEREDA-SUBERBIOLA 2009), így az ehhez az időszakhoz kötődő evolúciós történetük is homályba vész. Ez teszi különösen értékkessé a dolgozat tárgyát képező, santoni korú iharkúti leleteket, melyek mintegy összekötőkapocsként szolgálhatnak a kétéltűek evolúciós történetében a cenomán és a campani között. Magyarországon ilyen jellegű, a mezozoós kétéltűeket érintő átfogó vizsgálatok ezidáig még nem történtek.

A szakdolgozati témám folytatásaként a viszonylag jó megtartású iharkúti, felső-kréta kétéltű leletanyag teljeskörű feldolgozását tűztem ki célul, mely magában

foglalja a taxonómiai vizsgálatokon túl a leletek paleobiológiai, paleoökológiai vizsgálatát és paleobiogeográfiai viszonyait is.

A feladat végrehajtásához több tonnányi iszapolási maradékot kellett átvizsgálnom, és belőlük a mikro-fossziliákat kinyernem, mely igen időigényes, ezért a munka megkönnyítésére szükségessé vált egy jóval hatékonyabb módszer továbbfinomítása.

Az Iharkútról előkerült kételtű leletek részletes taxonómiai vizsgálatához és rokonsági kapcsolatainak feltárásához fontos azok pontos és részletes ábrázolása fotók, rajzok és pásztázó elektronmikroszkópos felvételek segítségével. A paleobiológiai és paleoökológiai viszonyok tisztázásához fontos a leletek részletes tafonómiai vizsgálatát is elvégezni és összehasonlítani más európai lelőhelyek adataival az irodalmi adatok alapján, külföldi kollégákkal való konzultáció során, vagy akár személyes tapasztalatok révén is.

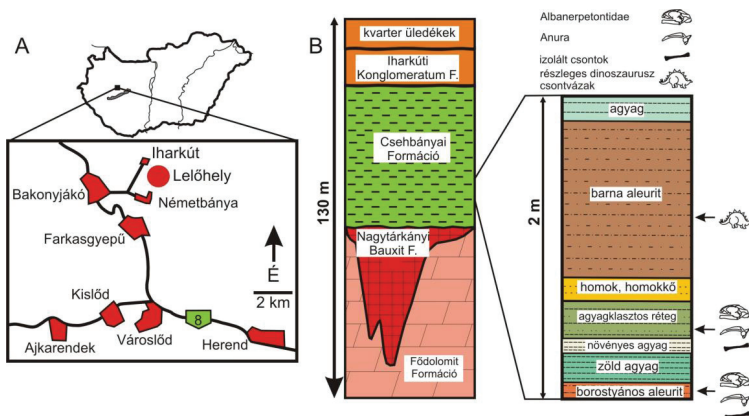
A lelőhelyről előkerült békák mozgásmódjának rekonstruálását is célul tűztem ki, melyhez elengedhetetlenül szükséges a mai békák csontvázának és izomzatának pontos ismerete, ehhez nagy segítséget nyújt az irodalmi adatokon kívül az elhullott, recens kételtűekből preparátumok készítése, melyek a csonttöredékek taxonómiai meghatározásakor is igen hasznosnak bizonyulnak.

A Lissamphibiák evolúciós szempontból meglehetősen konzervatívok, a törzsfajlódásuk viszonylag lassú, ezért a mezozoós formák sok tekintetben nagyon hasonlóak a recens alakokhoz (kivéve az Allocaudatákat). A kora-triászban történt megjelenésüktől egészen a középső-miocénig igen kevés, és többnyire töredékes leletanyag áll csak rendelkezésünkre. A modern kételtűek konzervatívizmusa és a gyér, töredékes mezozoós leletanyag egyaránt indokolja, hogy a korban lényegesen fiatalabb taxonokat is figyelembe kell venni, valamint a recens leletekkel is össze kell hasonlítani az iharkúti leleteket is.

A paleobiogeográfiai vizsgálatokhoz, a kételtűek ősföldrajzi elterjedéséhez az európai felső-kréta lelőhelyek, és azok kételtű faunáinak ismerete szükséges, melyet nagyrészt az irodalmi adatok ismeretéből, másrészt saját tapasztalatok alapján végezhető el figyelembe véve a Föld akkori lemeztektonikai képét is.

Az iharkúti felső-kréta gerinces lelőhely földrajzi elhelyezkedése és földtani háttere

A lelőhely az Északi-Bakonyban Bakonyjákó községtől nagyjából 3 km-re keletre, míg Németbányától 2 km-re északra, az egykori Iharkút település határától néhány száz méterre a Bakonyi Bauxitbánya Zrt. egykori külfejtéses bauxitbányájában, a Németbánya II-es és III-as lencsék területén található (1. ábra, A). A bauxitot mára már kitermelték, és a terület rekultiváció alatt áll (Ősi 2003).

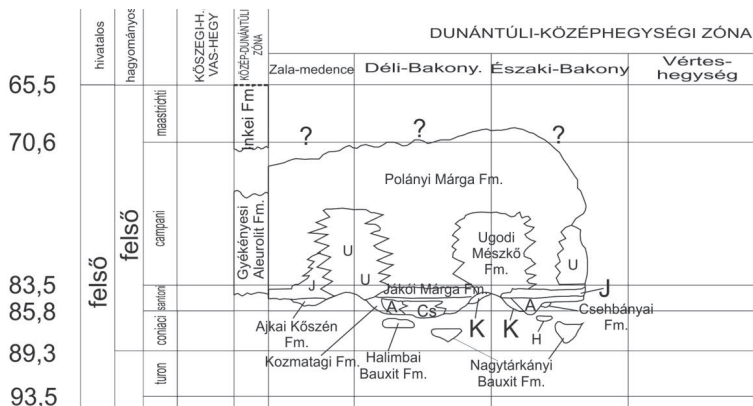


1. ábra. Az iharkúti késő-kréta gerinces lelőhely földrajzi helyzete (A), és a lelőhely sematikus földtani szelvénye (B).

Az iharkúti terület és környéke elsősorban a bauxitkutatásnak köszönhetően, a Bakony földtani szempontból egyik legalaposabban vizsgált területe. Számos tanulmány foglalkozott ezen okból a környék késő-kréta üledékciklusának elemzésével és értelmezésével (NOSZKY 1951, HAAS & JOCHA-EDELÉNYI 1979, HAAS et al. 1984, GELLAI et al. 1985).

A területen felszínre bukkanó legidősebb képződménye, mely egyben a bauxit (Nagytrankányi Bauxit Formáció) fekvését is adja a Fődolomit Formáció A dolomit tektonikusan kialakult, karsztos mélyedéseiben halmozódott fel a bauxit (1. ábra) (MINDSZENTY et al. 1984).

A bauxit döntő része a felső-triász – felső-kréta közötti bauxitszintbe, kronosztratigráfiaailag a felső-kréta sorozatba tartozik (MINDSZENTY et al. 1984)(2. ábra).

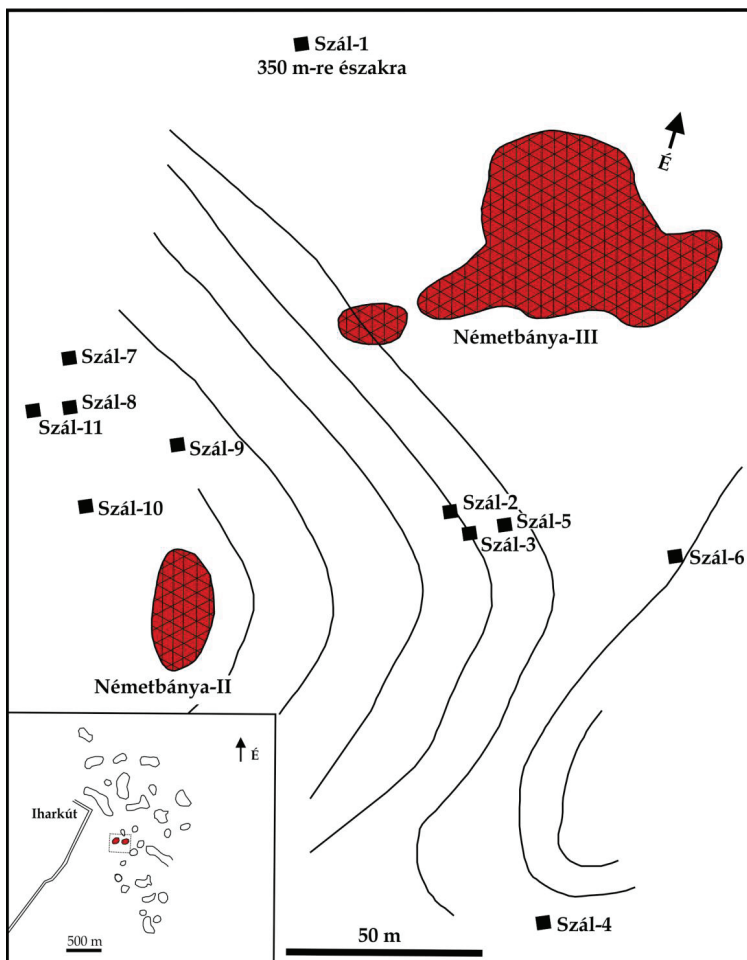


2. ábra A felső-kréta a Bakonyban KNAUER, GÖRÖG és társai munkája nyomán (in prep.).

A bauxitra és egyben a felső-triász dolomitra is eróziós diszkordanciával települ a Csehbányai Formáció az iharkút-németbányai területen. Tágabb elterjedését tekintve a formációhoz tartozó képződmények két, 10–15 km széles, ÉK-DNy-i csapású, Bakonybél-től Gyepükajánig húzódó zónában fejlődtek ki. A legnagyobb vastagságát (kb. 200 m) a Csehbányai-medencében éri el (JOCHA-EDELÉNYI 1988). Iharkúton a Németbánya II-es és III-as (3. ábra) lencsékben a bányaművelés a formációba tartozó rétegeket mintegy 50–60 m vastagságban tárta fel (KOC SIS et al. 2009, ŐSI & MINDSZENTY 2009).

A Csehbányai Formáció (1. ábra, B) egy jellegzetes ciklusos felépítésű, folyóvíz-ártéri képződmény, mely igen változatos üledékekből épül fel. Főleg talajosodott tarkaagyag, agyag, agyagos-, finomhomokos aleuroliit, finom- és középszemcsés homok és homokkő rétegek alkotják (HAAS et al. 1977, JOCHA-EDELÉNYI 1988, JOCHA-EDELÉNYI & CSÁSZÁR 1997, ŐSI & MINDSZENTY 2009). A bánya által feltárt üledékek uralkodóan ártéri eredetűek (kb. 80 %), melyekbe keskeny csatornakitöltésként homokkőtestek ékelődnek. Az ártéri üledékek igen gyakran talajosodtak. Az ártéri ciklusokban jelenlévő paleotalaj szintekre jellemző, hogy a

rétegsorban felfelé haladva a hidromorfia egyre gyakoribb, ezzel párhuzamosan a talajok genetikai szintje pedig egyre inkább csökkenő tendenciát mutat. A homokos



3. ábra. A feltárások elhelyezkedése a lelőhelyen. Az iherkúti bauxitbánya térképészvázlatán (bal alsó ábra) szaggatott vonallal jelölt terület került nagyításra (Ősi 2003 nyomán módosítva). A fekete négyszögek a feltárások, míg a rácszott vörös foltok az egykori bauxit-lencsék helyét jelölik.

közbetelepülések lepelszerű, vagy sekély csatornakitöltésekként vannak jelen. A bázisuk gyakran kavicsból és feltépett agyagklasztokból áll, valamint szenesedett (gyakran fuzinites) növényi maradványokat tartalmaz. Ez a legnagyobb energiájú közegben lerakódott réteg (1. ábra, B), melynek vastagsága 15–60 cm között változik (TUBA et al. 2006, ŐSI & MINDSZENTY 2009), és csontleletek nagytöbbsége is ebből a képződményből származik (KOC SIS et al. 2009). A mozaikszerű fácieskép, az artéri üledékek túlsúlya, a gyakori hidromorfia és a lapos medrek arra utalnak, hogy az egykori környezet egy kisesésű, nagy vízhozamú folyó, vagy esetleg egy delta síkság tengertől viszonylag távol eső része lehetett (MINDSZENTY A. szóbeli közlése). Erre a környezetre utalnak az iszapolási maradékból előkerült fossziliák is.

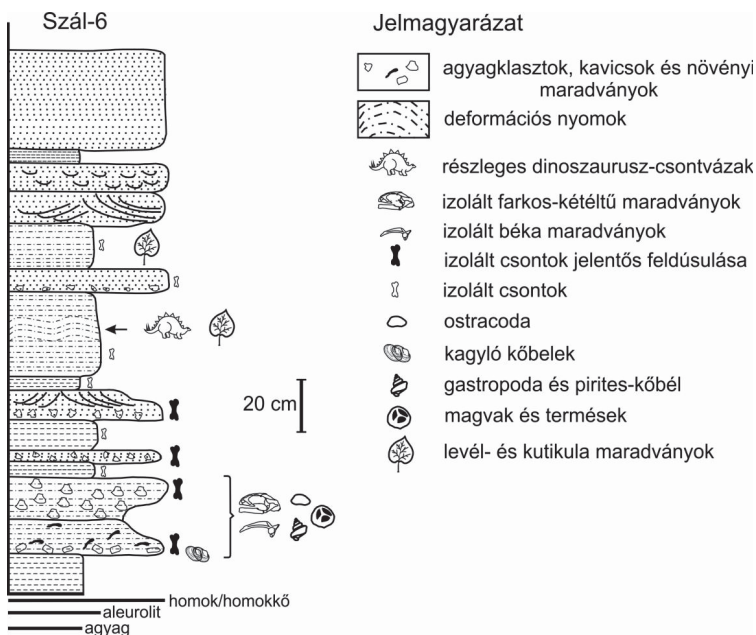
Általában a bázisbreccsa vastagsága és a belőle előkerült csontmaradványok mennyisége egyenes arányban áll egymással. A nagyon vékony rétegekben (10 cm vagy az alatt) sokszor nincs, vagy nagyon kevés a lelet, és az is többnyire a réteg bázisán található. Legtöbbször ezek teknőspáncél töredékek, hal-, krokodil- és dinoszaurusz-fogak. A vastagabb, 40–50 cm-t is meghaladó rétegekből kerülnek elő a nagyobb méretű, és a faunát jobban reprezentáló csontmaradványok. A maradványokra jellemző, hogy koncentráltan, úgynevezett „zsebekben” összegyűlve fordulnak elő. Egy-egy ilyen zseb a legkülönbözőbb taxonok maradványait tartalmazhatja, melyek szinte kivétel nélkül izolált maradványok (BOTFALVAI 2009). Ebből az üledékből került elő a béka (*Anura*) csontmaradványok (függeszűzővek, lábszárcsontok) legnagyobb része is (SZENTESI & VENCZEL 2010, 2012). A bázisbreccsa üledékek csatornakitöltésként bevágódnak az alatta lévő agyagos aleurit rétegekbe. Hirtelen jött áradásokkor kialakuló zagyárokhoz köthető a létrejöttük, mely során különféle növények és állatok maradványai mosódtak össze és rakódtak le egyes helyeken létrehozva a szervesanyagban gazdag, gerinces maradványokat is koncentráltan tartalmazó összletet (ŐSI & MINDSZENTY 2009).

Különböző vastagságú cementált homokkő a fedője a bázisbreccsának, melynek rétegtalpán időnként szintén kerülnek elő csontleletek. Erre aleurit, finomhomok vagy finomhomokkő, majd szürke, vagy helyenként (Szál-2, Szál-4 és Szál-6 lelőhelyek esetében) (4. ábra) kávébarna finomhomok, aleurit települ, melynek vastagsága elérheti a 1,5–2 m-t is. Sok növényi maradványt tartalmaz a barna színű aleurit is, melyből nagyon ritkán csontmaradványok is napvilágra (többnyire teknőspáncél töredékek) kerülnek, valamint részleges *Hungarosaurus* csontvázak (ŐSI 2003, MAKÁDI et al. 2006). A bázisbreccsa nagymennyiségű, de

töredékes Albanerpetontidae és béka leleteket (Discoglossidae és Pelobatidae) is tartalmaz, de innen kerültek elő a viszonylag jó megőrzésű *Hungarobatrachus* (Neobatrachia) iliumok is.

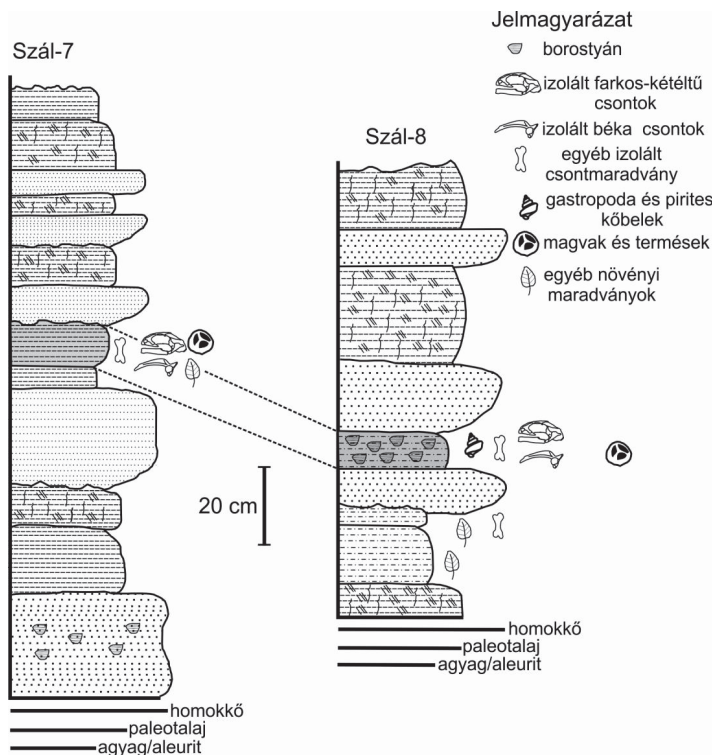
Az aleurolit felfelé fokozatosan finomodó szemcsemérettel megy át a tekintélyes vastagságot elérő zöld színű agyagba, mely képződmény a ciklust zárja. A ciklotémák vastagsága esetenként elérheti a 6-8 m-es vastagságot is, és sokszor talajosodott artéri fációssekkal záródik (vöröses-lilás-kékes színű tarkagyag) (Ösi 2003), melyek szintén tartalmazhatnak csontokat pl. krokodilfogakat és béka lábszárcsonttöredékeket.

A csontok feldúsulása és a csontvázak megjelenése úgy tűnik, hogy olyan fációssekhöz köthető, ahol az üledéket szállító közeg energiája hirtelen megnőtt (bázisbreccsa), majd ezután erősen lecsökkent (barna aleurolit) (Ösi 2003).



4. ábra. A fossziliában leggazdagabb lelőhely (Szál-6) vertikális szelvénye BOTFALVAI (2009) nyomán módosítva.

Feltétlenül szükséges megemlíteni a Némethánya-III-as lencse északi falában a triász dolomit felszíne fölött kb. 10 m-rel található sötétszürke, fekete igen nagy szervesanyag-tartalmú rétegeket (Szál-7, 8 (5. ábra), 10, 11 lelőhelyek) (MAKÁDI 2007) (3. ábra), melyek nagy mennyiségben tartalmaznak 1-3 mm-es, ritkábban 5-6 mm-es borostyán-darabokat is. Ebből a kőzetből is ismertek csontmaradványok, innen került elő a békalábszáracsont-törédek mellett az Albanerpetontidae (Allocaudata) leletek több mint 90%-a (SZENTESI 2006a,b,c; SZENTESI 2007a,b).



5. ábra. Az úgynevezett „borostyános” rétegeket magukba foglaló lelőhelyek sematikus szelvényei BOTFALVAI (2009) nyomán módosítva.

Említést érdemel még a Szál-7 lelőhelytől kb. 20 m-rel keletre, a dolomit felett mintegy 5 m-rel található agyagos réteg, mely viszonylag jó megtartású

levéllenyomatokat tartalmaz. Létezik még egy másik szint is, ahonnan szintén szép levéllenyomatok kerültek elő a Szál-1 lelőhely szomszédságában, a triász felszíntől jóval magasabban (kb. 30 m) szintén agyagos kőzetből. A bányafal leomlásakor (2009) biztonsági okokból a szóban forgó bányafalat rekultiválták, és ekkor ezt a réteget betemették. Elvétve előfordulnak levelek a bázisbreccsát fedő barna aleurolitban is, de ezek megtartása igen rossz a durvább szemcsékből álló üledék miatt, de kutikula vizsgálatra kiválóan alkalmas levéltöredékek gyűjthetők a Szál-6 rétegből (DULEBA 2008). Kétéltű maradványok innnen nem ismertek.

A kétéltű maradványok megítélésének szempontjából alapvető fontosságú az ezeket bezáró képződmény korának ismerete. BODROGI et al. (1996) a santoni–campani határt a Polányi Mária Formáció és a Jákói Mária között húzta meg. Mivel ez utóbbi fedőképződménye a Csehbányai Formációnak, így az csak santoni korú, vagy annál idősebb lehet. A palinológiai vizsgálatok alapján a Csehbányai Formáció kora felső-santoni (KNAUER & SIEGL-FARKAS 1992, BODOR & BARANYI 2009), melyet a paleomágneses adatok is megerősítenek (MÁRTONNÉ 2005). BODOR & BARANYI (in press) szerint az *Oculopollis zaklinskaieae* és *Brecolpites globosus* nagyszámú előfordulása valószínűsíti, hogy az iharkúti gerinces lelőhely üledékei a „C” palinozóna időtartama alatt képződtek. A *Triatrio-pollonites* jelenléte miatt az *Oculopollis-Triatriopollonites* szubzónába sorolja a képződményeket. A lelőhely rétegei idősebbek a CC17-es *Calulites obscurus* PERCH-NIELSEN, 1985 nannozónánál, de biztosan fiatalabbak a CC16-os *Lucianorhabdus cayeuxii* PERCH-NIELSEN, 1985 nannozóna bázisánál. A Csehbányai Formációt a lelőhelyen helyenként a nummuliteszes középső-eocén Szóci Mészkö Formáció fedi, bár többnyire ennek az áthalmazott anyagából álló, de még mindig középső-eocén Iharkúti Konglomerátum Formáció a fedőképződmény. Helyenként fedőként települ még az oligo-miocén Csatkai Formáció is, de az is előfordul, hogy a Csehbányai Formációra közvetlenül a kvarter üledékek következnek (GELLAI et al. 1985).

A magyarországi mezozoós gerinces lelőhelyek kutatástörténete

Magyarországon a mezozoikumot uralkodóan tengeri képződmények képviselik, ezért az ebből a korból származó gerinces leletek nagy része is tengeri élőlények maradványaiból áll, melyek nagyrészt szórványleletek.

Mezozoós szárazföldi gerinces leletek sokáig szinte ismeretlenek voltak hazánk területén. Első ízben Erdélyből, a Hátszegi-medencéből vált ismertté szárazföldi fauna a Nopcsa család szentpéterfalvi birtokán. A természettudományok iránt igen nagy érdeklődést mutató báró NOPCSA Ferenc a XX. század elején úttörő munkát végzett az erdélyi felső-kréta korú dinoszauruszok leírásával. A trianoni békediktátum után azonban NOPCSÁNAK a birtokai mellett a hátszegi gerinces lelőhelyek közvetlen kutatásáról is le kellett mondania (FÖZY 2004).

A megcsönkült ország területén így továbbra is csak szórványleletek formájában volt képviselve a mezozoós fauna. KRETZOI & NOSZKY (1951) például a bakonyi Olaszfalu határában középső-kréta (albai) bauxitból írtak le megfogalmazásuk szerint egy „Saurius-fogat”.

Az 1950-es években NOSZKY Jenő hívta fel arra a figyelmet, hogy Magyarországon számos olyan mezozoós szárazföldi üledék található, mely gerinces maradványok lelőhelyéül szolgálhatna (ŐSI 2003). Azonban az intenzív nyersanyagkutatás és a hozzá párosuló földtani kutatások ellenére sem történt jelentős felfedezés egészen az 1966-os esztendőig. A mecseki szénbányák liász rétegeiben ekkor fedezte fel a dinoszaurusz lábnyomokat WEIN György geológus. A lábnyomokat később KORDOS László írta le *Komlosaurus carbonis* néven (KORDOS 1983, ŐSI et al. 2011). Néhány évvel később, 1988-ban terepgyakorlaton résztvevő geológus-hallgatók és tanáraik összefüggő lábnyom-sorozatokat fedeztek fel és gyűjtöttek be. Ezzel párhuzamosan, mondhatni egy időben a Magyar Állami Földtani Intézet munkatársai szintén több száz lábnyomot tártak fel és mentettek meg. A *Komlosaurus* csontmaradványai azonban mindmáig ismeretlenek maradtak.

A villányi Mészhegyi Formációból is említésre került néhány csonttöredék (RÁLISCHNÉ FELGENHAUER & TÖRÖK 1993), ám ezek pontos rendszertani hovatartozása nem lett megállapítva. ŐSI Attila szóbeli közlése alapján egy épület alapozása során feltárt területről tengeri hulló (feltételezhetően Nothosauria) töredékes csontmaradványai kerültek elő 2012 tavaszán.

A gerecsei Nagy-Pisznice-hegy kőfejtőjéből, a középső-toarci Kisgerecsei Márgából vált ismertté 1996-ban egy részleges krokodil (*Stenosaurus*, *Thalattosuchia*) csontváz, mely egy tengeri környezethez alkalmazkodott forma volt (ŐSI et al. 2010c.). Szintén a Gerecséből, a Bersek-hegyről került elő, alsó-liász márgából egy halgyík (Ichthyosauria) részleges csontváza (DUNAI Mihály szóbeli közlése).

W. G. KÜHNE német gerinces paleontológus 1980-as években tett magyarországi látogatása során KORDOS Lászlóval és KOZMA Károlyval több napon át kutatott az ajkai szénbányák meddőjén (Ajkai Kőszén Formáció) csontok után, de nem jártak sikerrel (ŐSI 2003).

Az első felső-kréta gerinces leleteket ŐSI Attila találta barátaival az Ajkai Kőszén üledékében 1999-ben. Majd 2000-ben az első dinoszaurusz csontok is napvilágra kerültek az iharkúti bauxitbánya falában feltárt Csehbányai Formációhoz tartozó rétegekből (ŐSI 2003). A területen azóta rendszeres ásatások folynak, melyben a szerző is részt vesz 2005 nyarától kezdve. A terepi munkálatok során különböző gerinces csoportok, mint halak, teknősök, pikkelyes hüllők, krokodilok, dinoszauruszok és pterozauruszok maradványai váltak ismertté a kétéltűeken kívül, melyekből számos publikáció született (pl. ŐSI 2005; ŐSI et al. 2003, 2005, 2007a,b, 2010a,b, 2012; MAKÁDI 2007; GULYÁS 2009; ŐSI & Makádi 2009; RABI et al. 2011.; DYKE & ŐSI 2010).

A modern kétéltűek (Lissamphibia) kutatásának rövid története

A mezozoikum elején megjelennek már a Lissamphibiákhoz sorolt formák (pl. RAGE & ROČEK 1989), de ennek ellenére nagyon hézagosak az ismereteink az ebben a korban lejátszódó evolúciós folyamatokról. Ennek részben az az oka, hogy a szárazföldi üledékekből nincs folyamatos rétegsor, különösen igaz ez az európai mezozoikumban (ROČEK 2000, WIECHMANN 2003), másrészt a már ismert gerinces lelőhelyek többségét sem kutatták elég alaposan ilyen szempontból. Sok lelőhelyen egyáltalán nem végeztek izapolási munkálatokat, amelyiken igen, ott sokszor csak egy bizonyos csoportra (pl. korai emlősök) koncentráltak. A pubis a békánál többnyire porcos (kivéve az *Eodiscoglossus santonjae*, felső-jura–alsó-kréta (HECHT 1970, EVANS et al. 1990, SANCHÍZ 1998), sohasem csontosodik el, ezért nem is fosszilizálódik. Az ischium ugyan elcsontosodik, de a legtöbb békánál szivacsos szerkezetű (SANCHÍZ 1998), ezért szállítódás közben könnyen eltörhet, vagy a

befoglaló közet diagenézise során könnyebben megsemmisülhet. Az európai késő-kréta kétéltű leletanyag általában töredékes állapotban kerül elő jelezve azt, hogy jelentősebb szállítást, esetleg áthalmazódást is elszenvedhetett (ROČEK 2000, COMPANY et al. 2009a,b; COMPANY & SZENTESI 2012). Csak az idősebb lelőhelyekről, mint a felső-jura (kimmeridgei) Santa María de Meyá Formation (Lérida, Spanyolország) (HECHT 1970), vagy a kora-kréta (barrémi) korú Las Hoyas tavi üledékeiből ismerünk teljes csontvázakat (BUOTOIS et al. 2000, ROČEK 2000). Ezeknél csak lényegesen fiatalabb (eocén, oligocén és miocén) üledékekből írtak le hasonlóan jó megtartású leleteket Európából (ŠPINAR & ROČEK 1984, WUTTKE 1996, ROČEK & WUTTKE 2010). Az Európán kívüli lelőhelyekről jobban ismertek teljes, vagy részleges csontvázak és testlenyomatok, mint pl. a kínai Liaoning tartomány (alsó-jura – alsó-kréta) lelőhelyei (JI & JI 1998, Yuan et al. 2000, GAO & WANG 2001, GAO & CHEN 2004) vagy a dél-afrikai Stompoor Farm (TRUEB et al. 2005). Az utóbbi fossziliák azonban tavi üledékekből származnak, és nagy valószínűséggel nem szenvedtek el szállítódást, sem áthalmazódást (TRUEB et al. 2005, YUAN et al. 2000, GAO & WANG 2001). Dél-Amerika mezozoikumából is számos teljes, vagy részleges csontváz ismert. Ilyen például az argentinai (Estancia la Matilde) kallovi – oxfordiból ismert *Notobatrachus degiustoi*, mely faj közel száz teljes és részleges csontváz alapján ismert, bár előfordulnak izolált leletek is (pl. Sanchiz 1998). Számos artikulált csontváz ismert azonban a kontinensről a kréta időszakból is. Brazília alsó-krétájából (Crato Formáció) több két Neobatrachia (*Araryphrynus* és *Eurycephalella*) is leírásra került részleges csontvázak alapján (Báez et al. 2009), míg Argentínából az *Avitabatrachus uliana* került leírásra a felső-kréta – alsó-kréta határáról (Báez et al. 2000). Argentína a felső-krétájából (?cenomán – turon) is előkerültek részleges Pipoidea csontvázak (Báez et al. 2007), valamint Braziliából (turon – maastrichti) ismerjük szintén artikulált csontvázak alapján a *Baurubatrachus* is (pl. Candeiro et al. 2006), bár a bolíviai Pajcha Pata-ból (középső-maastrichti) csak néhány izolált lelet ismert (Gayet et al. 2001).

Caudaták és Allocaudaták

Az európai farkos kétéltű leletek közül (6. ábra) a legkorábbi a középső-jura (felső-bath) *Marmorerpeton* (Caudata), és szintén a mezozoikumban jelentek meg a Cryptobranchidaek és a Salamandridaek (Caudata) képviselői, melyek még a

tercierben is jelen voltak, sőt egyes képviselői még ma is élnek. A pontosabban meg nem határozott Batrachosauroididae (Caudata) farkos kétéltű család képviselőinek legidősebb leletei Anglia felső-jurájából váltak ismertté, a felső-kréta (campani) korú töredékes leletek a délkelet-franciaországi Champ-Garimondból váltak ismertté (DUFFAUD 1995, 2000; Sigé et al. 1997). A csoport képviselői ismertek egészen a terciérig. Belgium alsó-kréta rétegeiből ismert farkos kétéltű (Caudata) a *Hylaeobatrachus croyi* (Caudata) (ROČEK 1994b).

Az Albanerpetontidaek az Allocaudata renden belüli egyetlen családot adják (6. ábra). A családot jelenleg négy nembe (*Albanerpeton*, *Celtdens*, *Anoualerpeton* és *Wesserpeton*) tartozó 14 faj alkotja, melyek Európa, Észak-Amerika és Észak-Afrika (Marokkó) és Közép-Ázsia területén éltek a középső-jurától egészen a pliocén végéig (VENCZEL & GARDNER 2005). A legidősebb Albanerpetontidae családba (Allocaudata) tartozó leletek Franciaország középső-jurájából (kora-bath) (SEIFERT 1969) és Anglia középső-jurájából (késő-bath) váltak ismertté, ez utóbbiak a Kirtlington cementbányából (*Anoualerpeton priscus* és egy Kirtlington taxonként leírt, pontosabban meg nem határozott taxon) (EVANS & MILNER 1994). Az *Albanerpeton megacephalus* maradványai az angliai felső-jurából kerültek elő (ROČEK 1994a). A család képviselői (*An. unicus*) később Afrikában, Marokkó alsó-krétájában (berriasi) is megjelennek (GARDNER et al. 2003). A franciaországi Aveyronból is ismertek középső-jura (bajóci) albanerpetontida leletek (*A. megacephalus*) néhány atlas formájában (ROČEK 1994a). Ez a faj később felbukkan Spanyolország alsó-krétájában, valamint felső-krétájában (maastrichti) is (ROČEK 1994a).

Portugáliában felső-jura rétegekből két helyről is ismertek Albanerpetontidae leletek. A *Celtdens guimarotae* faj Guimarota-bánya kimmeridgei korú rétegeiből került elő, míg a másik meghatározatlan faj Portugália középső részén található Porto Dinheiro-ból vált ismertté a felső-kimmeridgei – alsó-tithon rétegekből (WIECHMANN 2003).

Az angliai Purbeck kora-kréta (berriasi) korú üledékeiből a *Celtdens* genusba (EVANS & MCGOWAN 2002, GARDNER 2002), míg a Wight-szigetről (barrémi) egy új nembe, a *Wesserpeton*hoz tartozó maradványok kerültek elő. Spanyolország felső-barremiéből ismert a *Celtdens megacephalus* és a *C. ibericus* (MCGOWAN & EVANS 1995). Előbbi faj Olaszország albai emeletéből is előkerült (GARDNER 2000).

Európában az albitól egészen a campaniig nem voltak ismertek kétéltű leletek egészen az iharkúti santoni korú lelőhely felfedezéséig, mely Európa egyik leggazda-

		Európa	É-Amerika	K-Ázsia	É-Afrika	
neogén	pliocén	↑ <i>A. panonicus</i>	↑			
	miocén	↓ <i>A. inexpectatum</i>	Crypto-branchidae	Salamandridae	↓	
paleogén	oligocén		Salamandridae			
	eocén		Batrachosauroididae			
	paleocén	Salamandridae	↑ <i>A. sp.</i> ↓ <i>Celtedens</i>			
kréta	maastrichti	↑ <i>Albanerpeton</i> ↓ <i>Celtedens sp.</i>	↑ <i>A. nexuosus</i>			
	campani	↑ <i>Albanerpeton</i>	↑ <i>A. galaktion</i> ↓ <i>A. gracilis</i>			
	santoni	↑ Iharkút species cf. <i>Albanerpeton</i>				
	conaci		↑ <i>A. sp. ?</i>	↑ <i>Nukusaurus sodalis?</i> (nom. d.)	↓	
	turon		↑ <i>A. ciffeli</i>			
	cenomán		↑ <i>A. sp.</i> <i>A. ciffeli</i> ↓ <i>A. nexuosus.</i>	↑ <i>Nukusaurus insuetus?</i> (nom. d.)	↓	
	albai	↑ <i>Celtedens megacephalus</i>	↑ <i>A. arthridion</i>			
	apti					
	barremi	↑ <i>A. krebsi</i> ↑ <i>C. ibericus ?</i> ↑ <i>Wesserpeton evansae</i>				
	hauterevi	↑ <i>Hylacobatrachus croyi</i>				
	valangini					
	berriasi	↑ <i>Celtedens sp.</i>			↑ <i>Anoualerpeton unicus</i>	
	jura	tithon	↑ <i>Celtedens guimarotae</i>			
		kimmeridgei		Batrachosauroididae		
oxfordi						
callovi		↑ <i>Marmorerpeton</i>		↑ ? <i>Albanerpeton</i> tidae indet.	↓	
bath		↑ Kirtlington-taxon ↓ <i>An. priscus</i>				

6. ábra. Az Albanerpetontidae (Allocaudata) család és a dolgozatban említett Caudaták elterjedése. Rövidítések: *A.*: *Albanerpeton*; *An.*: *Anoualerpeton*; *C.*: *Celtedens* genusok, és nom. d.: nomen dubium (A piros nyilak a lelőhelyek sztratigráfiai helyzetét jelzik).

gazdagabb kételtű lelőhelyévé vált az elmúlt években (pl. SZENTESI 2006b, 2007a,b).

A késő-krétából több európai kétéltű lelőhely is ismert, melyekről albanerpetontida, és egy részükéről szalamandra leletek is előkerültek. Ilyenek a spanyolországi Laño (ASTIBIA et al. 1990, DUFFAUD & RAGE 1999), Chera (campani-maastrichti), La Solana (COMPANY et al. 2009a,b; COMPANY & SZENTESI 2012) és Blasi2 (maastrichti) (BLAIN et al. 2010), a franciaországi Champ-Garimond (DUFFAUD 1995, 2000; SIGÉ et al. 1997) és La Neuve (campani) (DUFFAUD 2000, GARCIA et al. 2000), Cruzy (BUFFETAUT et al. 1999, BUFFETAUT 2005) és Cassagnau (maastrichti) (GHEERBRANT et al. 1997, LAURENT et al. 2002), és az erdélyi Oarda de Jos és a Hátszegi-medencében (maastrichti) található lelőhelyek (GRIGORESCU et al. 1999, DUFFAUD 2000, FOLIE et al. 2002, SMITH et al. 2002, CODREA et al. 2002, VENCZEL & CSIKI 2003, FOLIE & CODREA 2005, CSIKI et al. 2008, CODREA et al. 2010, GRIGORESCU 2010).

Békák

A legősibb európai béka fossziliák Lengyelország (*Czatkobatrachus polonicus*) alsó-triászából (Czatkowice) váltak ismertté (7. ábra). Ez egy átmeneti forma az ősi kétéltűek és a mai, modern békák között (RAGE & ROČEK 1989, BORSUK-BIALINICKA et al. 2003, VENCZEL & CSIKI 2003, GAO & CHEN 2004, EVANS & BORSUK-BIALINICKA 1998, 2009). Már a kora jurában (kb. 200 Ma) megjelentek a Leiopelmatidaek, valamint ezen belül még a Notobatrachinae alcsalád képviselői Európában és az első modern formák (*Vieraella*) Dél-Amerikában (ROČEK & NESSOV 1993, VENCZEL & CSIKI 2003). Az angliai Kirtlington középső-jurájából (felső-bath) ismert koponyaelemek, első és hátsó függesztőövek és végtagsontok alapján a Discoglossidaekhoz tartozó *Eodiscoglossus oxoniensis* került leírásra. SEIFFERT (1973) felső-jura (alsó-kimmeridgei) kőszénből írt le a portugáliai Guimara-bánya területéről békacsontokat. Szintén töredékes béka csontokat írt le ENSOM (1988) az angliai Dorsetben a felső-jura Purbeck Mészkeő Formációból.

A késő-jura – kora-kréta határán élt a *Neusibatrachus wilferti*, mely koponyaelemek alapján ismert. Az állat valószínűleg a Pipoideakhoz tartozhatott (pl. BÁEZ & SANCHIZ 2007), míg a korai korongnyelvű békákat (Discoglossidae) képviselte a kora-kréta (felső-berriasi vagy alsó-valangini) az *Eodiscoglossus santonjae*, mely egy szinte teljes csontváz, és a spanyolországi Lérída-tartományban található Sierra del Montsech litográf mészkőéből került elő (VIDAL 1902, SANCHIZ 1998). Az előbb említett faj maradványai később ismertté váltak a spanyolországi Las

		Európa	Afrika	Ázsia	É-Amerika	D-Amerika
kréta	maastrichti	Discoglossidae, Palaebatrachidae, Pelobatidae, "Fontlonga" békák, <i>Paradiscoglossus Hutzgobatrachus, Paralatonia</i>		Naskal Ranidae, Naskal Hylidae, Discoglossidae "Gitti Khadan"	<i>Eopelobates, Paleobatrachus, Paradiscoglossus, Theionius</i>	"Pajcha Pata" béka
	campani	Chera Pelobatidae, Villeveyrac Palaebobat.	"Zaire" békák	?Pelobatidae	"Montana discoglossida" I,II, III, <i>Scotiophryne</i>	"Los Alamitos" Pipidae, Leptodactylidae, <i>Xenopus</i> sp
	santoni	Hungarobatrachus Bakonybatrachus Pelobatidae indet.		Cobiates		<i>Saltenia ibanezi Baurubatrachus pricei</i>
	conaci		<i>Pachybatrachus laqueti</i> "Beceten" Pipidae	<i>Kyzilkuma, Aralobatrachus Procerobatrachus Estesina</i>		
	turon					
	cenomán	"Charantes" Anura indet.	"Wadi Milk" békák, Első Ranoideak		"Utah" békák	"Rio Limay" ?Pipidae
	albai		Malawi" békák			
	apti		"Kamerun" békák		"Komancs" béka	
	barremi	"Las Hoyas" békák <i>Eodiscoglossus</i> sp.		<i>Thoraciliacus rostriceps, Cordiophalus gracilis, C. longicoelatus</i>		
	hauterevi	<i>Wealdenbatrachus juarense</i>		<i>Notobatrachus degiostoi, Shomronella</i>	"Komancs" ?Cobiatidae	
	valangini	<i>Neusibatrachus wiferti, Eodiscoglossus santoniae</i>		<i>Yizhoubatrachus maclentus</i>	"Komancs" Discoglossidae	"Chapada de Ararape" béka
	berriasi	<i>Monsechobatrachus gaudryi</i>		<i>Mesophryne beipiaensis Callobatrachus santuensis</i>		
	jura	tithon	"Purbeck" békák		<i>Liaobatrachus grabaui</i>	<i>Rhadinosteus parvus</i>
kimmeridgei		"Guimara" békák			Quarry nine"- ?Pelobatidae, <i>Enneobatrachus, Eobatrachus, Comobatrachus</i>	
oxfordi						
callovi						<i>Notobatrachus degiostoi</i>
bath		<i>Eodiscoglossus oxoniensis</i>				
bajóci						
aaleni						
toarci						<i>Vieraella herbsti</i>
plienbachi					<i>Prosalirus bitis</i>	
sinemuri						
hettangi						
triász	felső					
	középső					
	olenyoki					
	indusi	<i>Czatkobatrachus polonicus</i>	<i>Triadobatrachus massinoti</i>			

7. ábra. A békák elterjedése a mezozoikumban. ROČEK (2000) nyomán módosítva. (A piros nyilak a leelőhelyek sztratigráfiai helyzetét jelzik.)

Hoyas és Galve alsó-kréta rétegeiből is (ESTES & SANCHÍZ 1982, DE GIBERT et al. 1999). A hasonló korú kőzetekből (Santa Maria de Meià, Északkelet-Spanyolország) előkerült harmadik kora-kréta békát (*Monsechobatrachus gaudryi* = *Palaeobatrachus*

kor	lelőhely	Allocaudata	Anura	Caudata
maastrichti	Oarda de Jos (Románia)	<i>Albanerpeton</i> sp.		
	Hátszegi-m. (Románia)	<i>A. cf. inexpectatum</i> <i>Albanerpeton</i> sp.	Discoglossidae, <i>Eodiscoglossus</i> , <i>Paradiscoglossus</i> , <i>Paralatonia transylvanica</i> , <i>Hatzegobatrachus grigorescui</i>	
	Blasi 2 (Spanyolország)	<i>Albanerpeton</i> aff. <i>nexusosum</i>	<i>Paradiscoglossus</i> sp. Palaeobatrachidae indet.	
	La Solana (=Carlet, Tous, Spanyolország)	Albanerpetontidae indet.	Discoglossidae, Pelobatidae, Palaeobatrachidae	
	Cassagnau-Peyrecave (Franciaország)	Albanerpetontidae indet.	Anura indet.	?Caudata indet.
	? Fontllonga és Molivell (Spanyolország)		Anura indet.	
	? Cruzy (= Masecaps, Franciaország)	Albanerpetontidae indet.	?Discoglossidae indet.	
campani	Laño (Spanyolország)	cf. <i>Albanerpeton</i>	Discoglossidae indet. Palaeobatrachidae indet.	Caudata indet.
	Chera (Spanyolország)	Albanerpetontidae indet.	Pelobatidae indet.	
	La Neuve (Franciaország)	Albanerpetontidae indet.	Discoglossidae indet. Palaeobatrachidae indet.	Caudata indet.
	? Champ-Garimond (Franciaország)			Batrachosauroididae indet.
	Ville-Veyrac (Franciaország)		Palaeobatrachidae indet.	
santonii	Iharkút (Magyarország, Bakony)	cf. <i>Albanerpeton A</i> <i>Iharkút</i> species (=cf. <i>Albanerpeton B</i>)	<i>Bakonybatrachus fedori</i> (Discoglossidae) Pelobatidae indet. <i>Hungarobatrachus szukacsi</i>	
coniaci				
turon				
cenomán				
	Font-de-Benon (=Charantes) (Franciaország)		Anura indet.	

8. ábra. Az európai késő-kréta lelőhelyek kétéltű-faunái. (A piros vonalak a lelőhelyek sztratigráfia kiterjedését, a kérdőjelek a pontosan nem ismert kort jelzik.)

gaudryi) a magyar báró FEJÉRVÁRY Géza publikálta 1921-ben. Szintén Spanyolországból, az hauterevi Uña-lelőhely rétegeiből kerültek elő a *Wealdenbatrachus* genus maradványai, melyek később Las Hoyasból is ismertté váltak (SANCHÍZ 1998, DE GIBERT et al. 1999).

A legkorábbi fosszilis ismert ebihalakat a spanyolországi Santa Maria de Meya Formációból írták le szintén az alsó-krétából, mely leleteken nyomon követhetőek az egyedfejlődési szakaszok is (ROČEK 2000).

A késő-krétából egyetlen lelőhely Font-de-Benon (Délnyugat-Franciaország) ismert Európa területén (8. ábra), ahonnan az iharkúti leleteknél idősebb, közelebből meg nem határozott béka scapula került elő (VULLO & NÉRAUDEAU 2008, VULLO et al. 2011). A dél-franciaországi Villeveyracból (kora-campani) ismert egy töredékes frontoparietale, melyet a Paleobatrachidae családba soroltak (BUFFETAUT et al. 1996), valamint a délnyugat-franciaországi Champ-Garimondból is ismert néhány töredékes campani korú lelet (DUFFAUD 1995, 2000; SIGÉ et al. 1997.). Szintén Dél-Franciaországból, egy Cruzy nevű városka melletti maastrichti korú lelőhelyről írtak le béka hátsó függeszűvő töredékeket, melyeket a Discoglossidae családba soroltak (BUFFETAUT et al. 1999, BUFFETAUT 2005). A dél-franciaországi Cassagnau (felső-maastrichti) területéről egy töredékes béka csigolya került elő (GHEERBRANT et al. 1997, LAURENT et al. 2002). Fontos lelőhely a spanyolországi Baszkföldön található Laño (felső-campani), melyről Caudata, Allocaudata és Anura leleteket egyaránt ismerünk, és az Arén tartománybeli Blasi 2 lelőhelyről *Paradiscoglossus* és Palaeobatrachidae maradványokat ismerünk (BLAIN et al. 2010), de töredékes maradványok ismertek a Lerida-tartománybeli Fontllonga és Molivell gerinces lelőhelyekről is (ROČEK 2000). Mindegyik lelőhelyen a korongnyelvű békák (Discoglossidae) jelenléte a meghatározó, de előfordulnak Paleobatrachidaek, és ?Gobiatesek is (ROČEK 2000). A romániai Hátszegi-medencéből maastrichti korú üledékekből Discoglossidae-féle (*Eodiscoglossus*, *Paradiscoglossus*, *Hatzegobatrachus grigorescui* és *Paralatonia transylvanica*) békák váltak ismertté koponyacsont töredékek és postcranialis töredékek alapján (GRIGORESCU et al. 1999, DUFFAUD 2000, FOLIE et al. 2002, SMITH et al. 2002, CODREA et al. 2002, VENCZEL & CSIKI 2003, FOLIE & CODREA 2005, CSIKI et al. 2008, GRIGORESCU 2010).

A vizsgált anyag és a munkamódszerek

Az iharokúti lelőhelyen 2001 óta folynak iszapolási munkálatok is, 2005-től minden ásatási szezonban, mely időszakban közel 250 tonna üledék került leiszapolásra. Ebből kb. 200 kg az iszapolási maradék, melyből eddig közel 130 kg anyagot vizsgáltam át. Az iszapolási anyagok a növényi eredetű fossziliáktól a gerinctelen leleteken keresztül a különböző gerinces maradványokig tartalmaz paleontológiai vizsgálatokra alkalmas anyagot. Ebből kb. 560 csont és leginkább csonttöredék sorolható a kétélűekhez, melyek közül mindössze 87 volt alkalmas a taxonómiai vizsgálatokra.

A területen mind a hét üledéktípus feltárása és iszapolása megtörtént (9. ábra). A kétélű leletek mellett egyéb ősmaradványok is előkerültek az iszapolási maradékokból, melyeket csoportszinten meghatározva átadtam az ezekkel a csoportokkal foglalkozó kollégáimnak további vizsgálatra. Az üledékek közül a csonttartalmú agyagklasztos bázisbreccsa (Szál-6) az, amiből az eddig előkerült gerinces leletek 90%-a származik. Ennek az üledéknek az iszapolási maradékából kerültek elő a legszebb növényi mezofossziliák többnyire magvak és termések formájában és egy fosszilis virág is, valamint fosszilis természetű koprolitok, melyeket további vizsgálatra BODOR Emesének adtam át. A gerincteleneket a mikroszkópikus méretű csigák és a simahéjú ostracodák képviselik. Előbbieket SZENTE Istvánnak, míg utóbbiakat TÓTH Emőkének adtam át paleontológiai vizsgálatra. Ebben az üledékben azonban a mikrogerinces leletek adják a fossziliák döntő többségét, egy kiöntéskor a válogató-tálcán (kb. 10x15 cm) átlag 10-15 fog vagy csont, csonttöredék található. A kétélűek közül gyakoriak az Albanerpetontidae koponyacsont-töredékek, a békák közül a *Hungarobatrachus* (SZENTESI & VENCZEL 2010) iliumok és lábszárcsontok kizárólag ebből az üledékből kerültek elő, valamint a *Bakonybatrachushoz* (SZENTESI & VENCZEL 2012) tartozó csontok és a Pelobatidaeához sorolt maxilla-töredék is. A leggyakoribbak a halfogak (kb. 50 %), de pikkelyek és csigolyatöredék (Lepistosteidae, Pycnodontidae, ?Amidae) is előkerültek, melyeket GULYÁS Péternek adtam át további vizsgálatokra. Számos gyík koponyaelem és egy hátsó függeszűző is ismert az agyagklasztos üledékből, melyeken MAKÁDI László dolgozik jelenleg. Szintén gyakoriak a teknőspáncél-töredékek, valamint a különböző megtartási állapotú krokodil, növényevő- és ragadozó-dinoszaurusz fogak is ebben az üledékben.

Előkerült két 2-3 mm-es madárcsont is, melyeket ŐSI Attilának adtam át, aki időközben azokat lepublikálta (DYKE & ŐSI 2010). Változó mértékben (10-30 %) tartalmaz az üledék többnyire teljesen simára kopott „csontkavicsokat” is. A 2011-ben folytatott mikrofosszília-kinyerési kísérletek során bebizonyosodott, hogy ez az üledéktípus tojásbélyeg töredékeket is tartalmaz, melyek többsége a „gekkó”-típusba (kisméretű pikkelyes hüllők tojásai) tartozik, de más típusú (dinoszaurusz) héjtöredékek is előfordulnak. Eddig kb. 2000 héjtöredék vált ismertté, melyek részletes taxonómiai vizsgálatát a jövőben tervezem.

Ennek közvetlen fedőjében található aleuritós homokból, homokkőből és az arra települő, gyakran levél és kutikula maradványokat tartalmazó barna aleuritből izolált krokodil, növényevő- és ragadozó-dinoszaurusz fogak és csontmaradványok kerültek elő, de kételtű lelet nem.

A másik, az agyagklasztos réteghez hasonlóan kételtű csontokban gazdag üledék egy magas szervesanyag-tartalmú szürke-sötétszürke pár mm-es borostyánszemcséket is tartalmazó aleurolit, mely az Albanerpetontidae maradványok nagy részét, és néhány töredékes békacsontot rejt magában (Szál-7,8,10,11). A borostyán mellett ez az aleurolit nagy mennyiségben tartalmaz (30-60 %) szerves növényi törmelékét, különösen a Szál-10-es feltárás, melyek között előfordulnak magvak is. Ebben az üledék típusban is gyakoriak csonttörmelékek és krokodil, valamint dinoszaurusz fogak. Egy kiöntéskor a válogató-tálcán átlag 10-12 fog vagy csont, csonttöredék található.

Az ötödik üledéktípus egy többnyire vörös színű, helyenként tarka (lilás-sárgás-kékes színű) paleotalaj, melyből eddig egyetlen béka lábszárcsont-töredék, és számos krokodilfog (főleg *Iharkutosuchus*) ismert. Ehhez hasonló az úgynevezett „kilátó” falában feltárt barna színű, kb. 60-80 cm vastag paleotalaj szint, melyből az iszapolás során főleg növényevő dinoszauruszok foga került elő, de kételtű csont ebből a szintből sem ismert egyelőre. Mivel ezeknek az üledékeknek a jelentős része agyag, így az iszapolás után nagymértékben feldúsulnak a fossziliák az iszapolási maradványokban, ezért ennél az üledéknél is egy kiöntéskor a válogató-tálcán átlag 10-12 fog vagy csont, csonttöredék található.

Történt iszapolás a bánya északnyugati bejáratánál található sárgás-fehéres színű agyagból is (Szál-1), melyből kiváló megtartású levelek és levéllenomatok ismertek (DULEBA 2008), de semmilyen mikrofosszília nem került elő ebből az üledéktípusból.

Eleinte, az előbb apró darabokra tört iszapolási anyag fellazítása kizárólag hidrogén-peroxid segítségével történt, de időközben kiderült, hogy ez sokszor a csontokat is károsítja. A repedéseket kitöltő üledék szervesanyag-tartalmának oxidációja során a felszabaduló CO₂ gáz szétfeszíti a rosszabb megtartású csontokat a repedések mentén, melyek szétesnek és az utólagos rekonstrukciójuk reménytelen. Ezért 2005 nyara óta kizárólag a nagy agyagtartalmú vörös paleotalaj feltárásiához alkalmazzuk a hidrogén-peroxidot, mert itt sajnos ez nem váltható ki más módszerrel. A többi iszapolási anyag alapos szárítás után kizárólag vízben áztatódik.



barna aleurit



aleuritós homok

2 mm



bázisbreccsa



borostyán-tartalmú
aleurolit



vörös paleotalaj



barna paleotalaj



növényes agyag

9. ábra. Az iharkúti késő-kréta gerinces-lelőhely vizsgált üledéktípusai iszapolás és szárítás után.

A feltárt és fellazított iszapolási anyagot 2,00 mm-es, 1,00 mm-es és 0,32 mm-es szitákból álló szitasoron mostuk át a terepen szivattyú segítségével, állandóan

áramló vízzel. Az atmosáshoz többnyire a bánya mélyedéseiben felgyűlt esővizet használtuk fel, vagy a lajtoskocsi segítségével feltöltött alkalmi víztározó medence vizét használtuk.

Az iszapolási maradék átvizsgálása sztereo-mikroszkóp (OPTON Stemi SR) segítségével történt. A leletek ábrázolása fényképek, pásztázó elektronmikroszkópos (Hitachi 7100, ELTE Növényismereti Tanszék) felvételek, és sztereo-mikroszkópos fotók alapján készült rajzok segítségével történt.

A makroméretű béka-fossziliák kinyerése az agyagklastos üledékből

A kétéltű maradványok többsége ugyan mikroszkópikus méretű, de a *Hungarobatrachushoz* sorolt iliumok és két lábszárcsont nagysága eléri a 2 cm-t, mely már a szabad szemmel is könnyen észrevehető mérettartományt jelenti. Ezért ezeket a többi, makroméretű gerinces lelethez hasonlóan fogorvosi vésőkkel és tűkkel lehet csak kiszabadítani a kőzetből. A méretük miatt természetesen ezt sztereo-mikroszkóp alatt lehet csak elvégezni.

A mikrogerinces fossziliák kinyerésének módszere az iszapolási maradékból

A mikrogerinces leletek mikroszkópos válogatása igen fáradságos és hosszadalmas folyamat, ezért a munka megkönnyítésére hasznos az átvizsgálandó anyag mennyiségének lecsökkentése a lehető legkisebb mértékre anélkül, hogy az értékes fossziliák elvesznének.

Egy ilyen módszer a FREEMAN (2010) által terepi és laboratóriumi körülmények között is használható eljárás, ami paraffin viasz és sertézsír elegyét használja a csontok és fogak kinyerésére. Az eljárás során a viasz visszanyerése petróleummal történik, ami egészségügyi és környezetvédelmi szempontból is aggályos, valamint olyan nagyméretű és drága eszközöket igényel (pl. betonkeverő), melyek kiszállítása a terepre nehezen megoldható. Ezért az alaprecept (paraffin–zsír-keverék) megtartásával a többi rész munkafolyamatot teljesen átdolgoztam.

A módszer az alábbi lépésekből áll (10. ábra):

1. Paraffin viasz–sertézsír keveréket kell készíteni 3:1 arányban, majd azt beleöntjük egy olyan edénybe, melyben a viasz-zsír keverék az edény kb. ¼-ét foglalja el. A viasz-zsír keverékhez azzal megegyező mennyiségű vizet töltünk, majd lassú

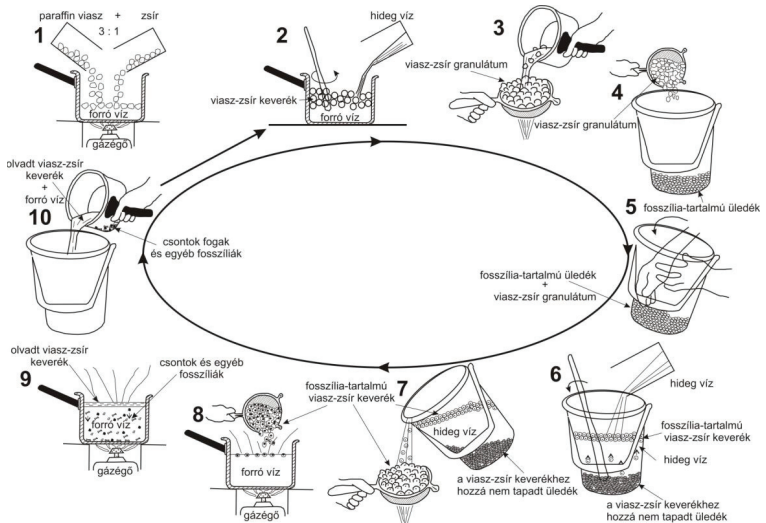
kevergetés mellett forrásig hevítjük, melynek során a viasz teljesen megolvad és elegyedik a zsírral.

2. Folyamatos kevergetés mellett lassan hideg vizet töltünk az edénybe, melynek hatására a viasz kicsapódik és granulálódik.

3. A viasz–zsír granulátumokat egy egyszerű tézstaszűrő segítségével leszűrjük, és hagyjuk a vizet kicsepegni belőle. A granulátumok viszonylag lágyak és szobahőmérsékletre hűlve sem keményednek meg teljesen.

4. A száraz iszapolási maradékból egy vödörbe töltünk annyit, hogy az az edény kb. $\frac{1}{4}$ -t foglalja el, majd ahhoz hozzátöltjük a viasz–zsír granulátumot 3:1 arányban a felhasznált anyagok térfogatát tekintve. Több granulátum már nem, vagy csak igen nehezen dolgozható össze az üledékkel.

5. Az egészet addig kevergetjük kézzel a vödör falához dörzsölve, míg a viasz teljesen el nem keveredik az üledékkel. A viasz-zsír keverék hozzátapad a fogakhoz, csontokhoz miközben újragrulálódik. A fossziliához tapadó viasz-zsír granulátum a kevergetés közben, ahogy hűl, egyre keményebb és vastagabb lesz, és ezáltal megvédi a mechanikai sérülésektől a törékeny fossziliákat.



10. ábra. A gerinces és egyéb mikrofosziliák kinyerése az üledékből paraffin–zsír-keverék segítségével.

6. A vödört az iszapolási anyag állandó kevergetése mellett felengedjük hideg vízzel. A maradványokat is tartalmazó viasz-zsír granulátumok felúsznak a víz tetejére.

7. A csonttartalmú viasz-zsír granulátumokat a levestűrő segítségével leszűrjük. A kimosást érdemes még legalább kétszer-háromszor megismételni azért, hogy az összes viaszgömböt maradéktalanul ki tudjuk nyerni.

8. A visszanyert viasz-granulátumokat visszatöltjük a forralóedénybe, amelyet most teletöltünk vízzel.

9. Megolvasztjuk a csonttartalmú viasz-zsír-keveréket, majd miután megszüntettük a forrást, várunk kb. öt percet, míg a kisebb csontok is leülepednek az edény aljára.

10. A viaszos-zsíros vizet óvatosan leöntjük egy edénybe, majd az 1-3. pontig terjedő szakaszban leírtak szerint újra granulátumot készítünk belőle, mely akár azonnal újra felhasználható.

A viasz-zsír granulátumos kezelés során visszamaradt üledékekből kimossuk az eljárás során a szétmálló agyagklastokból képződött agyagméretű szemcséket, majd megszáritjuk. Száritás után az anyag eltárolható, és szükség esetén a szokott módon, nagyító vagy mikroszkóp alatt kiválogathatóak belőle a kezelés ellenére is bennmaradt mikrofosziliák.

A módszert hatékonyságra, a kinyert fosziliák összetételére és töredezettségére teszteltem. Vizsgálatom segítségével az alábbiakat állapítottam meg:

A módszer előnyei:

- A viaszkeverék segítségével nemcsak csontok, hanem más mikrofosziliák, mint pl. a tojásbél-töredékek vagy elszenesedett magvak, termések is kiemelhetők.
- A mikrofosziliák a visszamaradt üledékben jelentős mértékben feldúsulnak, lerövidítve kiemelésük munkafolyamatát.
- A viasz-zsír keverék legnagyobb mértékben a magvakat (átlag 70 %), a csont- és fogtöredékeket (60 %) képes elkülöníteni a kezelt üledékből.
- A viasz megvédi a csontokat és a kezelt üledékben előforduló egyéb mikrofosziliákat a további mechanikai sérülésektől.
- A viasz-zsír keverékhez hozzátapadt üledék az eredeti mennyiség töredékét teszi ki – általában 10-20 % között –, mely a faszén-törmelék mennyiségétől függ. Ezzel szemben a keverékből kiolvasztott anyagban a mikrofoszilia tartalom elérheti a 80-90 %-ot, és ehhez képest elenyésző mennyiségben marad a kiválogatandó anyagban növényi törmelék vagy ásványi szemcse.

- A viasz-zsír keverékkel történt kezelés után a keverékhez nem tapadó üledék és a keverékhez tapadt üledékek összmennyisége az eljárás után átlagosan 20 %-al kevesebb, mint a kiindulási tömeg. Ennek oka az, hogy a kevésbé cementált agyagklasztos szemcsék szétesnek, így az agyagméretű frakció könnyen kimosható a vizsgálandó anyagból. Ezért az ebben esetleg visszamaradt mikrofossziliákat is könnyebb kiszedni.
- A viasz-zsír keverék megközelítőleg 100 %-ban visszanyerhető, és többször is felhasználható.
- Az eljáráshoz nem szükséges különleges vagy nagyméretű, nehezen kezelhető felszerelés, ezért előzetes terepi bejárások esetén is alkalmazható a fossziliában gazdag rétegek beazonosítására.
- Az esetlegesen lecsöppenő zsír vagy viasz könnyen lebomlik, így a módszer terepi használata során sem történhet környezetszennyezés.

A módszer hiányosságai:

- Nem lehet a fossziliákat 100 %-ban kitermelni, mindig marad a viaszhoz nem tapadt üledékben is.
- A viaszkeverék a fuzinites vagy repedezett faszénhez is hozzátapad, ezért az ilyen anyagban dús üledékeknél (pl. Szál-10) nem jut elég viasz a csontokra, és a kiválogatás során a csontok a hasonló fekete színük miatt nehezebben különíthetők el.

Az eljárás egyetlen hátrányának hatása részben enyhíthető azzal, hogy a viaszhoz nem tapadt üledéket is kimossuk, megszáritjuk és megőrizzük. Ez a visszamaradt üledék így a későbbiek során bármikor újrvizsgálható marad.

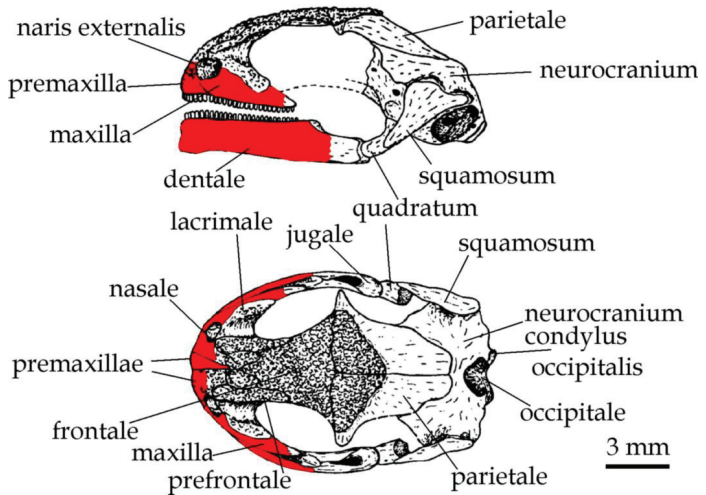
Összehasonlító anatómiai módszerek

Az Anura csontok összehasonlító anatómiai vizsgálatához rendelkezésemre állt egy kecskebéka (*Rana esculenta*) teljes csontváz, mely az ELTE TTK Őslénytani Tanszék tulajdonát képezi. Saját magam preparáltam hidrogén-peroxid (H_2O_2) felhasználásával elhullott állatok teteméből: egy barna ásóbéka (*Pelobates fuscus*), egy törpe karmosbéka (*Hymenochirus curtipes*), egy zöld varangy (*Bufo viridis*) és egy zöld levelibéka (*Hyla arborea*) csontvázat, hét kecskebéka hátsó függesztőövet a hozzá tartozó hátsó végtag csontokkal együtt, valamint egy gypibéka (*Rana temporaria*) csontvázat. Megvizsgáltam továbbá a nagyváradi Muzeul Țării Crișurilor

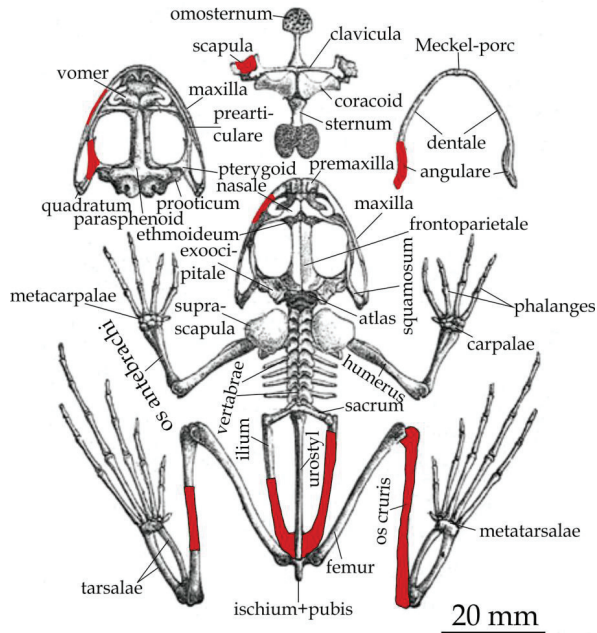
(Románia) recens és fosszilis (miocén–pleisztocén) békacsontvázakból álló összehasonlító gyűjteményét és a Genfi Természettudományi Múzeum Pipoidea és fosszilis kétlétű gyűjteményét. Az összehasonlító anatómiai vizsgálatokhoz felhasználtam a spanyolországi Chera és La Solana (felső-kréta, campani-maastrichti) lelőhelyről előkerült fosszilis kétlétű leletanyagot, és a bukki Vaskapu-barlangból származó felső-pleisztocén kétlétűanyagot is.

Anatómiai és taxonómiai konvenciók

Az anatómiai leírás során követtem az általánosan használt anatómiai irányokat és elnevezéseket. Az Allocaudatak (11. ábra) taxonómiai besorolásnál VENCZEL & GARDNER (2005), míg az Anurak (12. ábra) esetében SANCHÍZ (1998) munkáját vettem alapul.



11. ábra. Az *Albanerpeton inexpectatum* ESTES et HOFFSTETTER, 1976 koponya-rekonstrukciója. (A koponyán pirossal jelölt részek ismertek az iharkúti gerinces lelőhelyről.)



12. ábra. A béka koponyája és csontváza (GAUPP 1896 nyomán módosítva). (A pirossal kiemelt csontok ismertek az iharkúti késő-kréta lelőhelyről.)

A dolgozatban említett kétélű (Lissamphiba) taxonok

Classis Amphibia LINNÉ, 1758

Subclassis Lissamphiba HAECKEL, 1866

Ordo Gymnophyona MÜLLER, 1831

Ordo Caudata OPPEL, 1811

Subordo Cryptobranchoidea DUNN, 1922

Familia Cryptobranchidae COPE, 1889

Familia incertae sedis

Genus *Marmorerpeton* EVANS, MILNER et MUSSET 1988

Genus *Hylaobatrachus* DOLLO, 1884

Hylaeobatrachus croyii DOLLO, 1884

Subordo Proteoidea (NOBLE, 1931)

Familia Batrachosauroiidae AUFFENBERG, 1958

Ordo Allocaudata FOX et NAYLOR, 1982

Familia Albanerpetontidae FOX et NAYLOR, 1982

Genus *Albanerpeton* ESTES et HOFFSTETTER, 1976

Albanerpeton ciffeli GARDNER, 1999

A. galaktion FOX et NAYLOR, 1982

A. gracilis GARDNER 2002

A. inexpectatum ESTES et HOFSTETTER, 1976

A. krebsi WIECHMANN, 2003

A. nexuosum (ESTES), 1981

A. pannonicum VENCZEL et GARDNER, 2005

A. arthridion FOX et NAYLOR, 1982

Genus *Celtedens* MCGOWAN et EVANS, 1995

C. ibericus MCGOWAN et EVANS, 1995

C. megacephalus COSTA, 1864

C. guimarote WIECHMANN, 2003

Genus *Anoualerpeton*

Anoualerpeton priscus GARDNER, EVANS et SIGOGNEAU-RUSSEL, 2003

An. unicus GARDNER, EVANS et SIGOGNEAU-RUSSEL, 2003

Genus *Wesserpeton* SWEETMAN et GARDNER, in press

Wesserpeton evansae SWEETMAN et GARDNER, in press

Genus *Nukusaurus* NESOV, 1981 (nomen dubium)

Nukusaurus insuetus NESOV, 1981

Nukusaurus sodalis NESOV, 1981 (nomen dubium)

Genus et species indet.

Kirtlington taxon

Iharkút species (Szentesi, Gardner & Venczel in press.)

Superordo Salientia LAURENTI, 1768

Ordo Proanura ROMER, 1945

Familia Triadobatrachidae KUHN, 1962

Genus *Triadobatrachus* KUHN, 1962

Triadobatrachus massinoti (PIVETEAU), 1936

Familia incertae sedis

Genus *Czatkobatrachus* EVANS et BORSUK-BIALINICKA, 1998

Czatkobatrachus polonicus EVANS et BORSUK-

BIALINICKA, 1998

Ordo Anura FISCHER VON WALDHEIM, 1813

Subordo Discoglossoidi SOKOL, 1977 (syn. Archaeobatrachia REIG, 1958)

Familia Ascaphidae FEJÉRVÁRY, 1923

Genus *Ascaphus* STEJNEGER, 1899

Ascaphus truei FEJÉRVÁRY, 1923

Familia Leiopelmatidae MIVART, 1869

Subfamilia Leiopelmatinae MIVART, 1869

Genus *Leiopelma* FITZINGER, 1861

Leiopelma archeyi TURBOTT, 1942

Subfamilia Notobarachinae REIG, 1957

Genus *Notobatrachus* REIG, 1956

Notobatrachus degiustoi REIG, 1956

Familia Discoglossidae GÜNTHER, 1858 (1845)

Genus *Callobatrachus* WANG et GAO, 1999

Callobatrachus sanyanensis WANG et GAO, 1999

Genus *Paralatonia* VENCZEL & CSIKI, 2003

Paralatonia transylvanica VENCZEL & CSIKI, 2003

Genus *Enneabatrachus* EVANS et MILNER, 1993

Genus *Scotiophryne* ESTES, 1969

Scotiophryne pustulosa ESTES, 1969

Subfamilia Alytinae FITZINGER, 1843

Subfamilia Bombinatorinae GRAY, 1825

Genus *Bombina* OKEN, 1816

Bombina orientalis BOULANGER, 1890

B. variegata LINNÉ, 1758

Subfamilia Discoglossinae GÜNTHER, 1858 (1845)

Genus *Discoglossus* OTTH, 1837

Discoglossus pictus OTTH, 1837

Discoglossus sardus TSCHUDI, 1837

Genus *Eodiscoglossus* VILLALTA, 1957

Eodiscoglossus oxoniensis EVANS, MILNER et MUSSET,
1990

E. santoniae VILLALTA, 1956

Genus *Latonia* MEYER, 1843

Latonia gigantea LARER, 1851

Genus *Estesina* ROČEK et NESOV, 1993

Estesina elegans ROČEK et NESOV, 1993

Genus *Paradiscoglossus* ESTES et SANCHÍZ, 1982

Paradiscoglossus americanus ESTES et SANCHÍZ, 1982

Genus *Procerobatrachus* ROČEK et NESOV, 1993

Procerobatrachus paulus ROČEK et NESOV, 1993

Genus *Wealdenbatrachus* FEY, 1988

Wealdenbatrachus jucarense FEY, 1988

Genus *Bakonybatrachus* SZENTESI et VENCZEL, 2012

***Bakonybatrachus fedori* SZENTESI et VENCZEL, 2012**

Subfamilia Gobiatinae ROČEK et NESOV, 1993

Genus *Gobiates* ŠPINAR et TATARINOV, 1986

Subfamilia Alytinae FITZINGER, 1843

Genus *Kyzilkuma* NESOV, 1981

Subordo Mesobatrachia REIG, 1958

Superfamilia Pipoidea FITZINGER, 1843

Genus *Thoraciliacus* NEVO, 1988 (Pipimorpha)

Thoraciliacus rostriceps NEVO, 1988

Pipimorpha FORD et CANNATELLA, 1993

Genus: *Avitabatrachus* BAEZ, TRUEB et CALVO, 2000

Avitabatrachus uliana BAEZ, TRUEB et CALVO, 2000

Familia Pipidae GRAY, 1825

Genus *Shomronella* ESTES, ŠPINAR et NEVO, 1978
Shomronella jordanica ESTES, ŠPINAR et NEVO, 1978

Subfamilia Pipinae GRAY, 1825

Genus *Pipa* LAURENTI, 1768

Lalagobatrachia FISCHER von WALDHEIM, 1813

Genus *Lalagobatrachus* FROST et al., 2006

Subfamilia Xenopinae FITZINGER, 1843

Genus *Xenopus* WAGLER, 1827
Xenopus laevis DAUDIN, 1802

Familia Palaeobatrachidae COPE, 1865

Genus *Palaeobatrachus* TSCHUDI, 1839,3
Palaeobatrachus gaudryi VIDAL, 1902 (syn.
Monsechobatrachus gaudryi FEJÉRVÁRY, 1921, nomina
vanum)

Familia Pipidae GRAY, 1825

Genus *Cordicephalus* NEVO, 1968
Cordicephalus gracilis NEVO, 1968
C. longicostatus NEVO, 1968

Genus *Hymenochirus* BOULENGER, 1896
Hymenochirus curtipes NOBLE, 1924

Genus *Saltenia* REIG, 1959
Saltenia ibanezi REIG, 1959

Superfamilia Pelobatoidea BOLKAY, 1919

Familia Pelobatidae BONAPARTE, 1850

Genus *Liaobatrachus* JI et JI, 1998
Liaobatrachus grabaui JI et JI, 1998

Subfamilia Megophryinae NOBLE, 1931

Genus *Megophrys* KUHL et van HASSELT, 1822

Subfamilia Pelobatinae BONAPARTE, 1850

Genus *Eopelobates* PARKER, 1929
Eopelobates anthracinus PARKER, 1929
E. bayeri PARKER, 1929
E. grandis ZWEIFEL, 1956
E. wagneri WEITZEL, 1938

Genus *Macropelobates* NOBLE, 1924
Macropelobates osborni NOBLE, 1924

Genus *Pelobates* WAGLER, 1861
Pelobates cultripes CUVIER, 1829
P. decheni TROSCHER, 1861
P. fuscus LAURENTI, 1768
P. varaldii PASTEUR et BONS, 1959
P. syriacus BOETTGER, 1889

Familia Rhinophrynidae GÜNTHER, 1859

Genus *Rhadinosteus* HENRICI, 1998
Rhadinosteus parvus HENRICI, 1998

Subordo Neobatrachia REIG, 1958

Superfamilia Hyloidea WIED, 1856

Familia Leptodactylidae WERNER, 1896 (1838)

Genus *Eophractus* SCHAEFFER, 1949
Eophractus casamayorensis SCHAEFFER, 1949
Genus *Thaumastosaurus* STEFANO, 1903
Thaumastosaurus bottii STEFANO, 1903
T. gezei RAGE et ROČEK, 2007

Subfamilia Eleutherodactylinae

Genus *Eleutherodactylus* DUMÉRIL et BIBRON, 1841

Subfamilia Ceratophrynae BÁEZ et PERI, 1989

Genus *Baurubatrachus* BÁEZ et PERI, 1989
Baurubatrachus pricei BÁEZ et PERI, 1989

Familia Bufonidae GRAY, 1825

Genus *Oreophrynella* BOULENGER, 1895
Genus *Bufo* LAURENTI, 1768
Bufo bufo LINNÉ, 1758
B. marinus LINNÉ, 1758
B. viridis LAURENTI, 1768

Familia Hylidae GRAY, 1825 (1815)

Subfamilia Pelodryadinae GÜNTHER, 1858
Genus *Litoria* TSCHUDI, 1838

- Litoria nasuta* GRAY, 1842
- Subfamilia Hemiphractinae PETERS, 1862
- Subfamilia Hylinae RAFINESQUE, 1815
- Genus *Hyla* LAURENTI, 1768
- Hyla arborea* Linné, 1758
- Superfamilia Ranoidea FITZINGER, 1826
- Familia Ranidae GRAY, 1825
- Subfamilia Raninae GRAY, 1825
- Genus *Rana* LINNÉ, 1758
- Rana catesbeiana* SHAW, 1802
- R. cancrivora* GRAVENHORST, 1829
- R. dalmatina* BONAPARTE, 1840
- R. esculenta* LINNÉ, 1758
- R. pipiens* SCHREBER, 1782
- R. ridibunda* PALLAS, 1771
- R. sylvatica* LECONTE, 1825
- R. temporaria* LINNÉ, 1758
- Familia Myrohylidae GÜNTHER, 1858 (1843)
- Familia Pyxicephalidae BONAPARTE, 1850
- Genus *Tomopterna* DUMÉRIL et BIBRON, 1841
- Familia Hyperoliidae LAURENT, 1943
- Subfamilia Kassini LAURENT, 1972
- Genus *Kassina* GIRARD, 1853
- Kassina maculata* DUMÉRIL, 1853
- Familia incertae sedis**
- Genus: *Arariphrynus* LEAL et BRITO, 2006
- Arariphrynus placidoi* LEAL et BRITO, 2006
- Genus: *Baurubatrachus* BÁEZ et PERI, 1989
- Baurubatrachus pricei* BÁEZ et PERI, 1989
- Genus: *Eurycephalella* BÁEZ, MOURA et GÓMEZ, 2009
- Eurycephalella alcinae* BÁEZ, MOURA et GÓMEZ, 2009
- Genus *Hungarobatrachus* SZENTESI et VENCZEL, 2010**
- Hungarobatrachus szukaesi* SZENTESI et VENCZEL, 2010**

Superfamilia et familia incertae sedis

Genus *Aralobatrachus* NESOV, 1981

Genus *Comobatrachus* HECT et ESTES, 1960

Genus *Eobatrachus* MARSH, 1887

Genus *Hatzegobatrachus* VENCZEL et CSIKI, 2003

Hatzegobatrachus grigorescui VENCZEL et CSIKI, 2003

Genus *Mesophryne* GAO et WANG, 2001

Mesophryne beipiaoensis GAO et WANG, 2001

Genus *Neusibatrachus* SEIFFERT, 1972 (syn. *Eodiscoglossus*
VILLALTA, 1957)

Neusibatrachus wilferti SEIFFERT, 1972

Genus *Pachybatrachus* BÁEZ et RAGE, 1998

Pachybatrachus taqueti BÁEZ et RAGE, 1998

Genus *Prosalirus* SHUBIN et JENKINS, 1995

Prosalirus bitis SHUBIN et JENKINS, 1995

Genus *Theatoni*us FOX, 1976

*Theatoni*us *lancensis* FOX, 1976

Genus *Vieraella* REIG, 1961

Vieraella herbsti REIG, 1961

Genus *Yizhoubatrachus* GAO et CHEN, 2004

Yizhoubatrachus macilentus GAO et CHEN, 2004

Familia, genus et species indet.

Charantes (Font-de-Benon) Anura indet. (VULLO &
NÉRAUDEAU 2008, 2011)

Chapada de Araripe béka (KELLNER & CAMPOS 1986,
MAISEY 1991, BÁEZ 1991)

Fontllonga békák (ROČEK 2000)

Guimarota béka (SEIFFERT 1973)

Kamerun békák (JACOBS et al. 1988)

Komancs békák (ZANGLER & DENISON 1950; PATTERSON
1951, 1956; GOIN & AUFFENBERG 1958; HECHT 1963,
ESTES 1970, ESTES & REIG 1973, WINKLER et al. 1990)

Las Hoyas békák (ROČEK 2000)

Malawi békák (JACOBS et al. 1990)
Pajcha Pata béka (RAGE, MARSHALL & GAYET 1993)
Purbeck béka (ENSOM et al. 1991)
Rio Limay Formáció békái (BÁEZ & CALVO 1989)
Utah békák (EATON & CIFFELI, 1988)
Wádi Milk békák (EVANS et al. 1996)
Zaire békák (ROČEK 2000)

Intézményi rövidítések: **AMNH:** American Museum of Natural History, New York, New York Állam, USA; **BRT:** Le Bretou, Franciaország; **DPFNSP:** Department of Paleontology of Charles University, Prága, Csehország; **ELTE:** Eötvös Loránd Tudományegyetem, Őslénytani Tanszék; **FGGUB:** University of Bucharest, Faculty of Geology and Geophysics, Bukarest, Románia; **MÁFI:** Magyar Állami Földtani Intézet; **MMP:** Pásztói Múzeum, Pásztó, Magyarország; **MNCN:** Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, Spanyolország; **MNHN.LGA:** Muséum National d'Histoire Naturelle, La Grive-Saint Alban lelőhelyről (miocén) származó gyűjtemény, Párizs, Franciaország; **MTC:** Ţării Crişurilor Museum, Nagyvárad, Románia; **MTM:** Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest, Magyarország; **NHM:** Natural History Museum of London, Nagy-Britannia; **OMNH:** Oklahoma Museum of Natural History, Norman, Oklahoma, USA; **PSMUBB:** Paleontology-Stratigraphy Museum, Babeş-Bolyai Egyetem, Kolozsvár, Románia; **UCM:** UCM 77062 lelőhely, Colorado, USA; **UALVP:** University of Alberta Laboratory for Vertebrate Paleontology, Edmonton, Alberta Állam, Kanada.

Az iharkúti kétéltű leletek leírása és összehasonlítása

Classis AMPHIBIA LINNÉ, 1758

Subclassis LISSAMPHIBIA HAECKEL, 1866

Ordo ALLOCAUDATA FOX et NAYLOR, 1982

Familia ALBANERPETONTIDAE FOX et NAYLOR, 1982

cf. *Albanerpeton* A

13–16. ábra

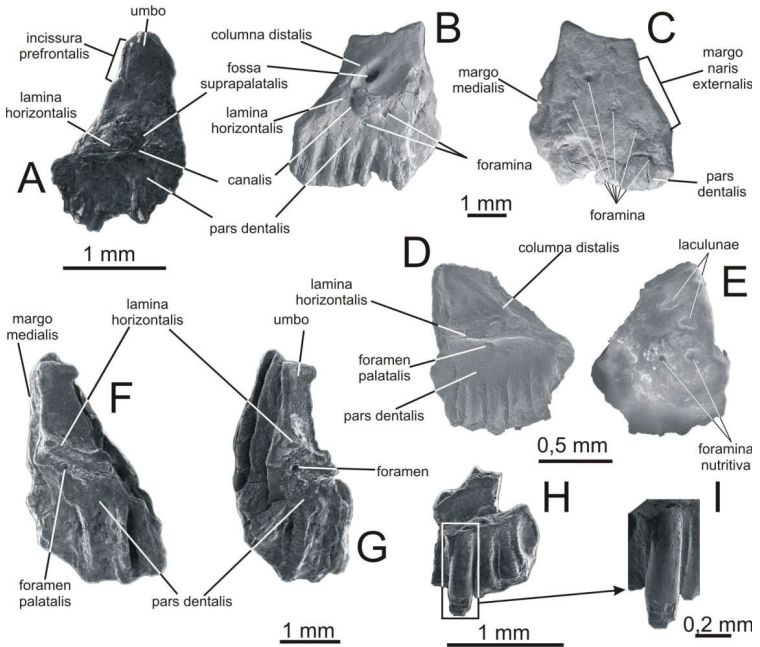
Anyag: 3 bal premaxilla töredék (MTM V2 008.22.1., V 2008.24.1., V 2010.286.1.), 3 jobb premaxilla töredék (MTM V 2008.23.1., V 2009.1.1., V 2010.288.1.), 1 bal maxilla töredék (MTM V 2008.28.1.), 4 jobb maxilla töredék (MTM V 2009.27.1., V 2009.29.1. – 31.1.), 4 bal dentale töredék (MTM V 2008.25.1., V 2008.26.1., V 2009.37.1., V 2010.287.1.), 31 jobb dentale töredék (MTM V 2009.1.1. – V 2009.3.1., V 2009.5.1. – 9.1., V 2009.11.1. –21.1., V 2009.28.1., V 2009.32.1.), 25 dentale töredék (MTM V 2008.27.1.)

Premaxilla 13. ábra

Az izapolási anyagból 6 izolált, töredékes premaxilla ismert, melyek közül az MTM V 2009.1.1. leltári számú jobb premaxilla töredék csupán néhány fogból áll.

A premaxilla felépítése robosztus, a dorzális része is viszonylag széles, de a magassága nem állapítható meg, mert egyik példányon sem teljesen ép a dorzális rész (=umbo). Az MTM V 2008.23.1. számú példány dorzolaterális részén megfigyelhető a prefrontalehoz csatlakozó él (=incissura prefrontalis), mely enyhén ívelt, az éle ventralis irányban hajlottabb. Laterálisan a naris externalis szegélye konkáv, mely az MTM V 2008.22.1.–V 2010.288.1. példányokon figyelhető meg a legjobban. A fossa suprapalatalis proximodorzálisan megnyúlt, ovális alakú, és egy széles, rovátkolt perem veszi körbe. A columna distalis erősen kiemelkedő, míg a columna proximalis csak gyengén érzékelhető. A fossa suprapalatalis és a lamina horizontalis között egy proximodorzális irányú ovális alakú mélyedés látható. A lamina horizontalis viszonylag keskeny, élszerű és erősen ívelt dorzoventrálisan. A fossa suprapalatalis alatt egy csatorna (=canalis) szakítja meg. ventrális felszínén forámenek (=foramen palatalis) figyelhetőek meg. A proximoventrális részén lévő taréj (=margo medialis) igen erőteljes, különösen linguális nézetben, és laterális irányban erősen ívelt, az

MTM V 2008.24.1. számú példányon megfigyelhető (13. ábra, F,G), hogy dorzális irányban is folytatódik és eredetileg egy kettős lamellát visel. A maxillához csatlakozó lateralis él az összes példányról hiányzik, de a morfológia alapján valószínűleg alacsony lehet.



13. ábra. cf. *Albanerpeton* A premaxillák a felső-kréta Csehbányai Formációból (Iharkút, Bakony). A: bal premaxilla (MTM V 2008.23.1.) linguális; B-C: bal premaxilla (MTM V 2008.22.1.) A, linguális, B, labiális; D-E: jobb premaxilla (MTM V 2010.288.1.) D, linguális, E, labiális; F-G: jobb premaxilla (MTM V 2008.24.1.) F, linguális, G, mediolingvális és részben ventrális nézetben; és H-I: jobb premaxilla (MTM V 2009.1.1.) H, linguális nézetben és I, egy ép fog kinagyítva.

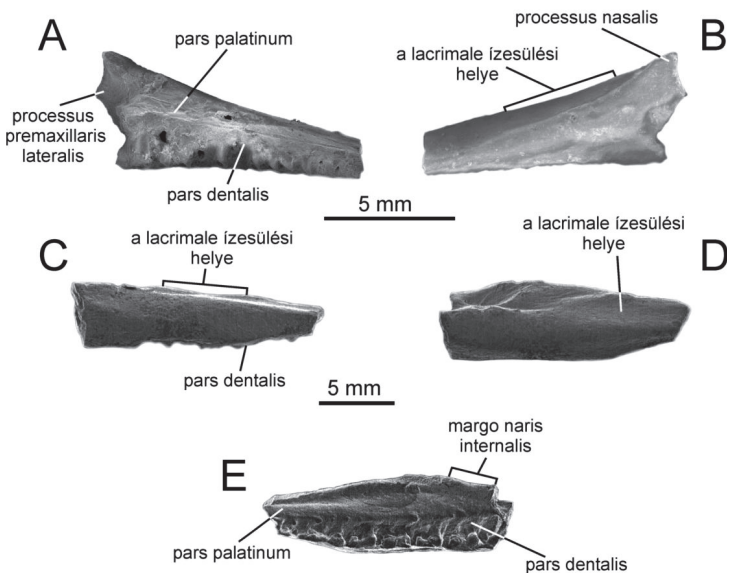
A pars dentalis anterodorzálisan vastag, a lamina horizontalis és a fogak között egy viszonylag széles és sima felszín látható. A fogak pleurodontak, az MTM V2009.1.1. leltári számú példányon megfigyelhető, hogy hengeres, ventrálisan kiszélesedő és a csúcsi része kúpos. A kúp felszíne egyenetlen, kagylósan törött bemélyedéseket visel, melyek valószínűleg a használat során alakulhattak ki. A lamina horizontalis és a

fogak alapja között kisméretű forámenek láthatóak, melyek átvezetnek a labiális oldalra.

Labiális nézetben a premaxillak felszíne csaknem sima a forámeneket nem számítva, kivéve az MTM V 2010.288.1. példányt (13. ábra, D,E), amely szabálytalan alakú gödröcskéket (=laculanae) visel, melyek elsősorban a csont dorzális részén jelennek meg.

Maxilla (14. ábra)

Az öt darab maxilla egyike sem teljes, ép fog egyikben sem található. Az MTM V 2009.29.1. leltári számú jobb maxillán jól látható, hogy az anterior vége magas, és poszterior irányban ékszerűen keskenyedek el. Mindegyik példányra jellemző, hogy viszonylag alacsony és anteroposzterior irányban megnyúlt. Linguális



14. ábra. cf. *Albanerpeton* A maxillák a felső-kréta Csehbányai Formációból (Iharkút, Bakony). A-B: jobb maxilla (MTM V 2009.21.1.) A, labiális, B, linguális; C,D,E: bal maxilla (MTM V 2008.28.1.) C, labiodorzális, D, dorzális és E, ventrális nézetben.

nézetben a pars palatinum sérült, de jól láthatóan vékony, lekerekített és csaknem egyenes, de anterior vége ventrális irányban enyhén hajlott. Dorzálisan a lacrimale ízesülési helye enyhén ívelt, alig észrevehető. A processus nasalis viszonylag széles, anterodorzális irányban kihegyesedő, míg a szintén igen széles processus maxillaris laterális linguálisan lekerekített, azonban labiálisan anterior irányban kihegyesedő. A két processus közötti rész posterior irányban viszonylag erősen ívelt. A pars dentalis viszonylag vékony labiolinguálisan, és a fogak a néhány csonk alapján valószínűleg hengeresek voltak.

Labiális nézetben a pars facialis egy jó látható poszterior dorzális éllel határolódik el, és a pars dentalistól is. A MTM V 2009.29.1. leltári számú jobb maxilla anteroventrális részén található egy poszterior irányban kerekített mélyedés.

Dorzális nézetben a lacrimale ízesülési felszíne viszonylag széles labiolinguálisan és mély ventrálisan. A processus premaxillaris mediális irányba hajlik, és anteroposzterior irányban enyhén ívelt.

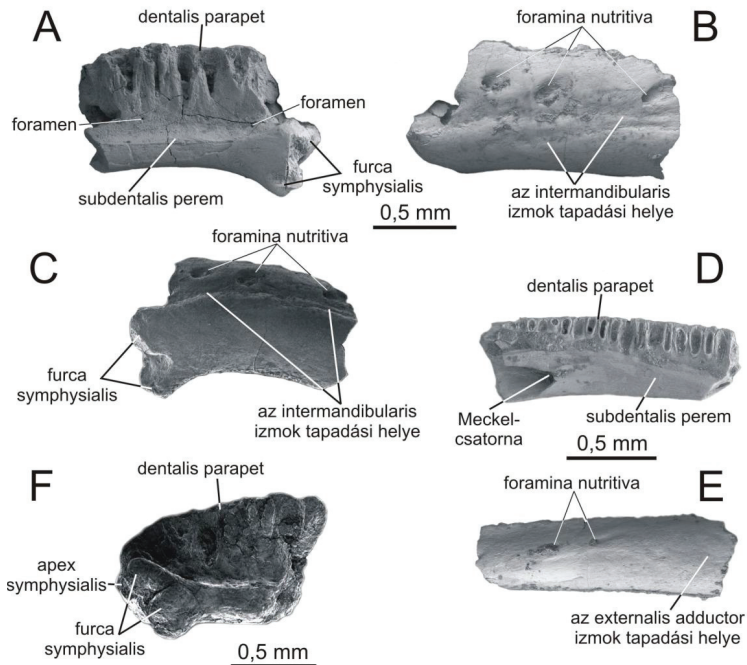
Ventrális nézetben az MTM V 2008.28.1. számú példányon a pars palatinum anterolaterálisan kihajló, az anterior végén a legszélesebb. A naris belső szegélye (=margo naris internalis) enyhén ívelt és kb. 30°-os szöget zár be a pars palatinum lingualis élével.

Dentale (15. ábra)

Az iharkúti késő-kréta lelőhelyről előkerült albanerpetontida dentalek mindegyike töredékes, de viszonylag robusztus felépítésű, és a jellemző morfológiai karakterek többé-kevésbé jól megfigyelhetőek rajtuk.

Linguális nézetben a szubdentális perem lekerekített, ventrális irányban enyhén ívelt, poszterior irányban magasodik, anterior irányban elkeskenyedik, majd a szimfiziális villánál (=furca symphysialis) hirtelen kiszélesedik. A Meckel-csatorna teljesen zárt, poszterior irányban felnyílik (15. ábra, D). Az MTM V 2009.9.1. leletnél maradtak meg teljesen épen a szimfiziális villák ágai, melyek erősen lekerekítettek, az anterodorzális ág hosszú és keskeny, míg az anteroventrális rész jóval vastagabb. Ez utóbbi mediális kiterjedése is jelentős. A szimfiziális csúcs (=apex symphysialis) bár sérült, de nagy valószínűséggel túlnyúlik anterior irányban a szimfiziális villákon. A fogárok viszonylag mély és széles, az MTM V 2008.26.1. jelű példánynál apró forámenek figyelhetőek meg benne. A fogak pleurodontak, anteroposzterior irányban enyhén lapítottak, és labiolinguálisan kiszélesedők. és mint az MTM V 2010.287.1.

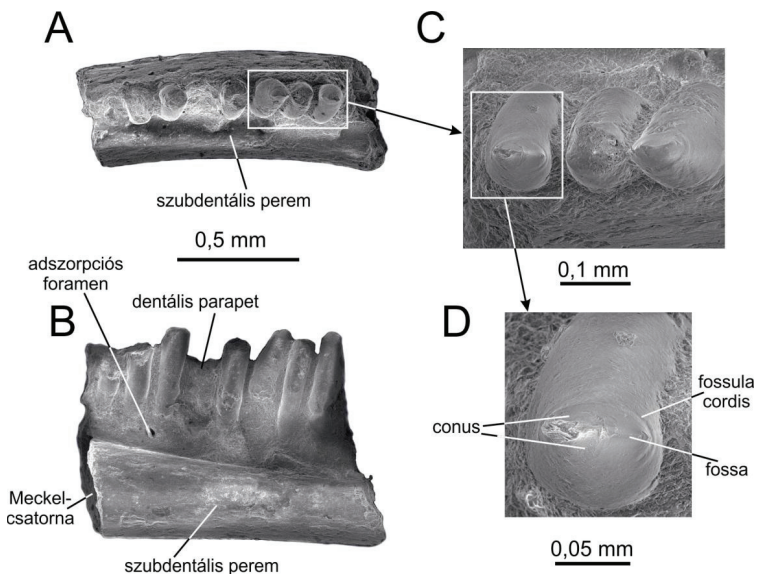
példánynál okklúzális nézetben megfigyelhető, hogy a fog csúcsa labiolinguálisan lapított, pleurodont és tricuspid (16. ábra). A kúpok között széles és viszonylag sekély árok figyelhető meg. A fogcsúcs labiolinguális irányban lapított ellipszis, melyet a kúpok alatt egy viszonylag mély, a fogon körbefutó barázda (=fossula cordis) határol. A legmagasabb fogak a dentale anterior részén helyezkednek el, az első fogak anterodorzális irányba állnak. A hetedik fogtól kezdve a fogak mérete fokozatosan csökken poszterior irányban.



15. ábra. cf. *Albanerpeton* A dentálék a felső-kréta Csehbányai Formációból (Iharkút, Bakony). A,B,C: bal dentale (MTM V 2008.26.1.) A, linguális, B, labiális, C, ventrolabiális; D-E: bal dentale (MTM V 2008.25.1.) d, linguális, E, labiális; és F: jobb dentale (MTM V 2009.9.1.) linguális nézetben.

A dentálék labiális felszíne sima, díszítetlen, de anterodorzális részén forámeneket (=foramina nutritiva) visel, melyben az erek és idegek futottak (ESTES 1981). A fogak tövénél néha megfigyelhető az úgynevezett adszorpciós forámen, mely fogváltáskor nyílik fel (ESTES 1981). A dentális perem magas, labiolinguálisan viszonylag vékony,

lemezszerű. A forámenek anteroventrális – poszterodorzális irányban megnyúltak, anterodorzális irányban sekély árokban folytatódnak. Az MTM V 2008.26.1. leltári számú bal dentalén megfigyelhető a foramina nutritiva alatt hullámos vonalban anteroposzterior irányban húzódnó két viszonylag mély rovátka, melyek az intermandibuláris izmok tapadási helyeül szolgálnak (GARDNER 1999a). Az MTM V 2008.25.1. számú bal dentalén labiális nézetben a forámenektől (=foramen nutritivus) poszterior irányban megfigyelhető egy széles, nagyon finom barázdákkal díszített felület, mely az externális adduktor izmok tapadási helye (GARDNER 1999a).



16. ábra. cf. *Albanerpeton* A bal dentale (MTM V 2010.287.1.) A-C, okklúzális, B linguális nézetben, és D, egy tricuspid fog kinagyítva okklúzális nézetben a felső-kréta Csehbányai Formációból (Iharkút, Bakony).

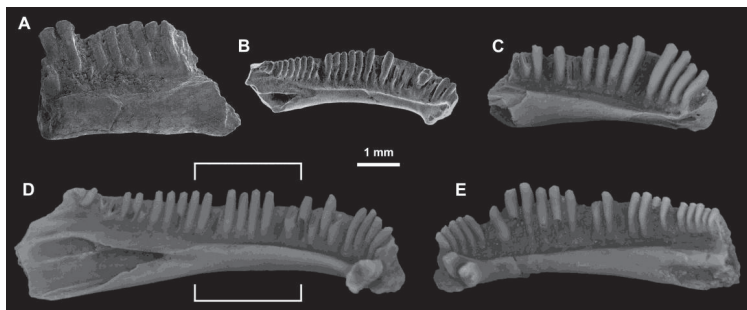
Okklúzális nézetben a dentálék enyhén íveltek, a szubdentális perem viszonylag széles és ventrális irányban egy viszonylag mély árok látható rajta, mely a fogárokhoz hajlik. A dentális parapet dorzális éle vékony, a fogak enyhén labiális irányba hajlanak.

cf. *Albanerpeton* B

Anyag: 1 jobb dentale töredék (MTM V 2008.29.1.)

Dentale (17. ábra)

Ez a jobb dentale (MTM V 2008.29.1.) morfológiai szempontból megegyezik a többi, Iharkútról leírt cf. *Albanerpeton* sp. A-hoz tartozó példánnyal (zárt Meckel-csatorna, anteroposzterior irányban enyhén lapított pleurodont fogak, sima labiális felszín), de kb. négyszer nagyobb méretű azoknál és nagyobb más, korábban leírt *Albanerpetontidae* fajoknál is.



17. ábra. A: cf. *Albanerpeton* B jobb dentale (MTM V 2008.29.1.) a felső-kréta Csehbányai Formációból, Iharkút, Bakony, Magyarország; B: *Albanerpeton panonicum* VENCZEL et GARDNER, 2005 bal dentale (MÁFI V.22009), melyről hiányoznak a poszttdentális részek, alsó-miocén hasadékkitöltésből, Csarnóta 2, Magyarország; C: *Albanerpeton nexuosum* (ESTES, 1981) bal dentale (UCM 38714), melynek hiányzik a szimfiziális és a poszterior vége, a felső-kréta (felső-maastrichti) Laramie Formációból, UCM 77062 lelőhely, Colorado, USA; D: *Albanerpeton inexpectatum* ESTES et HOFFSTETTER, 1976 közel teljes bal dentale (MNHN.LGA 48) ?alsó – középső-miocén hasadékkitöltésből, La Grive-Saint-Alban, Franciaország (a két szögletes zárójel azt a részt jelöli, mely megőrződött az iharkúti lelet esetében); E: *Albanerpeton galaktion* FOX et NAYLOR, 1982 jobb dentale, melynek hiányzik a posterior vége a felső-kréta (felső-santoni) Deadhorse Coulee Tagozatból, Milk River Formáció, UAVLP MR-9B lelőhely, Alberta, Kanada.

Az iharkúti cf. *Albanerpetonok* diszkussziója

Az anyag bár töredékes, de mégis diagnosztikus az *Albanerpetontidae* családra nézve. Két nyilvánvaló autapomorfiát mutat: (1) a szímfiziolis villák megléte, (2) a labiolinguálisan tricuspid fog. A genus-szintű meghatározást azért nem lehet minden kétséget kizáróan elvégezni, mert a diagnosztikusan oly fontos frontale nem ismert a lelőhelyről.

Az *Albanerpetontidae* családra jellemző bélyeg, hogy a fogak pleurodontak, csúcukon három kúpot viselnek, egyenesek, belül üregek, barázdálatlanok és anteroposztior irányban kissé lapítottak, valamint szorosan illeszkednek egymáshoz (GARDNER 1999a, GARDNER et al. 2003). A fogak mérete az *Albanerpetontidae*-félékre jellemzően az anterior rész felől posztior irányba csökken a hatodik fogtól kezdve (GARDNER 2000, GARDNER et al. 2003).

Az iharkúti lelőhelyről előkerült töredékes maxillák a legtöbb *Albanerpeton* genera fajára jellemző felépítésűek (VENCZEL & GARDNER 2005, text-fig. 3), bár hasonló jellegek láthatók a *Celtdens* és *Wesserpeton* nemeknél is (MCGOWAN & EVANS 1995, SWEETMAN & GARDNER in press.). Az *Albanerpeton* nemre utaló karakterisztikus bélyegeket a következők: (1) mindegyik labiális felszíne sima, az anterior részén a legszélesebb és posztior irányban ékszerűen elkeskenyedő, hosszirányban megnyúlt csont; (2) a processus nasalis háromszögletű, és ventrálisan egy konkáv élben folytatódik; (3) a pars palatinum keskeny és élszerű; (4) a fogsor majdnem a csont ventrális szegélyéig ér és a fogak pleurodontak.

Számos *Albanerpeton*-jelleg ismerhető fel a premaxillákon is: mint (1) a premaxilla méretéhez képest viszonylag kisméretű fossa suprapalatalis, (2) mely viszonylag alacsonyan van a dorzális részhez képest és (3) és a linguális oldalon megnyúlt. A premaxilla alakja, a töredékekben látható néhány fog pleurodont volta, valamint a foramen suprapalatalis megléte szintén az *Albanerpeton* genera jellemző tulajdonságok (ESTES & HOFFSTETTER 1976, GARDNER 1999a,b, 2000, 2002; VENCZEL & GARDNER 2005). Két premaxillánál (MTM V 2008.22.1. és V 2008.23.1) a linguális irányban felnyíló fossa suprapalatalis megtalálható a *Celtdens*, a *Wesserpeton* és az *Albanerpeton* genusoknál egyaránt (ESTES & HOFFSTETTER 1976, GARDNER 1999a,b, 2000, 2002; VENCZEL & GARDNER 2005, SWEETMAN & GARDNER in press.), míg az *Anoualarpeton* esetében sokkal inkább laterális irányú (GARDNER et al. 2003). Az iharkúti lelet esetében különbség mutatkozik abban, hogy ez a nyílás ovális alakú, és egy széles, szintén ovális árok veszi körül, ezért nem illeszkedhet a

szájpadlás vonalához. Az *Anoualarterpeton*, a *Celtenham* és az *Albanerpeton arthridion* esetében a fossa suprapalatalis jobban illeszkedik dorzálisan a lamina horizontalishoz, valamint a geológiailag fiatalabb (összes késő kréta és kainozoós) fajánál az *Albanerpeton* nemnek. Egyedi az is, hogy a foramen suprapalatalis ürege nemcsak a dentális résszel van kapcsolatban, hanem a labiális oldalon is folytatódik egy közel kör alakú forámen formájában. Az MTM V 2008.22.1. példányon a csont dorzális részéhez képest viszonylag kisméretű fossa suprapalatalis különbözik a még kisebb méretű nyílással rendelkező *Anoualarterpeton* és *Celtenham* nemzetségektől (GARDNER et al. 2003, MCGOWAN & EVANS 1995) és a primitívebb *Albanerpeton arthridion* fajtól, valamint a lényegesen nagyobb méretű fossat viselő *Albanerpeton galaktion*tól is. Ez utóbbi fajnál szintén illeszkedik a fossa suprapalatalis a lamina horizontalisra, mely egyenes és a suprapalatalis foramen dorzális vége által megszakított (GARDNER 1999b), ezzel ellentétben a lamina horizontalis az iharkúti leletnél erősen ívelt és folyamatos. A foramen suprapalatalis disztális oldalán egy erőteljes belső oszloppal határolt, hasonlóan az *A. inexpectatum* premaxillájához (MNHN.LGA 1211) (GARDNER 1999a, I. tábla, A), mely a lamina horizontalistól indul ki dorzális irányba. Más *Albanerpeton* fajokhoz hasonlóan itt is megjelennek a premaxilla ventrális részén, a pars palatinum alatt a kisméretű forámenek (=foramen nutritivus) (GARDNER 1999b, GARDNER 2000), de ezek folytatása az iharkúti lelet esetében megjelenik a labiális oldalon is. Az *Albanerpetontidae*-félékre jellemző jól fejlett, ívelt perem a premaxilla mediális oldalán az úgynevezett nyelvárokban (GARDNER 1999a, FOLIE & CODREA 2005), mely az iharkúti premaxilla esetében viszonylag rövid és széles. Az *Albanerpeton*okra általában a premaxilla különböző méretű és számú gödröcskéekkel való díszítettsége a jellemző (GARDNER 2000), ez a Hátszegi-medencéből előkerült leletekre is igaz (GRIGORESCU et al. 1999, FOLIE & CODREA 2005) Az iharkúti leletnél azonban a néhány linguális oldalról átfutó foráment kivéve a labiális oldal teljesen sima és díszítetlen, kivéve az MTM V 2010.288.1. jobb premaxillát (13. ábra, D,E). Ennél a példánynál a labiális felszínen alakatlan, viszonylag sekély gödröcskék figyelhetőek meg különösen a dorzális részén.

A processus premaxillaris lateralis viszonylag rövid az MTM V 2009.29.1. leltári számú iharkúti példányon, nem úgy, mint a Hátszegi-medencéből előkerült *Albanerpeton* sp. leletnél (PSMUBB V 195) (FOLIE & CODREA 2005; p.59, 2, B₁-A₂), melynél a primitív *Albanerpetontidae*-félékre jellemző módon hosszú (GARDNER 2002), és jóval előrébb nyúlik a processus nasalisnál. A két anterior processus között

is nagyobb a távolság és erőteljesebb az ív az erdélyi példány esetében, csakúgy, mint a szintén hasonló felépítésű *A. arthridion* maxillájánál (OMNH 34072), mely az Egyesült Államok (Texas és Oklahoma) alsó-krétájából (legfelső-apti–középső-albai) került elő (GARDNER 1999c; p. 535 fig.3, H-I).

A dentalén, linguális nézetben a Meckel-csatorna zárt, és nem nyílik fel poszterior irányban sem, az *Albanerpeton* genusra jellemzően (GARDNER 1999a, GARDNER et al. 2003, FOLIE & CODREA 2005, VENCZEL & GARDNER 2005). A szímfiziológiai villa alakja leginkább a Colorado (USA) felső-maastrichtijéből leírt *A. galaktion* villájához (UALVP 16221) hasonlít, de annak a dorzozentrális ága az erőteljesebb (GARDNER 2000; p.356, fig2. J) éppen úgy, mint az először a magyarországi Csarnótáról (felső-pliocén) leírt *A. pannonicum* (VENCZEL & GARDNER 2005, DELFINO & SALA 2007). Az *A. nexuosum* esetében pedig a szímfiziológiai villa két ága csaknem azonos magasságban van, és a labiális oldalhoz közelebb eső ág szintén erőteljesebb, mint a mediális (GARDNER 2002).

Labiális nézetben az iharkúti *Albanerpetontidae*-félék dentaléja inkább alacsony, poszterior irányban enyhén magasodik a Hátszegi-medencéből előkerült *Albanerpeton* sp. lelethez (PSMUBB V 237) hasonlóan (FOLIE & CODREA 2005). A felülete sima, egy sor ovális alakú externális forámmal van csak perforálva, melyek ventrális végükön bemélyednek. Bár többnyire üledékkel kitöltöttek, az egyes forámeneken jól látható, hogy a Meckel-csatorna felé kiinduló üregekben végződnek, tehát az alsó állkapocs vérellátásához és beidegzéséhez szükséges ér és ideghálózat futhatott bennük (GARDNER 2000, FOLIE & CODREA 2005).

Az *Albanerpeton* genus eddig ismert sztratigráfiai és biogeográfiai elterjedése (6. ábra) a campani és maastrichti korú lelőhelyekhez köthető Franciaországban és Romániában (FOLIE & CODREA 2005, PEREDA-SUBERBIOLA 2009, BLAIN et al. 2010, GRIGORESCU 2010), valamint a cenománból is ismerünk még a genushoz tartozó leleteket Kazahsztánból és Tadzsisztánból (GARDNER & AVERIANOV 1998, SKUTCHAS 2007), vagy a krétánál lényegesen fiatalabb lelőhelyekről (ESTES & HOFSTETTER 1976, VENCZEL & GARDNER 2005, DELFINO & SALA 2007). A genus képviselői Észak-Amerikában a kora-krétától (apti) a paleocén végéig voltak jelen (GARDNER & BÖHME 2008).

A kapcsolat a premaxillák és egyéb *albanerpetontida* állkapocselemek között ismeretlen, mert ez utóbbiak igen rossz megtartásúak, így nem lehetséges a variációk egzakt kiértékelése. Sokszor egyazon lelőhelyen több *albanerpetontida* faj is

megjelenik (pl. GARDNER 2000), ami úgy tűnik, hogy az iharkúti gerinces lelőhelyre is igaz.

A cf. *Albanerpeton* B néven említett jobb dentale-töredék (MTM V 2008.29.1.) igen figyelemre méltó (17. ábra, A). Alapvető vonásaiban megegyezik a lelőhelyről előkerült dentalékével (zárt Meckel-csatorna, pleurodont fogak, sima labiális felszín), de négyszer nagyobb méretű azoknál. Az iharkúti cf. *Albanerpeton* B dentaléja a mintegy 4,5 mm-es töredék alapján számolva kb. 20 %-al nagyobb lehetett, mint az eddig ismert legnagyobb Albanerpetodidae-féle, az *Albanerpeton inexpectatum* dentaléja (17. ábra, D), mely a franciaországi ?alsó-középső miocénből (La Grive-Saint-Alban) ismert (ESTES & HOFFSTETTER 1976, ESTES 1981, GARDNER 1999a). Az európai felső-krétából ezidáig még ismeretlen az ilyen nagyméretű albanerpetontida, de Észak-Amerika területén ugyan ebben a korban egyáltalán nem számított ritkaságnak. Az *Albanerpeton nexuosum* és az *A. galaktion* a campani-maastrichti idején Kanadától Új-Mexikóig jelen voltak az észak-amerikai kontinensen (GARDNER 2000) (17. ábra, C,E). A Magyarország és Olaszország pliocénjéből is leírt, szintén nagyméretű *A. pannonicum* (17. ábra, B) alsó állkapcsa is csak fele akkora (Venczel & Gardner 2005, Delfino & Sala 2007), mint az iharkúti cf. *Albanerpeton* B fájé lehetett.

Superordo SALIENTIA LAURENTI, 1768

Ordo ANURA FISCHER VON WALDHEIM, 1813

Subordo ARCHAEOBATRACHIA REIG, 1958

Familia DISCOGLOSSIDAE GUENTHER, 1859

Genus *Bakonybatrachus* SZENTESI et VENCZEL, 2012

Típusfaj: *Bakonybatrachus fedori* SZENTESI et VENCZEL, 2012

Etimológia: A Bakony-hegység után, ahol az iharkúti késő-kréta gerinces lelőhely található, és batrachos görögül békát jelent.

Diagnózis: megegyezik a faj diagnózisával.

***Bakonybatrachus fedori* SZENTESI et VENCZEL, 2012**

18-19. ábra

Etimológia: FEDOR László barátom és volt gimnáziumi osztálytársam után.

Holotípus: Az MTM V 2010.283.1. nem teljes jobb os ilium, melyen hiányzik a szupraacetabuláris régió poszterodorzális része, a vexillum anterior és a crista iliaca dorzális része, valamint a junctura ilioischadica mediális oldala is sérült.

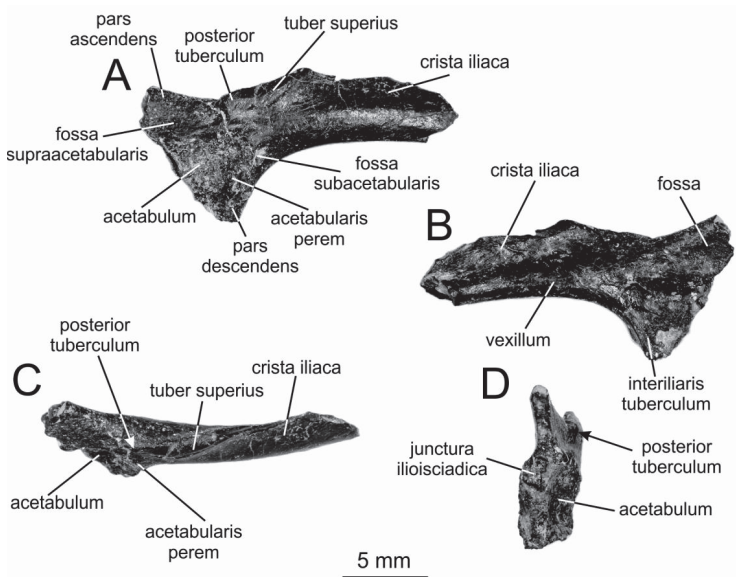
Típuslelőhely, a lelet rétegtani helyzete és kora: A típuslelőhely az Északi-Bakonyban Bakonyjákó községtől nagyjából 3 km-re keletre, Németsbányától 2 km-re északra, az egykori Iharkút település határától néhány száz méterre, a Bakonyi Bauxitbánya Zrt. egykori külfejtéses bauxitbányájában, a Németsbánya II-es és III-as lencsék területén található. Az 50-60 méter vastagságban feltárt fosszília-gazdag rétegek, melyek a Csehbányai Formációba tartoznak, mely a felső-triász Fődolomit karsztos töbreiben felhalmozódott bauxitot (Nagytárkányi Bauxit Formáció) fedi. A Csehbányai Formáció kora a palynológiai és paleomágneses vizsgálatok alapján felső-kréta, santoni (KNAUER & SIEGL-FARKAS 1992; MÁRTONNÉ 2005, BODOR & BARANYI, in press).

Paratípusok: 1 bal maxilla töredék (MTM V 2009.34.1.), 1 bal angulospleniale töredék (MTM V 2008.31.1.), 1 bal scapula töredék (MTM V 2008.30.1.) és 1 bal os ilium (MTM V 2010.283.1.).

Diagnózis: Egy kisméretű béka, melynek testhossza kb. 25-30 mm. A *Bakonybatrachus fedori* eltér a Gobiatinae, Alytinae és Bombinatorinae alcsaládok, valamint a *Callobatrachus* (Discoglossidae) és az incertae sedis *Yizhoubatrachus*, és *Hatzegobatrachus* genusok fajaitól a jól fejlett csípőtárája (crista iliaca) miatt. Különbözik a Discoglossinaektól és néhány *Discoglossus* nembéli fajtól a dorzolaterális irányban kivastagodó és ellaposodó csípőtövisben (tuber superius), melyet laterálisan sekély barázda vesz körbe, és alacsonyabb a csípőtárájnál. Valamint különbözik a *Discoglossustól* a sokkal erőteljesebb supraacetabuláris és a kisebb preacetabuláris régiókban egyaránt.

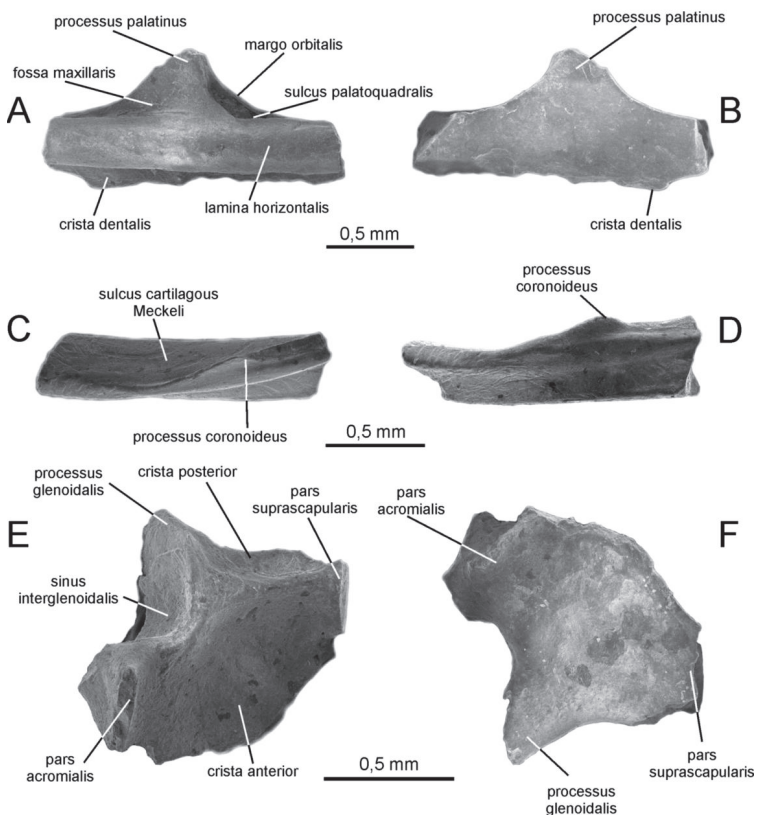
A holotípus os ilium (18. ábra, A-D)

Az MTM V 2010.283.1. jelű töredékes bal os ilium laterális nézetében az acetabulum mély, és majdnem kör alakú, melyet anteroventrális irányban erőteljes



18. ábra. *Bakonybatrachus fedori* holotípus jobb os ilium (MTM V 2010.283.1.) a felső-kréta Csehbányai Formációból (Iharkút, Bakony). A: laterális, B: mediális, C: dorzális és D: poszterior nézetben.

acetabuláris perem (=carina acetabularis) szegélyez, mely dorzális irányban alig kivehetővé válik. A supraacetabularis fossa, mely viszonylag széles és mély, anteroposzterior irányban megnyúlt és poszterior irányban mélyül. A pars ascendens



19. ábra. *Bakonybathracus fedori* cranialis és postcranialis maradványok a felső-kréta Csehbányai Formációból (Iharkút, Bakony). A-B: bal maxilla (MTM V 2009.34.1.), A, linguális, B, labiális nézetben; C-D: bal angulospleniale (MTM V 2008.31.1.), C, dorzális, D, mediális nézetben; E-F: bal scapula (MTM V 2008.30.1.), E, mediális és F, laterális nézetben.

viszonylag nagy és poszterior irányban hátranyúló. A poszterior része ugyan sérült, de valószínűleg túlnyúlik az acetabulum poszterior szegélyén. A pars descendens szintén

sérült, de jól láthatóan kisebb a pars ascendensnél. A preacetabularis zóna anteroventrálisan egyenes és nem csatlakozik az interiliaris tuberculumhoz. A fossa preacetabularis mély, ventrodorzális irányban megnyúlt, és dorzális irányban mélyül. Az anterodorzális része a tuber superiusnak hiányzik, de a megmaradt anterolaterális része laterálisan görbült és anterodorzális irányba mutat elkülönülve egy mély barázdával a crista iliactól. A tuber superius bázisától poszterior irányban egy sekély, széles árokkal elválasztott, közel kör alakú, viszonylag nagyméretű csontdudor (=posterior tuberculum) van, ide tapad a musculus iliofemoralis. A pars ascendens és a tuber superius által bezárt szög nagy, kb. 130°. A crista iliaca dorzális része sérült, de viszonylag magas így is (kb. másfélszer magasabb, mint a vexillum) és nem visel díszítést laterálisan és mediálisan sem. A vexillum anterior irányban erősen elvékonyodik, ventrodorzálisan és mediolaterálisan is hajlott, keresztmetszetben majdnem kör alakú.

Mediális nézetben az interiliaris tuberculum széles felületen törött, de ebből következően valószínűleg viszonylag nagyméretű volt. Az interiliaris felszín dorzális része egy poszterior irányban kiszélesedő, mély árkot visel, mely a tuber superius bázisától indul.

Dorzális nézetben a crista iliaca a tuber superiusal együtt enyhén hajlik mediális irányba.

Ventrális nézetben az acetabularis perem erősen kihajlik anterolaterális irányban és jól látható a dorzális irányba mélyülő fossa preacetabularis.

Poszterior nézetben a junctura ilioischadica ventrális része enyhén sérült, hiányzik az interiliaris tuberculum nagy része, de jól láthatóan viszonylag széles, míg a dorzális része lényegesen keskenyebb és mediálisan hajlott. Az acetabulum anterior pereme enyhe szögben hajlik ki, míg a dorzális tuberculum nagymértékben nyúlik ki laterális irányban.

Paratípusok

Maxilla (19. ábra, A,B)

Az MTM V 2009.34.1. leltári számú töredékes bal maxilla, melynél a csont középső része maradt meg a szintén sérült processus palatinussal egyetemben.

A labiális felszín teljesen sima és laterálisan konvex. Mediális nézetben a lamina horizontalis viszonylag széles és félkör-alakú. A processus palatinus anterior irányban egy viszonylag keskeny fossa maxillarissal van határolva és poszterior irányban pedig

egy mély barázda szolgál a palatoquadratum csatlakozási helyéül. A pars dentalis legnagyobb része törött, és nem őrződött meg egyetlen fog sem.

Angulospleniale (19. ábra, C,D)

A középső része őrződött meg ennek a bal angulosplenialinak (MTM V 2008.31.1.), vagyis az anterior része és a pars spatulata törött. Dorzális és ventrális nézetben egyaránt a csont labiolinguálisan összelapított és enyhén hajlik anteroposterior irányban. A processus coronoideus viszonylag keskeny és konkáv, linguális szegélye felfelé hajló. A processus coronoideus poszterior nyúlványa törött.

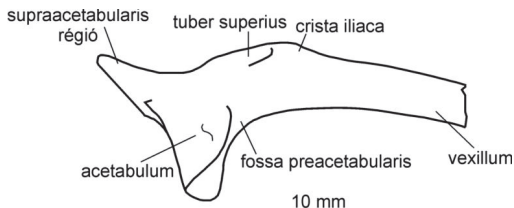
Scapula (19. ábra, E,F)

Ez egy bal scapula (MTM V 2008.30.1.), melynek a dorzális taréja, valamint a suprascapuláris perem dorzomediális része törött. Az akromiális rész nagyméretű, és kiterjed a glenoidális rész felé. A fossa glenoidalis eléggé nagyméretű, a sekély sinus interglenoidalis jelenik meg a glenoidális és az akromiális rész között. Mediálisan a collum scapulae egy csontos gerinccel van megerősítve, mely kapcsolódik a glenoidális és a szuprascapuláris részhez egyaránt.

A *Bakonybatrachus fedori* diszkussziója

Az ilium mérete alapján figyelembe véve az ESTEBAN et al. (1995) által kidolgozott metódust, a *Bakonybatrachus* testhossza 25-30 mm-re becsülhető. A holotípus os iliumnak sok közös vonása van más kréta discoglossida békák iliumával (*Paradiscoglossus*, *Paralatonia*, és *Wealdenbatrachus*). Ilyen a viszonylag nagyméretű supraacetabularis régió, a redukált preacetabularis régió, a nagyméretű acetabulum az anterolaterálisan kinyúló acetabuláris peremmel, és a mély fossa preacetabularis. Az *Eodiscoglossus* acetabulumja kisebb és ovális, viszonylag kisméretű a supraacetabuláris régiója, mely le van határolva egy mély és megnyúló fossa supraacetabularissal (EVANS et al. 2003). A tuber superius morfológiája változatos a discoglossida békák esetében. Az *Eodiscoglossus santonjae* csípőtővise (=tuber superius) kiemelkedő és túlnyúlik a csípőtaréjon (=crista iliaca), míg az *E. oxoniensis*-nél kevésbé kiemelkedő egy szintben van a csípőtaréjjal (EVANS et al. 2003). Az *E. santonjae* iliumának felépítése hasonló a Hátszegi-medencéből ismert felső-kréta cf. *Eodiscoglossus*hoz (FOLIE & CODREA 2005), melynek a crista iliaca felé nyúló alacsony tuber superiusa van. A Hátszegi-medence felső-kréta üledékeiből

leírt *Paralatonia* (FGGUB V.452) bal os iliumának csípőtővise taréj-szerű, és enyhén megvastagodott és lapos dorsolateralis felszínű tuber superius (VENCZEL & CSIKI 2003, fig. 3E), mint a *Bakonybatrachus* esetében, míg a *Paradiscoglossus*nál nincs



20. ábra. Recens *Discoglossus pictus* OTTH, 1837 os ilium (MNCN 41049) lateralis nézetben (Museo Nacional de Ciencias Naturales tulajdona, Madrid, Spanyolország) (VENCZEL Márton rajza nyomán módosítva).

megvastagodás, de a 3-4 csontdudor egy megnövelt izomtapadási felszín eredményez (ESTES & SANCHÍZ 1982). Az iharkúti példányon látható néhány rendellenes formájú gödröcske és barázda a vexillum lateralis felszínén, nagy valószínűséggel a preparálás következtében létrejött sérülések lehetnek. Ritkán a recens *Discoglossus*nál, mint a *D. pictus* (MNCN 41049) esetében (20. ábra) a tuber superius viszonylag alacsony, kivastagodó és lapos felszínű poszterodorzális szegélyt visel és a csípőtáraj magasabb nála (VENCZEL Márton szóbeli közlése). A *Wealdenbatrachus* csípőtővise nem nyúlik a csípőtáraj fölé és egy kisméretű gumó látható szemben a tuber superiussal (SANCHÍZ 1998).

A töredékes maxilla felépítése emlékeztet a *Discoglossus*, *Eodiscoglossus*, *Latonia* és *Paralatonia* maxillájára, melyeknek szintén félkör alakú lamina horizontalisuk van erősen konkáv ventrális szegéllyel. A *Bakonybatrachus* maxillájának labiális felszíne sima, de a csont poszterior része nem őrződött meg, így nem tudhatjuk, hogy nem volt-e hasonlóan díszítve, mint néhány *Latonia* faj, amelyekre jellemző másodlagos (bőrscsont eredetű) díszítések megjelenése. A *Bakonybatrachus* angulosplenialeján a processus coronoideus viszonylag keskeny és dorzálisan konkáv peremet visel, a *Paralatonia*hoz (VENCZEL & CSIKI 2003, fig. 4D, E) és a *Discoglossus*hoz hasonlóan. A processus coronoideus poszterior része sokkal szélesebb. A processus coronoideus az *Eodiscoglossus oxoniensis* (EVANS et al. 1990 Fig. 2G) és a *Hatzegobatrachus grigorescui* (VENCZEL & CSIKI 2003, fig. 4A, B)

összehasonlítva a *Bakonybatrachussal*, ugyanolyan széles, de az előbbinél jobban, míg az utóbbinál kevésbé sima és domború a felszín.

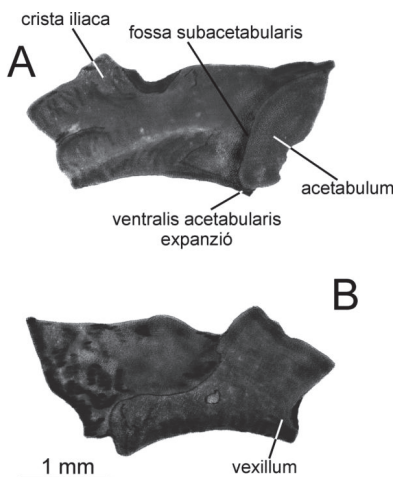
A *Bakonybatrachus* scapulájának dorzoventrális hossza és anteroposterior szélessége nagyjából ugyanakkora, mint sok alapi helyzetű békánál, beleértve a Discoglossidaakat is (VULLO et al. 2011). A *Latonia*, *Discoglossus* és *Bombina* nemek scapulája rövid és széles, de a *Gobiatésé* valószínűleg hosszú (ROČEK 2008), *Leiopelma*-szerű, megnyúlt scapulája van a *Wealdenbatrachus*nak is (SANCHÍZ 1998). A Font-de-Benon (Charentes, Franciaország) cenomán paralikus üledékeiből ismert béka scapula (VULLO & NÉRAUDEAU 2008, VULLO et al. 2011) inkább egy köztes formát képvisel (a dorzoventrális hossza nem túl nagy), és nem hasonlít a *Bakonybatrachushoz*.

Discoglossidae indet.

21. ábra

Anyag: 1 bal os ilium (MTM V 2010.291.1.)

Egy kisméretű, nagyon rossz megtartású bal os ilium, melynek csak a poszterior része maradt fent részlegesen. Az acetabulum viszonylag mély, és nagymé-



21. ábra. Discoglossidae indet. bal os ilium (MTM V2010.291.1) a felső-kréta Csehbányai Formációból (Iharkút, Bakony).

retű. A ventralis acetabularis expanzio (=pars descendens) nagyon kicsi, az acetabuláris perem anteroventrálisan erőteljesen kinyúlik felé, egy széles és viszonylag mély árkot képezve. Ventrális nézetben az ilium anterior nyúlványa (=vexillum) igen széles, anterior irányban ékszerűen keskenyedik el, és ventrolaterális irányban dől. A tuber superius, pars ascendens és a pars descendens egyaránt hiányzik. A bázisán erőteljes, viszonylag alacsony crista iliaca dorzális része sérült, de az ilium anterior nyúlványával együtt oldalirányban lapított, csepp alakú keresztmetszetéből következően nem lehetett lényegesen magasabb, és valószínűleg csak egy igen vékony taréj hiányozhat róla. A crista iliaca és az ilium anterior nyúlványa között egy hosszan elnyúló mély fossa látható a csont anterior végén. Laterális nézetben az ilium felszíne sima. Poszterior nézetben az acetabuláris perem anterior része erősen kihajló, a ventrális rész kiszélesedő, míg a crista iliaca nagyon kis mértékben mediális irányba hajlik.

A Discoglossidae indet. diszkussziója

Az MTM V2010.291.1. bal os ilium magán viseli a tipikus Discoglossidae bélyegeket, melyek a következők: (1) az alacsony csípőtaréj a hozzá társuló, ventralisan kiszélesedő ilioischadic juncturával; (2) és a viszonylag nagyméretű, poszterior nézetben erősen kihajló acetabularis fossa a domináns acetabularis peremmel, és az igen kisméretű pars descendenssel. A lelet alapján, alkalmazva az ESTEBAN et al. (1995) metódust, az állat testhosszát 20 – 25 mm-re becsülöm, tehát egy viszonylag kisméretű békáról van szó.

A csonttani bélyegei alapján az MTM V 2010.291.1. számú lelet a Discoglossidae (Archeobatrachia) családba tartozik (FROST et al. 2006). A zömök és alacsony crista iliaca a Discoglossidae-félék sajátossága, bár a csípőtaréj nemcsak erre a csoportra jellemző, hanem elterjedt a békák körében, így megtalálható a Pipidae család összes tagjánál, a Leptodactylidaeknél, a Hemiphractinae Hylidaeknél és a Ranoideaknál is (pl. PRASAD & RAGE 2004). A Pipidae-féléknél azonban a csípőtaréj a mediális oldalán bordákat visel, melyen a sacrum processus transversusának elporcosodott része tud előre-hátra mozogni (TRUEB & HANKEN 1992, KOVALENKO 1999), a Leptodactylidaek lemezszerű csípőtaréjának poszterodorzális szegélyén pedig egy hosszan elnyúló magas borda található, mely a tuber superiusból indul ki (TYLER 1989, PONSSA 2008). A Hemiphractinae Hylidaeknél is nagyon alacsony a

csípőtaréj, de vékony és lemezszerű, dorzális pereme pedig teljesen egyenes (SANCHÍZ 1998), míg a Ranidaek csípőtaréja jóval magasabb a vexillumhoz viszonyítva (FROST et al. 2006). Az MTM V2010.291.1. bal os iliumának acetabuluma viszonylag mély és nagyméretű, mint az *Eodiscoglossus*nál (EVANS et al. 1990, FOLIE & CODREA 2005), de az acetabuláris perem sokkal erőteljesebb az iharkúti példánynál, a vexillum keresztmetszetben lekerekített, a crista iliaca pedig vaskos és ékszerű. A *Paralatonia transylvanica* és a *Discoglossus sardus* acetabuluma is hasonlóan nagyméretű, de míg az elsónél az acetabuláris perem túlnyúlik a csont szegélyén, addig az utóbbinál a pars descendens jóval szélesebb. Poszterior nézetben a junctura ilioischadica széles az iharkúti példánynál, de az acetabulum jóval nagyobb szögben hajlik ki, mint a *Latonia* esetében (ROČEK 1994a, VENCZEL 2004), viszont lényegesen kisebb szögben, mint a *Paradiscoglossus americanus* iliumán (BLAIN et al. 2010).

Subordo MESOBATRACHIA LAURENTI, 1979

Superfamilia PELOBATOIDEA BOLKAY, 1919

Familia PELOBATIDAE BONAPARTE, 1850

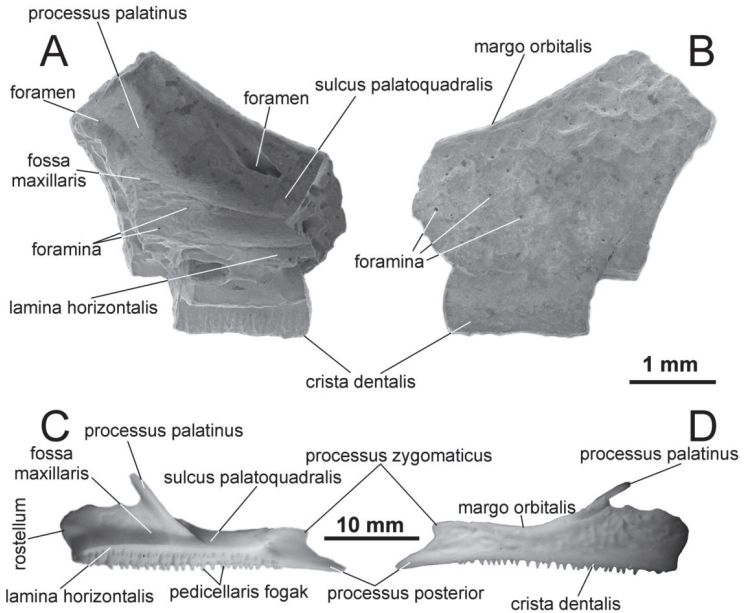
Pelobatidae indet.

22. ábra, A,B

Anyag: 1 jobb maxilla (MTM V 2010.290.1.)

A maxilla erőteljes felépítésű. Linguális nézetben a lamina horizontalis törött, de a fennmaradt a dorzális és ventrális része alapján valószínűleg széles és lekerekített volt. A margo orbitalis erősen ívelt, viszonylag meredek szögben (~30°) emelkedik poszterior irányba. A processus palatinus dorzális része teljesen hiányzik, de a megmaradt rész erőteljes, kiemelkedő. A poszterovertrális része erőteljes élt visel, ventrális része enyhén ívelt, és keresztmetszetben háromszög alakú. Linguális nézetben, a margo orbitalis felső harmadában egy poszterodorzális irányban megnyúlt, mély fossa látható, mely anterodorzálisan egy mély barázdában folytatódik a processus palatinus irányába. A pars dentalis viszonylag keskeny, dorzális része ékszerűen felnyúlik a lamina horizontalis alá. A keskeny, pleurodont fogak csak töredékes, alig felismerhető formában maradtak meg. A fossa maxillaris viszonylag sekély, benne, valamint a processus palatinus ventrális nyúlványának anterior részén több kisméretű foramen is látható. A maxilla labiális felszíne erős, elsődleges díszítést visel, mely szabálytalan alakú, sekély, helyenként poligonális gödröcskékből és taréjokból áll, melyek a gödröcskéket választják el egymástól. A díszített felszínen

kisméretű forámenek is megjelennek szabálytalan elrendezésben. A díszített felszín egy egyenetlen felszínű taréjban ér véget ventrálisan, kissé ránőve a crista dentalis labiális felszínére. A forámenek főleg dorzális irányban, a margo orbitalishoz közel helyezkednek el, de néhány a csont ventrális részén is látható. Labiális nézetben crista dentalis felszíne és ventrális éle is egyenetlen, dorzoventrálisan enyhén ívelt és nincs egy síkban a csont labiális felszínével.



22. ábra. A-B: Pelobatidae indet. jobb maxilla (MTM V 2010.290.1.) a felső-kréta Csehbányai Formációból (Iharkút, Bakony), A, linguális és B, labiális nézetben; C-D: recens *Pelobates fuscus* LAURENTI, 1768 jobb maxilla (ELTE), C, linguális és B, labiális nézetben.

A Pelobatidae indet. diskusziója

Az ásóbékák (Pelobatidae) a laza talajú, szárazabb területek lakói, melyek irodalmi adatok alapján az európai késő-krétától máig élnek (COMPANY et al. 2009b, COMPANY & SZENTESI 2012), de igazán gyakorivá csak a középső-miocéntől váltak (SANCHÍZ 1998).

A Pelobatidae indet. az iharkúti késő-kréta lelőhelyről egy izolált, töredékes jobb maxilla révén ismert. A lelet a következő csonttani bélyegek alapján sorolható a Pelobatidae családba: (1) a szabálytalan alakú gödröcskéekkel és taréjokkal díszített labiális felszín; (2) a viszonylag hajlott margo orbitalis a rajta lévő ovális forámmal; (3) a széles és lekerekített margo orbitalis; (4) a viszonylag keskeny crista dentalis. Bár a maxilla labiális díszítése a Pelobatidae-re jellemző bélyeg, bár ott az inkább másodlagos eredetű (pl. ZWEIFEL 1956, BORSUK-BIALYNICKA 1978, BÖHME et al. 1982, ŠPINAR & ROČEK 1984, RAGE 1988, ROČEK & WUTTKE 2010), de megjelenik a Gobiatidaeknél, a *Baurubatrachus pricei*, a *Theatonius lancencis*, a *Scotiophryne pustulosa* és az *Eophractus casamayorensis* fajoknál (SCHAEFFER 1949), valamint a *Thaumasosaurus* és a *Latonia* nemek képviselőinél egyaránt (SANCHÍZ 1998). Ez a díszítés, mely többnyire dermális eredetű, az állatot védi a külső mechanika hatásoktól úgy, hogy a fejbőrt a koponyához rögzíti (BOULANGER 1896, ZWEIFEL 1956). A kréta Gobiatidaek (Közép-Ázsia) maxillájának díszítése hasonló jellegű, mint az iharkúti példányé, de a margo orbitalis jóval kevésbé ívelt, linguális felszíne durva, gyúrt mintázatú és a margo orbitalis valamint a lamina horizontalis között egy mély barázda húzódik, mely a palatoquadratum csatlakozására szolgál (ŠPINAR & TATARINOV 1986, ROČEK & NESSOV 1993, ROČEK 2008). A felső-maastrichti (?alsó-paleocén) *Scotiophryne pustulosa* faj esetében eltérő a maxilla külső felszínének díszítése, mert félgömbszerű csomókat visel, a lamina horizontalis csaknem egyenes, a processus palatinus keskeny és linguálisan két anterodorzális irányú bordát visel (ROČEK 2000, GARDNER 2008). Hasonló a felső-kréta (Minas Gerais, Brazília) *Baurubatrachus pricei* maxillájának díszítése is, de ennél a fajnál a nasale és a maxilla között nagyon széles kontaktus van, valamint a squamosum és a maxilla között is, ami egyenes margo orbitalist eredményez (SANCHÍZ 1998, CANDEIRO et al. 2006). A középső – felső-eocén (Phosphorites du Quercy, Franciaország) *Thaumasosaurus gezei* esetében a külső felszín hasonlóan díszített, de a maxilla teljes mértékben összezsontosodott a koponyával, valamint a processus palatinus alacsony és a margo orbitalis csaknem teljesen egyenes (RAGE & ROČEK 2007). Az ugyanarról a lelőhelyről származó *Thaumasosaurus botti* maxillájának labiális díszítése nagyon mély gödröcskékből áll, melyek dorsalis irányba egyre inkább megnyúlt formát vesznek fel, és a díszítés kiterjed a crista dentalisra is. A margo orbitalisa erősen hajlott, de az iharkúti példánnyal ellentétben egyenetlen a dorzális éle, valamint a lamina horizontalison egy dorzális él fut végig (ROČEK & LAMAUD 1995). Az alsó-eocén (Patagónia, Argentína)

Eophractus casamoyerensis faj maxillája is erősen díszített mély poligonális gödrökkel, de a margo orbitalisa csaknem egyenes, a processus palatinusa nagyon keskeny és a crista dentalisa viszonylag széles. A miocén (Európa) *Latonia gigantea* maxillájának labiális felszínét erőteljes, szabálytalan elhelyezkedésű taréjok díszítik az iharkúti példány gödröcskés-taréjos díszítésével szemben, valamint a margo orbitalisan dorzálisan egy vajat figyelhető meg, és a lamina horizontalisa is jóval szélesebb (ROČEK 1994a, VENCZEL 2007).

Európában az iharkúti Pelobatidaen kívül jelenleg csak a spanyolországi a maastrichti korú La Solana és Chera (Valencia tartomány) lelőhelyről ismert ásóbéka lelet eddig (COMPANY et al. 2009a,b; COMPANY & SZENTESI 2012), bár nem kizárt, hogy a ROČEK (2000) által említett, eddig még publikálatlan ?*Gobiates* leletek az észak-spanyolországi Fontllonga (kora-maastrichti) lelőhelyről szintén ebbe a családba tartoznak. Az Európában az ásóbéka-leletek az oligocén-miocénben váltak gyakorivá, mely maradványok hat fajba tartoznak az *Eopelobates* genuson belül (ZWEIFEL 1956, WUTTKE 1996, ŠPINAR & ROČEK 1984). A késő-krétából eddig csak Észak-Amerikából ismertek cf. *Eopelobates*ként azonosított maradványok a felső-maastrichti Lance és a felső-maastrichti – alsó-paleocén Bug Creek Formációkból. GARDNER (2008) által ábrázolt példány (AMNH 25002) az iharkúti példányhoz hasonlóan robusztus felépítésű, labiális oldali mintázata hasonló, a margo orbitalison szintén egy forámen található a processus palatinustól poszterior irányban, de a margo orbitalis és a lamina horizontalis között egy viszonylag széles csatorna húzódik (GARDNER 2008, ROČEK et al. 2010). Az *Eopelobates*ek maxillájára jellemző az erőteljes felépítés, valamint a labiális felszín díszítettsége dermális eredetű csontokkal. Az *E. bayeri* maxilláját hasonló gödrök és lekerekített bordák díszítik, de a processus palatinus nem túlságosan kiemelkedő (ROČEK 1981). Az *E. anthracinus* és az *E. wagneri* maxillájának labiális felszíne is az iharkúti példányéhoz hasonlóan díszített, de az előbbi mintázata sokkal inkább elnyúlt, ovális gödröcskékből áll. Mindkettőre igaz az, hogy a margo orbitalis kevésbé hajlott és a processus palatinus sem olyan kiemelkedő (ŠPINAR & ROČEK 1984, WUTTKE 1996). ROČEK (1981) szerint az *E. grandis* maxillája hasonló a *Megophrys* genusnál tapasztalhatóhoz. Megnyúlt, a processus palatalis kiemelkedő, de a labiális felszíne csomócskákkal díszített, de a *Megophrys* esetében csak a premaxilla, nasale egy része és az occipitalis régió egy része hordozza az ásóbékákra jellemző gödröcskés díszítést (FEI et al. 1991).

RAGE (1988) publikált Franciaország felső-paleocénjéből egy közelebről meg nem határozott Pelobatidaet (BRT 876), melynél a labiális felszín sekély szabálytalan gödröcskékkal díszített, melyek az iharkúti példányával ellentétben szabálytalan közökben helyezkednek el. A processus palatinusa viszont szintén magas és a crista dentalisa is keskeny, de a margo orbitalis dorzális szegélye kiszélesedik és benne egy sekély barázda látható. A *Macropelobates osborni* (oligocén, Mongólia) maxillájának labiális díszítése ráncszerű bordákból áll, a megmaradt poszterior részét nagyon vékony csontfál alkotja (NOBLE 1924, ROČEK 1982), ellentétben az iharkúti példány erőteljes felépítésével. A szintén oligocén *Pelobates decheni* (Enspel, Németország) maxillája az iharkúti példányhoz hasonló gödröcskés-tarajos díszítésű, de kissé labirintus-szerű, a margo orbitalisa csak enyhén hajlott és a processus palatinusa keskeny és hosszú, hasonlóan a recens *Pelobates* neméhez (BÖHME et al. 1982, ROČEK & WUTKE 2010). A recens Pelobatidaek közül a *Pelobates fuscus* maxillájának díszítése szabálytalan alakú és elrendeződésű gödröcskékből és taréjokból áll. A margo orbitalisa enyhén ívelt, a processus palatinusa nagyon vékony és erősen hajlik medialis irányba és a lamina horizontalisa is nagyon vékony, mediálisan élszerű (22. ábra, C,D). A *P. cultripes* esetében a margo orbitalis viszonylag hajlott, és a processus palatinus is kiemelkedő, a maxilla labialis felszínének díszítettsége egyenletesebb eloszlású a *P. fuscus* felső állkapcsán, de a margo orbitalisnál díszítetlen, és a crista dentalisa is jóval magasabb, mint az iharkúti példányé, a lamina horizontalisa ugyan kerekített (BAILON 1999), de jóval keskenyebb. A *P. varaldii* esetében a processus palatinus mediális irányba hajlik, míg a *P. syriacus* maxillájánál a margo orbitalis erősen hajlott, és a processus frontalis kiemelkedő, de keskeny és díszítetlen (ROČEK 1981).

Subordo NEOBATRACHIA REIG, 1958

Familia incertae sedis

Genus *Hungarobatrachus* SZENTESI ET VENCZEL, 2010

Típusfaj: Hungarobatrachus szukacsi SZENTESI ET VENCZEL, 2010

Diagnózis: Megegyezik a típusfajával.

***Hungarobatrachus szukacsi* SZENTESI ET VENCZEL, 2010**

23.A-E és 24.A-E ábrák

Holotípus: MTM V 2008.16.1., nem teljes jobb os ilium, melyről hiányzik a tuber superius dorzális része, az ilium poszterior vége, valamint a crista iliaca dorzolaterális része.

Típuslelőhely, a lelet rétegtani helyzete és kora: A típuslelőhely az Északi-Bakonyban Bakonyjákó községtől nagyjából 3 km-re keletre, Németbányától 2 km-re északra, az egykori Iharkút település határától néhány száz méterre, a Bakonyi Bauxitbánya Zrt. egykori külfejtéses bauxitbányájában, a Németbánya II-es és III-as lencsék területén található. Az 50-60 méter vastagságban feltárt fosszília-gazdag rétegek, melyek a Csehbányai Formációba tartoznak, mely a felső-triász Földolomit karsztos töbreiben felhalmozódott bauxitot (Nagytárkányi Bauxit Formáció) fedi. A Csehbányai Formáció kora a palynológiai és paleomágneses vizsgálatok alapján felső-kréta, santoni (KNAUER & SIEGL-FARKAS 1992; MÁRTONNÉ 2005, BODOR & BARANYI, in press).

Paratípusok: 3 jobb hátsó függesztőöv (MTM V 2008.13.1., 15.1., 18.1.), 1 bal hátsó függesztőöv (MTM V 2008.14.1.) 1 os cruris (MTM V 2008.32.1.).

Elterjedés: csak a típuslelőhelyről ismert, a Szál-6 agyagklasztos üledékeiből.

Diagnózis: Közepes méretű béka, melynek testhossza 50-60 mm között lehetett, megkülönbözteti az összes többi Anuratól az erőteljes, nagyon magas csípőtaréj (kb. 2,5-szer magasabb az os iliumnál), a laterálisan bordákkal és barázdákkal díszített csípőtaréj, a mediális irányban erőteljesen kifejlődött interiliaris tuberculum, mely a preacetabuláris régióra is kiterjed.

A holotípus os ilium (23. ábra, A-E)

Laterális nézetben az acetabularis fossa sekély, és majdnem kör alakú anteroventrálisan egy alacsony acetabuláris peremmel határolva. Nincs supraacetabularis fossa. A pars ascendens viszonylag kicsi, és poszterodorzális irányba mutat. A poszterior vége enyhén sérült, de ép állapotban valószínűleg túlnyúlik az acetabulum poszterior szegélyén. A pars descendens határozottan kisebb, mint a pars ascendens. A preacetabuláris zóna anteroventrálisan kiszélesedő, és mediálisan csatlakozik az interiliaris tuberculumhoz. A tuber superius nagy része

hiányzik, de így is jól láthatóan erőteljesen kiterjed laterális irányban. A crista iliaca szokatlanul magas (kb. 2,5-szer magasabb az os iliumnál), és a laterális felszíne erőteljes bordákkal és barázdákkal díszített. A bordák és barázdák az acetabuláris peremtől indulnak ki, és lateroventrálisan sugárszerűen szétfutva beborítják a csípőtáráj egész felszínét.

Mediális nézetben az interiliaris tuberculum harangalakú, a mediális felülete sík, mely gödrökkel és barázdákkal borított. Ez a felszín azt sugallja, hogy a bal és jobb os ilium között szoros kapcsolat volt e szimfizis által. Az interiliaris tuberculum és a dorzális acetabuláris expanzió (=pars ascendens) között anteroposterior irányban egy hosszú, sekély barázdá húzódik, mely egészen az interiliaris tuberculum dorzolaterális részéig húzódik. Az ilium keresztmetszetben közel kör alakú, anterior irányban elvékonyodik és dorzálisan konvex lesz.

Dorzális nézetben az interiliaris tuberculum anterior irányban kivastagodik, és széles felületen kapcsolódik az os iliumhoz. A crista iliaca laterális felszíne enyhén konvex, a törött anterodorzális felszíne jól mutatja, hogy a csípőtáráj viszonylag vastag mediolaterálisan.

Ventrális nézetben az interiliaris tuberculum és az os ilium szélesen összenőtt. Az os ilium mediálisan enyhén hajlított, és a ventrolaterális felszíne szabálytalan eloszlásban gödröcskékkel borított. A tuber superius erősen kiterjed laterális irányban. Posterior nézetben a junctura ilioischadica ventrális része sérült, de a dorzális része ép, és jól láthatóan vékony. Az acetabulum és az interiliaris tuberculum poszterior nézetben, szögben kihajló, eredményezve egy ék alakú acetabularis régiót. A crista iliaca poszterior nézetben magasabb, mint a pars ascendens.

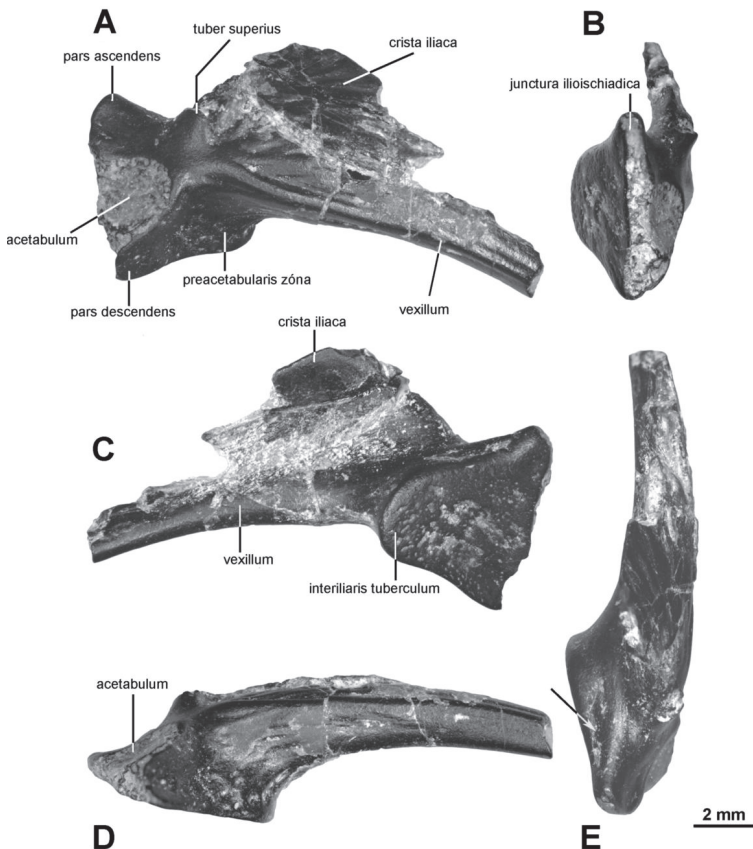
A paratípusok leírása

24. ábra, A-E

Os ilium. (24. ábra, A-C)

Az MTM V 2008.15.1. egy kisméretű jobb ilium, mely hasonló megtartású a holotípushoz. Ezen a példányon teljes mértékben megőrződött a tuber superius, mely lándzsaszerű és laterálisan kinyúlik. A crista iliaca megőrződött része hasonló morfológiájú a holotípuséhoz, de az acetabuláris perem jóval erőteljesebb (a holotípusnál ez a rész kopott, vagy nem csontosodott el teljesen). A holotípussal összehasonlítva az MTM V 2008.15.1. számú os ilium esetében a tuber superius

kevésbé terjed ki mediálisan, az interiliaris tuberculum mediális felszíne jóval durvább (ez egy erősebb interiliaris kapcsolatot jelezhet) és jobban elkülönül a pars ascendenstől.



23. ábra. A-E: *Hungarobatrachus szukacsi* jobb os ilium, holotípus (MTM V 2008.16.1.) a felső-kréta Csehbányai Formációból (Iharkút, Bakony), A, laterális, B, poszterior, C, mediális, D, ventrális és E, dorzális nézetben. (A nyíl az interiliaris tuberculum és az os ilium dorzális acetabularis kiterjedése közti árokra mutat.)

Az MTM V 2008.14.1. bal os ilium egy kissé nagyobb példány (24. ábra, D,E), melyről hiányzik az acetabuláris régió legnagyobb része. Laterális nézetben ez az ilium visel egy erős bordát a crista iliaca lateroventrális felszíne mentén. A jól megőrződött tuber superius lánzsa alakú és laterálisan kiterjedő. Dorzális és ventrális nézetben az interiliaris tuberculum széles, és a mediális felszíne sima. Mindkét fent említett paratípus os iliumnak jobban megőrződött az anterior része a crista iliaca beleértve. A csípőtaréj, mely igen magas, hosszan követi az iliumot anterior irányban, mediális és laterális irányból nézve aszimmetrikus és konvex. A crista iliaca poszterior vége közel egy vonalban van, vagy egy kicsit előrébb, mint az acetabulum anterior szegélye. Anterior irányban ettől a ponttól a crista iliaca erősen ívelten halad tovább, a legnagyobb íve az acetabuláris régióval szemben van, majd inntől fokozatosan hajlik az os iliumhoz. Nincs olyan os ilium az eddig ismert fosszilis anyagban, melyen teljes mértékben megőrződött volna, de az ismert leletek alapján kijelenthető, hogy a crista iliaca az ilium teljes hosszában végig húzódnak.

Os cruris (24. ábra, F,G)

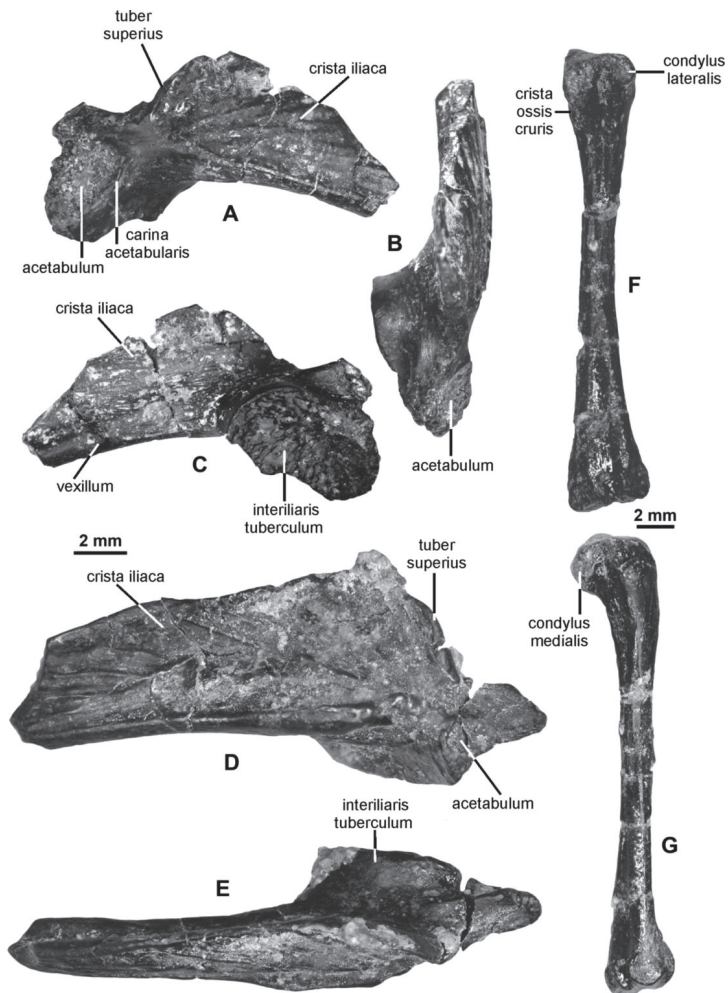
A legjobban megőrződött MTM V 2008.32.1. példány nagy valószínűséggel egy közepes méretű békától származik (24. ábra, F,G). A csont viszonylag hosszú, de nem túl vékony és laterálisan enyhén hajlított. Az epifizisei teljesen elcsontosodtak, jelezve azt, hogy a lelet egy felnőtt példánytól származik. A condylus medialis nagyobb, mint a condylus lateralis és dorzálisan kinyúló. A crista ossis cruris erőteljesebben fejlett a condylus medialishez közelebb eső végén. Az MTM V 2008.19.1. jelű os crurisnak csak a disztális vége őrződött meg, mely morfológiájában megegyezik az ép példánynál leírtakkal.

***Hungarobatrachus szukacsi* var. A**

Os ilium (25. ábra, A,B)

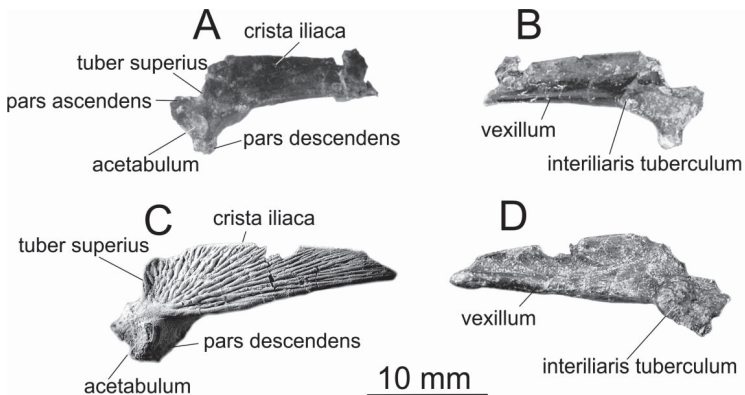
Az MTM V 2008.17.1. jobb hátsó függesztőöv egy viszonylag kisméretű, de teljesen elcsontosodott példány, melynek csak az anterior vége hiányzik. Ennél a példánynál a crista iliaca jóval alacsonyabb, dorzális széle egyenes, és a tuber superius nem olyan erőteljes, viszonylag kis mértékben terjed csak ki laterális irányban. A csípőcsont mediális mintázata jóval erőteljesebb a holotípusénál és a csípőcsont nyulványa sem különül el a csípőtaréjtól. Az acetabulum viszonylag kisméretű, az interiliaris tuberculum alakja megnyúlt, anterior irányban szinte kihegyesedő és hajlott

ventromediálisan. Mediális nézetben az ilium anterior nyúlványán anteromediális irányú finom barázdátság figyelhető meg. A preacetabularis zóna széles, mediálisan



24. ábra. *Hungarobatrachus szukacsi* paratípus os iliumok és os cruris a felső-kréta Csehbányai Formációból (Iharkút, Bakony). A-C: jobb ilium (MTM V 2008.15.1.) A, laterális, B, dorzális és C, mediális nézetben; D-E: bal ilium (MTM V 2008.14.1.), D, laterális és E, dorzális nézetben; F-G: os cruris (MTM V 2008.32.1.), F, ventrális és G, laterális nézetben.

csatlakozik az interiliaris tuberculomhoz, de nincs összeköttetésben az ilium anterior nyúlványával. Az MTM V 2008.13.1., 18.1., 2009.22.1. számú jobb hátsó függesztőövek morfológiájukban megegyeznek az MTM V 2008.17.1. jelű példánynál leírtakkal.



25. ábra. *Hungarobatrachus szukacsi* var. os iliumok a felső-kréta Csehbányai Formációból (Iharkút, Bakony). A-B: *Hungarobatrachus szukacsi* var. A jobb ilium (MTM V 2008.17.1.), A, laterális és B, mediális nézetben C-D: *Hungarobatrachus szukacsi* var. B jobb os ilium (MTM V 2008.12.1.), C, laterális és D, mediális nézetben.

***Hungarobatrachus szukacsi* var. B**

Ilium (25. ábra, C,D)

Az MTM V 2008.12.1. jobb hátsó függesztőöv anterior vége ép, míg a poszterior része sérült. A crista iliaca dorzális szegélye enyhén ívelt, laterális felszíne erőteljes bordákkal sűrűn díszített. Az os ilium anterior nyúlványa nem különül el laterálisan a csípőtaréjtól. A tuber superius sérült, de a megmaradt ventrális része laterálisan erősen kidomborodik. A preacetabularis zóna erőteljesen kiterjed anterior irányban és meredek szögben csatlakozik az ilium anterior nyúlványához. Az interiliaris tuberculum így széles felületen csatlakozik, anterior vége erősen lekerekített, a poszterior része nagyrészt hiányzik, de a megmaradt ventrális részéből kiindulva valószínűleg harang-alakú lehetett. Dorzális nézetben a junctura ilioischadica az

acetabulum dorzális pereménél laterálisan kiszélesedő, az ilium anterior nyúlványa, valamint a csípőtaréj laterális irányban erősen kinyúló, és a crista iliaca csaknem függőlegesen áll a junctura ilioischadicához viszonyítva.

A *Hungarobatrachus*ok diszkussziója

A *Hungarobatrachus szukacsi* izolált os iliumok és os crurisok által ismert. Az os iliumok egyetlen genushoz tartoznak, mert ezek a példányok mindegyike két autapomorf bélyeget visel: (1) az erőteljes felépítésű, igen magas crista iliaca, mely kb. 2,5-szer magasabb, mint az os ilium, és a lateralis felszínét anteroposterior irányban elnyúló barázdák és bordák borítják; és (2) az igen erőteljes interilialis tuberculum, mely kiterjed preacetabuláris régióra is, mediálisan széles és erős kapcsolatot biztosítva a jobb és bal ilium között. A genuson belül a *Hungarobatrachus szukacsi* fajba sorolhatóak az MTM V 2008.16.1., 15.1. és a 14.1. os iliumok az alábbi jellegek alapján: az extrém magas csípőtaréj és csípőtővis, a preacetabuláris régióba jelentős mértékben előrenyúló interiliaris tuberculum, és a vexillumon laterális nézetben látható erőteljes anteroposterior irányú taréj. A leletek alapján alkalmazva az ESTEBAN et al. (1995) metódust, a *Hungarobatrachus szukacsi* testhossza 50–60 mm-re tehető.

Az MTM V 2008.17.1., 13.1., 18.1. és a 22.1. számú os iliumoknál a *Hungarobatrachus* nemre jellemzően magas a csípőtaréj, de arányaiban nézve fele akkora, mint a *Hungarobatrachus szukacsi* fajé, az interiliaris tuberculum kevésbé nyúlik a preacetabuláris régióba, a csípőtaréj nem különül el a vexillumtól, de a musculus cruralis tapadási felszíne jóval nagyobb ezeknél az iliumoknál. A fő jellegek alapján tehát ezek az iliumok a *Hungarobatrachus* nembe tartoznak, de az eltérő morfológiájuk alapján *Hungarobatrachus szukacsi* var. A-ként különítettem el őket. Az MTM V 2008.12.1. számú os ilium szinte teljes mértékben megegyezik a *Hungarobatrachus szukacsi* var. A-ként elkülönített os iliumokkal, de a csípőtaréj bordázottsága sokkal erőteljesebb, és az interiliaris tuberculuma is jóval előrébb nyúlik a preacetabuláris régióba, ezért ezt *Hungarobatrachus szukacsi* var. B-ként különítettem el.

Az os crurisok felépítésük és méretük alapján sorolhatóak a diagnosztikus os iliumokkal egy genusba és fajba.

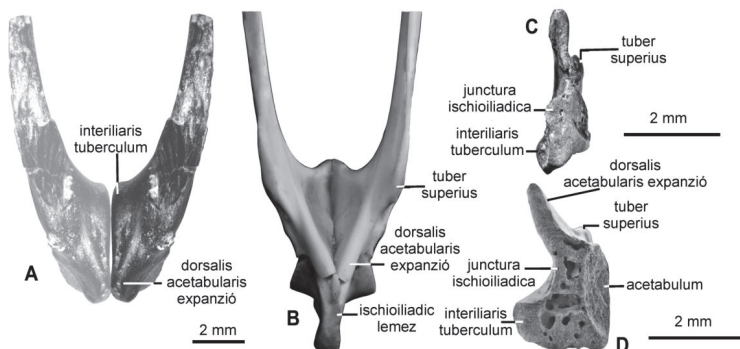
A csonttani bélyegei alapján nagy valószínűséggel az iharkúti *Hungarobatrachus* leletek a Neobatrachiákhoz (FORD & CANNATELLA 1993, FROST et

al. 2006) tartoznak, de az alrenden belül nem találhatók ennyire speciális felépítésű os iliummal rendelkező formák. Az extrém magas crista iliaca és vékony junctura ilioischiadica együttes kombinációja csak a Neobatrachiáknál jelenik meg, azok között is a Ranoidea típusú békáknál. Bár a csípőtaréj megléte széleskörűen elterjedt a békák körében, jelen van az összes Pipidae-féléknél, néhány Discoglossidae-féléknél (26. ábra, C) és Leptodactylidaeanál, valamint a Hemyphractinae Hylidaeknél és a legtöbb Ranoideanál (PRASAD & RAGE 2004), de ez az extrém magas csípőtaréj, mint a *Hungarobatrachus*é, csak néhány Ranoidea jellemző. A *Hungarobatrachus*nál a csípőtaréj maximális magassága kissé hátrébb esik, mint az acetabuláris régió anterior része, mely jellemző a tipikusan jó ugró képességű békákra (pl. *Rana dalmatina*). Szemben viszont a Ranidaeakkal a *Hungarobatrachus* csípőtaréja mediolaterálisan vastag [ez a felépítés megjelenik néhány Leptodactylidae formánál (HEYER 1969)] és laterálisan erősen díszített. Ez a két vonás egyaránt azt mutatja, hogy a csípőtaréjhoz erős és nagyméretű izmok tapadtak, mégpedig az iliacus externus, tensor fasciae latae és az obliquus externus (GAUPP 1896, DUELMANN & TRUEB 1986, ROČKOVÁ & ROČEK 2005, PŘIKRYL et al. 2009). A legtöbb békának, melynek magas a csípőtaréja (pl. *Rana* (26. ábra, B), *Discoglossus*), a csípőtővis vastag, ovális vagy megnyúlt alakú, de soha nincs laterális kiterjedése, és a crista iliaca poszterolaterális szegélyén helyezkedik el. A fosszilis *Wealdenbatrachus* (Discoglossinae) iliumok hasonlítanak a *Hungarobatrachus*hoz abban, hogy a tuber superius kiterjed laterális irányban is (FEY 1988, ROČEK 2008), de a *Hungarobatrachus* esetében sokkal inkább poszterior irányban helyezkedik el a csípőtővis és különbözik a lándzsaszerű alakjában, valamint a jóval erőteljesebb laterális kiterjedésében. A *Wealdenbatrachus* csípőtaréja jóval alacsonyabb, vékonyabb és hiányoznak róla az erőteljes bordák és barázdák is. A tuber superius laterális kiterjedése megjelenik a szub-szaharai Pyxicephalidae, homokba beásó életmódú *Tomopterna* nemzetségnél is, (CLARKE 1981, SCOTT 2005), de az acetabulumhoz viszonyított elhelyezkedése a csípőtővisnek teljesen más (SAMPSON 2003) és a csípőtaréj is lényegesen alacsonyabb (SCOTT 2005), mint a *Hungarobatrachus* esetében.

A *Hungarobatrachus* erőteljes csípőtaréja és csípőtővis azt sugallja, hogy erős ugró vagy jó úszó lehetett, esetleg mindkettő.

A *Hungarobatrachus* interiliaris tuberculum egyedülállóan fejlett, csontos kitérítésként van jelen az acetabuláris és preacetabuláris régiók között, és egy nagyméretű szímfiziológiai felületet alkot (26. ábra, A). Ez a széles és erős szuturális

kapcsolat valószínűleg minimálisra redukálta a jobb és bal os iliumok közötti elmozdulást az interiliaris ízületnél, így a csípőtárájra tapadó feszítő izmok nagy erőt tudtak poszterolaterális irányban kifejteni. Az interiliaris tuberculum a preacetabularis régió elé terjed ki, ellenben az acetabularis régió poszterior része vékony. Az acetabularis és szubacetabularis részeinek poszterior irányú vastagsága a békák közül a Bombinatorinaekra és a Discoglossidaekra jellemző (pl. *Latonia*, 26. ábra, C), de ezeknél a csoportoknál az iliumok sohasem csontosodnak össze. A legtöbb egyéb békánál az iliumok a pubioischadic lemeznél kapcsolódnak össze, bár a Pipidaeknél,



26. ábra. Különböző békák os iliumai (A,C,D) és hátsó függesztőöve (B). A: *Hungarobatrachus szukacsi* (Neobatrachia, familia incertae sedis) jobb os iliuma (holotipus, MTM V 2008.16.1.) dorzális nézetben, a bal oldali rész grafikusán tükrözve van; B: recens *Pelophylax ridibunda* PALLAS, 1771 (Neobatrachia; Ranidae) hátsó függesztőöve (MTC példány) dorzális nézetben; C: *Latonia gigantea* LARTER, 1851 (Archaeobatrachia; Discoglossidae) a jobb os iliuma (MMP példány) poszterior nézetben, miocén (MN 7-8 zóna) a Feltnémet 2/3 lelőhelyről, Magyarország; D: *Palaeobatrachus hiri* VENCZEL, 2004 (Mesobatrachia; Palaeobatrachidae) jobb os ilium (MMP.No. 96/4) poszterior nézetben, miocén (MN 7 zóna), Mátraszőlős 2, Magyarország.

Palaeobatrachidaeknél (pl. *Palaeobatrachus hiri*, 26. ábra, D) és a *Hungarobatrachus*nál a nagy interiliaris tuberculum a legfőbb kapcsolódási pont a szubacetabularis régióban a bal és jobb os ilium között (26. ábra).

Összehasonlítva a *Hungarobatrachus* genussal, a preacetabularis zóna a Pipidaeaknál (Pipidaeak + Palaeobatrachidaeak + Rhinophrynaidaeak) redukált, továbbá az összes Pipidaeának egy speciális csúszó medencéje van (pl. *Hymenochirus curtipes*, 33. ábra), melynél az os ilium enyhén lapított dorzoventrálisan, a crista iliaca nagyon

alacsony és a csípőtáráj anterior vége laterálisan eltolódott. A jól fejlett proximomediális condylus a *Hungarobatrachus* os crurisan szintén emlékeztet a Palaeobatrachidaekra és a Pipidaekra.

A Pipidaek és a Palaeobatrachidaek jól úszó, vízi életmódú formák, ezért a csak ezen csoportoknál előforduló, nagy és speciális felépítésű interiliaris tuberculumjuk van (pl. TRUEB & HANKEN 1992, ROČEK & WUTTKE, 2010) a *Hungarobatrachus*éhoz hasonlóan ez alapján valószínűsíthető, hogy ez utóbbi is kiváló úszó volt és hasonló életmódot folytatott. A különbségek a *Hungarobatrachus*, a Pipidae valamint a Palaeobatrachidae os iliumok között valószínűleg a taxonok eltérő evolúciós történetéből adódnak. Mivel a *Hungarobatrachus* egy másik csoport tagja (Neobatrachia kontra Pipoidea), ezért újszerű karaktereket mutatnak a Pipoideakhoz képest. A jól fejlett crista iliaca és az ehhez társuló vékony junctura ilioischadica alapján a *Hungarobatrachus* valószínűleg jó ugróképességű szárazföldi életmódú formától származik, és csak másodlagosan alkalmazkodott a vízi életmódhoz. Az úszóképesség kialakulását követhette az os ilium erőteljesebbé válása és a crista iliaca megerősödése, melyeket a szárazföldi őstől örökölt. Majd az úszás következményeként a combizmok erősödése mellett az interiliaris tuberculum egyre szorosabb és nagyobb felületű ízesülése alakult ki, elősegítve a zsákmány elfogását és egyúttal a többi ragadozó elől való menekülést is.

A Bakonybatrachus és Hungarobatrachus izomzatának és mozgásmódjának rekonstrukciója

A *Bakonybatrachus* csípőcsontjának felépítése nagyon hasonló a mai korongnyelvű békákéhoz, így nagy valószínűséggel az izomzata sem tért el nagymértékben. A *Hungarobatrachus* a csípőcsontok morfológiája alapján erősen specializált, minden valószínűséggel szárazföldi, ugró életmódból másodlagosan úszó életmódra áttért béka. A mozgásmód jobb megismeréséhez szükséges az ilium izomtapadási helyeinek vizsgálata, és ezáltal az izomzat rekonstruálása. Ez lehetőséget nyújthat a fajon belüli variációk pontosabb összehasonlítására is. Ahhoz azonban, hogy az izomzat rekonstrukcióját elvégezzük, elengedhetetlenül szükséges a ma élő békák izomzatának alapos ismerete.

A békák izomrendszere

A békalárvák izomzata az azonos közege és a hasonló mozgás következtében a halakéhoz hasonló felépítésű, bár a gerinc már ekkor is merev és a fark az, ami oszcilláló mozgással hajtja előre az állatot. A metamorfózissal azonban az izomzat is megváltozik (pl. COMBES et al. 2004). A végtagok és a függesztőövek létrejöttével az eredetileg szelvényes rendszerben számos önálló izom alakul ki. A végtagok és az egyes végtagrészek egymáshoz képest történő precíz elmozdítása határozott eredési és tapadási hellyel rendelkező, jellemző alakú és elkülönült izmok nélkül nem lehetséges (pl. AZIZI et al. 2007).

A békák és a Tetrapodák izomzata nagyrészt hasonló a vázrendszeri felépítés hasonlósága miatt, mert hasonló követelményeknek kell megfelelnie, de a békáknál néhány izom speciális módon fejlődött az ugró/úszó mozgás elősegítésére (KARGO et al. 2002, NAUWELAERTS et al. 2005a). Az izmok többsége két végén kihegyesedő, közel hengeres szerv, mely csontokat mozdít el vagy rögzít, és ezekhez a csontokhoz izomrostokkal vagy innal (tendon) tapad. Ebből következően eredési és tapadási pontokat különböztetünk meg. Az eredési pont a test középsíkjához közelebbi része az izomnak, és többnyire mozdulatlan. A tapadási hely viszont inkább perifériás helyzetű és a kontrakció alkalmával elmozdul. Egy izom eredhet akár több fejjel is (pl. GAUPP 1896, NOBLE 1922, AHN et al. 2003).

Az izomrostokat és a rostkötegeket az úgynevezett kötőszövetes tok fogja össze izommá. Az izom és a hozzá tartozó inak alakja hasonló. A perymissium az egyes izmokat burkolja, míg a többit együttesen nagyobb kiterjedésű kötőszöveti lemez (fascia) fogja össze. Az ínlemez az izmok körül úgynevezett izomszekrényeket is képezhetnek, melyek egyben funkciócsoportok (például hajlítók vagy feszítők). A fasciak erős lemezei egész testtájukat határolnak, felszínük izomeredési helyül is szolgálhat (pl. AHN et al 2003).

Az izmok többnyire csoportosan működnek: megkülönböztetünk egymást segítő (szinergista) és ellentétesen működő (antagonista) izomcsoportokat. Az irány vonatkozásában beszélünk hajlító izmokról (flexor), melyek a törzset vagy a végtagot hajlítják, görbítik, vagy rövidítik és az ellenpárjaikról, a feszítő izmokról (extenzor) melyek feszítik, illetve nyújtják a törzset vagy a végtagot. Megkülönböztetünk még közelítő izmokat (adduktor) melyek a test mediosagittális síkja felé, és távolító izmokat (abduktor), melyek az ellenkező irányba mozgatják a végtagokat (pl. KARGO et al. 2002, GILLIS 2007).

Az ugró-úszómozgásban a medenceöv és a hátsó végtagok izmai a legfontosabbak, de ugráskor a legtöbb békánál a mellső végtagoknak, függesztőöveknek, és így részben a gerinc izmainak is csillapító szerepe van a földre érkezésnél, valamint egyes békák alternáló járása, futása vagy úszása közben is használja a mellső végtagjait (pl. O'REILLY et al. 2000, AHN et al. 2003, JOHANSSON & LAUDER 2004, NAUWELAERTS & AERTS 2006, DREWES et al. 2007, WANG et al. 2008). Mivel a mozgás egyes fázisaiban fontosak ezek az izmok, izomcsoportok, ezek felépítését is tárgyalom.

A törzs izmai a halaknál megtalálható epaxiális és hipaxiális izomzatból differenciálódtak. A gerincoszlop izmai többségükben a halak epaxiális izmaival homológok (pl. COMBES et al. 2004). Részben egyik csigolyáról a másikra húzódba mozgatják és/vagy rögzítik a gerincoszlopot, másrészt pedig a gerincoszlopról a koponyaalapra, és a mellső végtag függesztőövére futnak (27. ábra). A m. interspinalis és a m. muscui intertransversalii hasonló felépítésű a szalamandrakéhoz, ahol a gerincoszlop mozgatása a feladatuk (pl. AZIZI & HORTON 2004), míg a békánál a rögzítés (pl. AZIZI et al. 2007). A m. longissimus dorsi a csigolyákon ered, a háton fut végig, és megtapad az os coccygisen. Az epaxiális izmok a Rana-féléknél például forgatóizmokként is működhetnek (pl. O'REILLY et al. 2000). A hasizmok a testüreget határoló és szűkítő (pl. peterakás, székletürítés) izmok (pl. GAUPP 1896).

A fej izmait, mivel azok a helyváltoztatásban nem játszanak szerepet, itt nem tárgyalom.

A nyakizmok a békáknál, mivel az egyetlen nyaki csigolya nem alkot nyakat, nem alakultak ki (pl. GAUPP 1896).

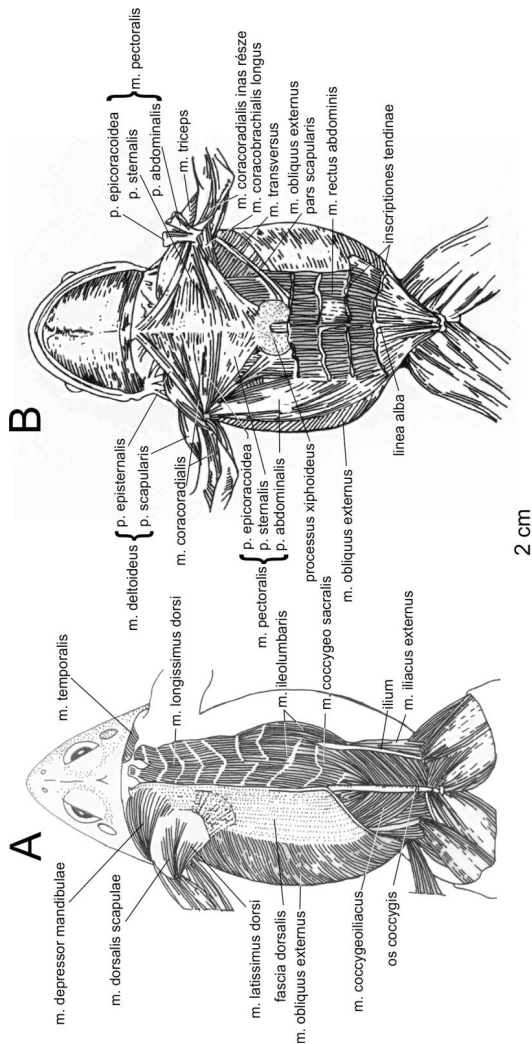
A mellső végtag izomzata a rögzített és a mozgatott vázelemek alapján csoportosítható thoracohumeralis, valamint váll- és karizmokra (27. ábra). A thoracohumeralis izmok a törzsről erednek és a vállöv csontjain, illetve a humeruson tapadnak. Közülük a mellizmok csoportja (mm. pectorales) a legerőteljesebb, mely három tagból áll. Az epicoracoidalis rész (m. pectoralis pars epicoracoidea), a mellcsonti rész (m. pectoralis pars sternalis) és a legnagyobb hasi rész (m. pectoralis pars abdominalis) egyaránt a törzsről erednek, de más-más irányból érkeve tapadnak a humeruson, ezért annak ellenére, hogy mindhárom felkaradductor, a hatásuk különböző. A fascia lumbodorsalisról eredő és szintén a felkarcsontozathoz tapadó széles hátizom (m. latissimus dorsi) felkarabductor, egyben a mellső végtagot is hátrahúzza (pl. GAUPP 1896).

A vállizmok a függesztőövről eredve tapadnak a humerushoz, vagy az alkarcsontozathoz és elsősorban a felkart mozgatják (27. ábra). A deltaizom (m. deltoideus) a scapularól és a clavicularól ered és a humeruson tapad, a kart a fej felé húzza (pl. GAUPP 1896).

A medencetájék izmai a medenceöv csontjain erednek és tapadnak. Működésük a medenceöv mozgatásában és rögzítésében, áttételesen az alsó végtag mozgatásában lényeges. A m. coccygeoilicus a farkcsíksonton ered és a csípőcsonton tapad. Ugyanebbe a csoportba tartozik a m. coccygeosacralis is, amely a keresztcsigolyán tapad. A m. ileolumbalis a csípőcsonttól ered, átfut az egyetlen a keresztcsigolya processus transversusan és megtapad a presacralis csigolyákon (pl. O'REILLY et al. 2000).

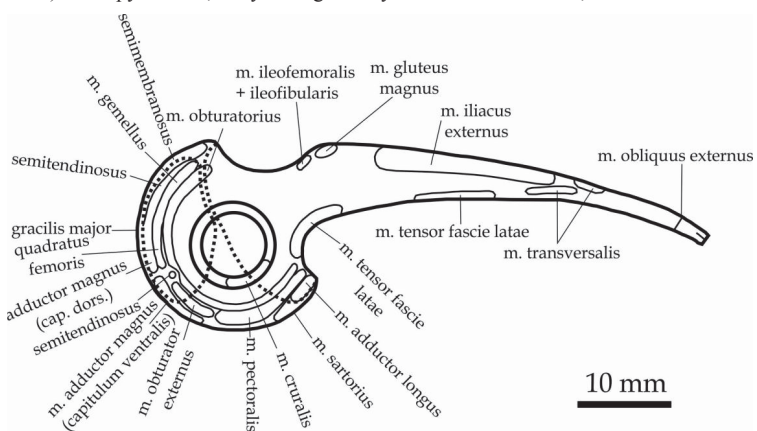
A hátsó végtagban 15 izom van, melyek egy része a függesztőövről (28. ábra) a combesontra húzódva elsősorban a csípőízületet mozgatja (KARGO et al. 2002, PŘIKRYL et al. 2009). A comb ventrális felszínén (29. ábra) található a hosszú és a nagy combközéltető izom (m. adductor longus et magnus), melyek mindegyike a függesztőövön ered és a combesonton tapad. A külső és belső csípőizom (m. iliacus externus et internus) a vexillum vagy/és a crista iliaca laterális és mediális részén erednek a békáknál (pl. GAUPP 1896, O'REILLY et al. 2000), melyek a Salientia-ősöknél még egyszerűen a csigolyákhoz tapadtak. Ezek az izmok a combot a test

középvonalától távolítják el, illetve a combot befördítják (pl. NOBLE 1922). A combon található többi izom a femur mozgásán túl a lábszárra és ezen keresztül a térdízület-



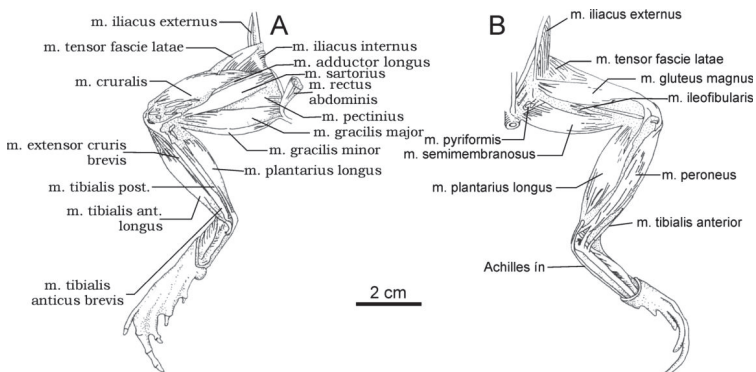
27. ábra. A kecskebéka (*Rana esculenta* LINNÉ, 1758) mellső függesztőv és törzs-izomzata (GAUPP (1896) nyomán módosítva). (m.= musculus)

re is hat. A comb anterior felszínét képező képlet a háromfejű combizom (m. triceps femoris) a lábfejet feszíti, mely a m. cruralisból, valamint a combpólyafeszítő- (m. tensor fasciae latae) és a nagy farizomból (m. gluteus magnus) áll (pl. O'REILLY et al. 2000, PŘIKRYL et al. 2009). Mindhárom izom az os iliumról ered (28. ábra) és a térd ízületet átívelő inas lemezekkel tapad az os crurison (NAUWELAERTS et al. 2005a). A m. tensor fasciae latae az ilium ventrális felszínéről ered és a combcsonton tapad. Néhány combizom az eredési helyétől szolgáló combpólyát (fascia lata) feszíti. A szabóizom (m. sartorius) a comb ventrális felszínén található combadductor és lábszárhajlító, mely a függesztőövön ered és az os crurison tapad. A comb hátulsó részét az úgynevezett karcsú izmok (m. gracilis major et minor) alkotják (pl. DREWES et al. 2007). Az ischiurnól erednek és az os crurison tapadnak, a feladatuk az, hogy a lábszárát hajlítsák. Szintén a lábszárhajlításban játszik szerepet a comb dorzális nézetében látható félglyhártyás izom (m. semimembranosus) is (pl. GAUPP 1896, AHN et al 2003). Az ikerizom (m. gemellus) és a belső záróizom (m. obturator internus) a m. semimembranosus alatt futnak, és az ischiurnól erednek. (pl. NOBLE 1922, GILLIS 2007). A m. pyriformis, mely analóg néhány urodela farkizmával, a combcsont



28. ábra. Izomtapadási helyek a kecskebéka (*Rana esculenta* LINNÉ, 1758) hátsó függesztőövén. GAUPP (1896) nyomány módosítva. (m.= musculus) proximális végén ered és az os coccygishez tapad (30. ábra, A₃), feladata a farkcsont poszterior végének leszorítása ugrás közben (pl. DREWES et al. 2007, PŘIKRYL et al. 2009).

Az Achilles-ínnal a lábfejet mozgató lábikraizom (m. plantaris longus) az egyik legjellegzetesebb lábszárizom (pl. GILLIS 2007). A femurról és a térdízületi tokról ered és a talpat fedő izompólyán tapad. A lábextenzor összehúzódásával a végtag meghosszabbodik (pl. KARGO et al. 2002). Szintén lábfejizom a m. extensor cruris brevis, mely ellenkező hatású, de itt találhatóak az ujjfeszítő izmok (m. tibialis anticus longus és brevis) is (pl. GAUPP 1896, GILLIS 2007, PŘIKRYL et al. 2009).

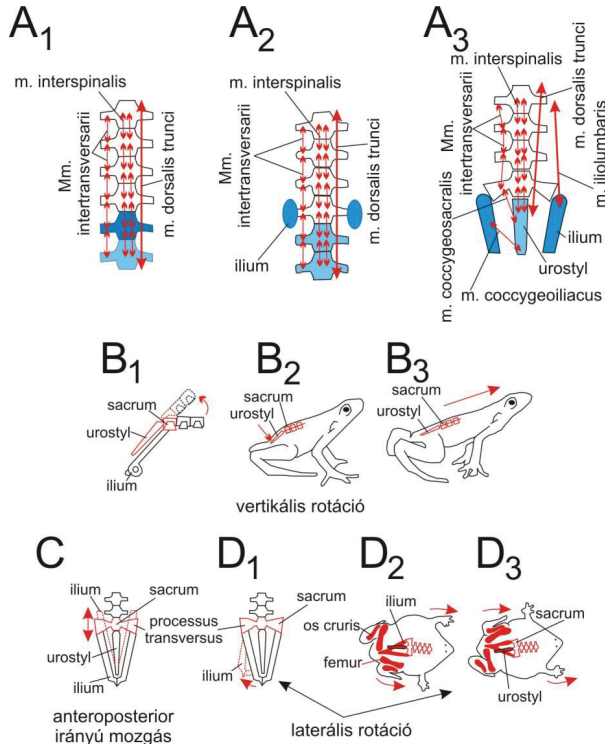


29. ábra. A kecskébéka (*Rana esculenta* Linné, 1758) hátsó lábának izomzata A: dorzális, B: ventrális nézetben GAUPP (1896) nyomán módosítva. (m.= musculus)

A békák mozgástípusai

A békák szárazföldön és vízben egyaránt képesek helyváltoztatásra. A szárazföldi mozgásukra a leginkább ismert ugráló mozgáson (pl. WANG et al. 2008) kívül jellemző még a mászó mozgás és, mint a *Kassina maculata* (Hyperoliidae) példája mutatja, a futás is, mely sokkal kevésbé energiaigényes, mint az ugrás, viszont lényegesen lassabb haladást tesz lehetővé (AHN et al. 2003). Mászó és futó mozgás esetén a lábak alternáló mozgást végeznek (MALASHICHEV 2006) és a csípő laterális irányban elmozdul (pl. EMERSON 1982, PŘIKRYL et al. 2009) (30. ábra, D₁₋₃). A mászó békák többnyire a vízben is alternáló mozgással úsznak a mellő lábat is használva. Egyes jól úszó/ugró békák (pl. *Rana pipiens*) is használják ezt a módszert a vízben való közlekedésre, meneküléskor az úgynevezett békaúszó módszert használják, vagyis a hátsó lábaikat egymással szinkronban mozgatva rúgják a vizet kihasználva a víz közegellenállását (pl. GILLIS & BIEWENER 2000, NAUWELAERTS et al. 2005b,

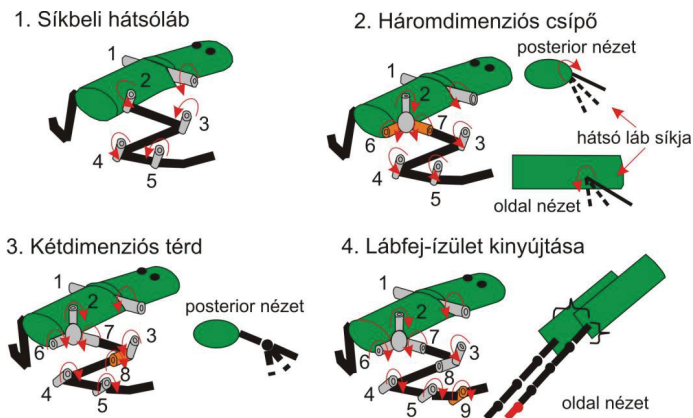
MALASHICHEV 2006). Az alternálón mozgó lábakkal való úszás igen lassú (bár jóval kisebb energiát igényel) a másik módhoz képest (pl. NAUWELAERTS & AERTS 2002).



30. ábra. A kétéltűek mozgása. A₁–A₃: A gerinc izmainak szerepe a kétéltűek mozgásában, A₁: Gymnophyona, A₂: Caudata, A₃: Anura; B₁–B₃: A béka urostyljának szögeltérés-változásai a gerincoszlophoz képest; C: A Pipidaek hátsó függesztőövének antero – poszterior irányú mozgása úszás közben; és D₁–D₃: A béka hátsó függesztőövének laterális rotációja mászás közben. O'REILLY et al. (2000) nyomán módosítva.

Az ugrómozgás mechanizmusa a békáknál

Sok ugró mozgású állat van (pl. ugróegerek, kenguru, galágo stb.), sőt az ember is képes ugrálni, de ezek egyike sem hasonlít a békák ugró mozgásához, ahol a hátsó láb csontjai nincsenek egy síkban, és igen nagy az ízületek rotációja (31. ábra) is az ugrás során (AZIZI & ROBERTS 2010). Az ugró mozgás a kétélvtűek között is csak a békáknál jelenik meg. PŘIKRYL et al. (2009) szerint a többi békamozgás típus is ebből származik. ESSNER et al. (2010) álláspontja az, hogy az ugró mozgás két lépésben fejlődött ki a békáknál: (1) szinkronban elrugaszkodó láb (Leiopelmatidaeknél), (2) majd a mellső lábak előrenyújtása a földetérésnél a Lalagobatrachiaknál jelenik meg (FROST et al 2006).



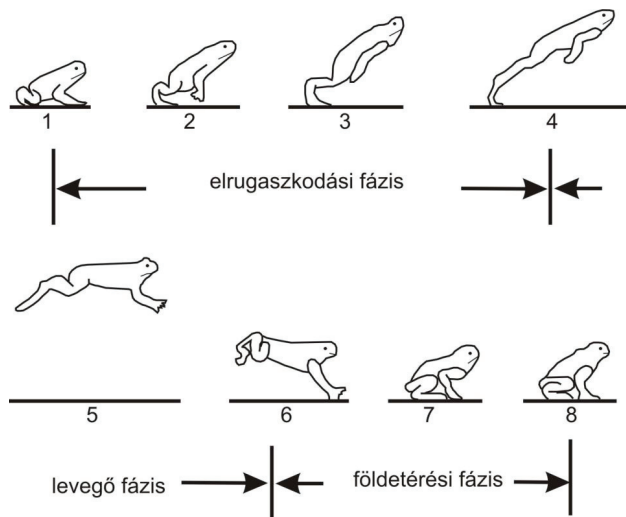
31. ábra. A béka hátsó lábának ízületi rotációs modelljei (1-4). A számok az ízületeket jelölik, a piros nyilak a csavarodásuk irányát. KARGO et al. (2002) nyomán módosítva.

Nyugalmi helyzetben a gerincoszlop csaknem párhuzamos a talajjal, melynek szöge az elrugaszkodás során egyre növekszik egészen a talaj elhagyásáig (30. ábra, B_{1,3} és 31. ábra, 4.). Az axiális részek (csípőcsont és gerincoszlop) és a hátsó végtag között torziós szögeltérés van, mely az ugrás közben szabadon változik (30. ábra, B_{1,3}). Az ilium hossza és a csípőtárcsá nagysága egyenesen arányos, míg a csípőtővis hossza általában fordítottan arányos a csípő meghajlásának maximális szögével (pl. EMERSON 1982). Ez az iliosacrális ízület hajlításával érhető el, melyet az epaxiális izmok feszítenek (pl. O'REILLY et al. 2000, GILLIS 2007) (30. ábra, A_{1,3}). Az

iliosacralis és a tarsometatarsalis ízületek, melyek például az embernél mozdulatlanok, a jól ugró békáknál (pl. *Rana pipiens*) nagyon hajlékonyak, ami az ugrás sebességének szabályozásában igen nagy szerepet játszik. Az iliosacrális ízület hajlása igen fontos az ugrásnál, mert minél nagyobb szögben hajlik, annál nagyobb az ugrás magassága és távolsága (pl. EMERSON 1982). Az ökörbékánál (*Rana catesbeiana*) mérték eddig a legnagyobb szöveget (60°), melynek az ugrástávolsága elérte a 120 cm-t is (átlag 67 cm) (ROBERTS & MARSH 2003), míg pl. a közönséges varangy (*Bufo bufo*) csípője alig hajlik (kb. 15-20°) (GILLIS & BIEWENER 2000) és a maximális ugrástávolsága csak 15 cm (ZUG 1978). A leghosszabb ugrásra (2,13 m) az ún. ausztráliai „rakéta” béka (*Litoria nasuta*, Pelodyadinae, Hylidae) képes (pl. JAMES & WILSON 2008). Szintén csak a békákra jellemző a lábközépcsontok megnyúlása (astragalus és calcaneus) (pl. GAUPP 1896). AZIZI & ROBERTS (2010) szerint ugráskor a lábfejet az Achilles-ínon keresztül feszítő plantaris izom aktiválódik legkorábban, először egy lassú rövidülést, majd az elrugaszkodás végén egy igen gyors rövidülést produkálva. Szögeltérések alakulnak ki a hátsó végtag elemei között horizontális és vertikális irányban is egyaránt (31. ábra). Ezeknek a rotációknak az a célja, hogy az állat maga alá húzott lábát hátrafelé egyenes vonalba nyújtsa, és ezzel a lehető legnagyobb erőt és sebességet biztosítsa a rugalmas elrugaszkodáshoz (pl. KARGO & ROME 2002, KARGO et al. 2002). Az izomösszehúzódás sebessége sokkal fontosabb tényező a minél nagyobb távolság elérése céljából, mint az izomerő (pl. NAUWELAERTS et al. 2005a).

Az ugrás a békáknál három fő fázisra osztható (32. ábra): (1) az elrugaszkodás; (2) a repülési szakasz; és (3) a földetérési szakasz, ami magában foglalhatja a felkészülést a következő ugráshoz is (pl. GILLIS & BIEWENER 2000, NAUWELAERTS & AERTS 2006, WANG et al. 2008). A legösszetettebb mechanizmus az elrugaszkodás, melyhez a fő energiát a hátsó láb izomzata szolgáltatja (pl. JAMES & WILSON 2008), de a gerincoszlop és a csípő egyes izmai is fontos szerepet játszanak ebben a szakaszban (pl. KARGO et al. 2002). A lábak a tömegközéppont körül mozognak (31. ábra) (NAUWELAERTS et al. 2005a). Az extenzor izmok határozzák meg az ugrás távolságát: minél jobban aktiválódnak, annál nagyobb lesz az ugrás távolsága (GILLIS & BIEWENER 2000, KARGO et al. 2002). Fontos azonban az is a maximális izometrikus erő eléréséhez, hogy az izomrostok optimális hosszúságúak legyenek (pl. PETERSON et al. 2004). Az elrugaszkodás során a különböző izmok és ízületek nem egyszerre aktiválódnak. Először az iliosacralis ízület kezd meghajlani (30. ábra, B₁₋₃),

melyet az axiális izmok (m. longissimus dorsi és m. coccygeosacralis), valamint a pelvis izmai (m. iliolumbaris és coccygeoiliacus) mozgatnak (pl. PŘIKRYL et al. 2009), majd követi a csípőízület, a térd, boka és végül a tarsometatarsalis ízület (pl. GILLIS & BIEWENER 2000, KARGO et al. 2002) a m. plantaris longus segítségével, mely egészen a levegőbe emelkedés pillanatáig aktív (JAMES & WILSON 2008).



32. ábra. A békák ugrásának fázisai WANG et al. (2008) nyomán módosítva.

Az izmok aktivációja fokozatosan nő egészen addig a pillanatig, míg az utolsó lábujjperc is el nem hagyja a talajt (31. ábra, 4.). Éppen ezért nagyon hasznos a béka számára a hosszú, rugalmas ízületekben gazdag lábfej (pl. ROBERTS & MARSH 2003, WANG et al. 2008). Legutoljára és leghosszabban a m. plantaris aktív (pl. GILLIS & BIEWENER 2000), ekkor éri el a béka a maximális sebességet (pl. NAUWELAERTS et al. 2005a). A m. cruralis és a m. gluteus magnus laterálisan forgatják el a combot a csípőhöz képest. Az aktivációs szinttől függően nagymértékben tudják befolyásolni az elugrás szögét az iliosacrális ízülettel együtt. A menekülő béka számára azonban fontosabb a horizontális irányban elért sebesség, mint az ugrás magassága vagy távolsága. Az ugrás sebességének és távolságának szabályozásában 4 izom játszik fő szerepet: a m. semimembranosus, a két m. gracilis és a m. adductor magnus (pl.

GILLIS & BIEWENER 2000, KARGO et al. 2002), de nem elhanyagolható a m. iliacus externus és iliofemoralis feszítő szerepe sem (pl. PŘIKRYL et al. 2009). A jól ugró békák gracilis major izma lényegesen nagyobb, mint az átlagos békáké (pl. NAUWELAERTS et al. 2005a). Fontos az izomcsoportok ereje és a tendon (inszalag) megnyúlásának aránya, valamint az ízületek csavarodási képessége is (31. ábra, 1-4.). Szintén fontos a kétfejű izmokban az erő-sebesség viszonyok változása (pl. ZUG & ALTIG 1978, KARGO et al. 2002). A m. pyriformis az ugró békáknál az ugrás szabályozásában játszik szerepet, a Pipidaeknél az úszásban és az ásó életmódú Pelobatidaeknél az ásásban. A többi békánál ez az izom redukált, vagy teljesen hiányzik (pl. DREWES et al. 2007). Ugrás közben rugalmas energia tárolódik a béka izom-ín rendszerében és a hátsó láb ligamentumaiban (pl. NAVAS et al. 1999, NAUWELAERTS et al. 2005a). Az ugrás irányát a hátsó láb szabályozza a talaj elhagyásának pillanatáig (pl. GILLIS & BIEWENER 2000), a levegőben már nem képes azt irányítani (mint például a kenguru a farkával) a kacsakezü majmokhoz (*Galago* GRAY, 1825) hasonlóan (pl. AZIZI & ROBERTS 2010).

A repülési szakaszban (32. ábra) a csípő-, térd-, boka- és a metatarzális ízületek elkezdenek visszahajlani a kiindulási állapotba (pl. WANG et al. 2008) melyet a hátsó láb izmaiban tárolt elasztikus energia tesz lehetővé (pl. NAUWELAERTS et al. 2005a). Közben a mellső láb kezd előrenyúlni. A levegő fázis hossza az elugrás sebességétől, tehát az izmok aktivitásától jobban függ, nem pedig azok erejétől (pl. NAUWELAERTS et al. 2005a). Ugyanolyan testtömegű békák esetében a váz felépítése és az izmok fiziológiája a döntő (pl. ZUG & ALTIG 1978). A *Rana pipiens* lényegesen nagyobb távolságra képes ugrani (átlag 54 cm), mint a hasonló testtömegű, de teljesen eltérő testfelépítésű *Bufo marinus*, mely a gyengén ugró varangyok között a legjobb ugró teljesítménnyel mindössze 30 cm-t tud elérni (pl. ZUG 1978, GILLIS & BIEWENER 2000).

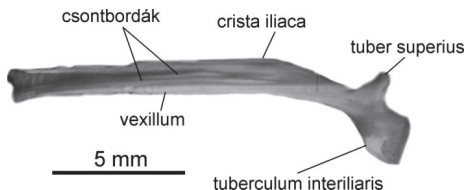
A mellső láb a földre érkezési fázisban játszik szerepet a test csillapításában (pl. GILLIS & BIEWENER 2000, NAUWELAERTS & AERTS 2002, ESSNER et al. 2010) egészen addig, míg a hátsó láb nem érinti a talajt. Mikor a mellső láb eléri a talajt, akkor a könyökízület elkezd meghajlani, közben a csillapítást fokozatosan átveszi a vállöv, ahol az izom-ínrendszer mellett a porcos suprascapula szerepe is fontos a medioventrális összfórtt epicoracoideummal együtt (pl. NAUWELAERTS & AERTS 2006). A test tömegközéppontja újra visszakerül a hátsó lábak fölé, és ezzel a béka felkészült a következő ugrásra (pl. WANG et al. 2008). A primitív szárazföldi

Leiopelmatidae család tagjai nem nyújtják előre mellső a lábukat a földet éréshez, hanem a testük mellé szorítják, és úgy érkeznek rá az ugrás végén, így a has is részt vesz bizonyos mértékben a csillapításban. Ez azért van, mert az ugró mozgást elsősorban a vízbe történő meneküléskor alkalmazzák, szárazföldön csak nagyon ritkán (pl. ESSNER et al. 2010). A mellső függesztőöv morfológiája és a béka ugróképessége között nincs összefüggés (pl. NAUWELAERTS & AERTS 2006).

Az úszómozgás mechanizmusa a békáknál

Az úszáshoz szükséges izomerő sokkal kisebb, mint ami az ugráshoz szükséges – bár a kirugó láb mechanizmusa hasonló – de a mozgás átlagos sebessége jóval nagyobb annál (pl. NAUWELAERTS et al. 2005b). A fellépő erők kölcsönhatása viszont sokkal bonyolultabb, mert függ a békát körülvevő víz fizikai és mechanikai tulajdonságaitól, valamint a béka és a víz közötti kölcsönhatástól is (pl. NAUWELAERTS & AERTS 2003). A jól úszó a békák ciklikus mozgása kirugási és siklási fázisból áll (pl. NAVAS et al. 1999, COMBES et al. 2004, PAL et al. 1985, GILLIS & BIENWENER 2000), míg a szárazföldön mászó mozgást alkalmazó békáknál a hátsó lábak úzás közben is alternáló mozgást végeznek (pl. EMERSON 1982, MALASHICHEV 2006, ESSNER et al. 2010). Például a szemiakvatikus kecskebéka (*Rana esculenta*), az erdei béka (*R. sylvatica*, Ranidae) vagy a sárga hasú unka (*Bombina variegata*, Discoglossidae) a kezdő fázisban előrenyújtja a mellső lábát, majd a folyamatos úzás közben a teste mellé szorítja, miközben a hátsó lábaival rúgja a vizet. A hátsó láb visszahúzásakor pedig csak siklik a vízen a megszerzett lendülettel (pl. NAUWELAERTS & AERTS 2002, RICHARDS 2010). Az úzásra specializálódott békáknál (pl. *Hymenochirus curtipes*, Pipidae) úzás közben az os ilium anteroposterior irányú mozgást végez, melyet a keresztcsigolya processus transversus kontrolál (30. ábra, C). A csípőtaréj mediális felszínén vékony lécszerű bordák találhatók (33. ábra), melyek sinként megvezetik a keresztcsigolya laterális nyúlványait (pl. EMERSON 1982, KOVALENKO 1999, O'REILLY et al. 2000). A csípő mozgatása a m. longissimus dorsi és a m. coccygeo-iliacus segítségével történik (pl. VAN DIJK 2002). A kirugó – sikló-típusú úzásnál a sebességben nagymértékű az ingadozás, mivel a hátsó láb visszahúzásakor nem lép fel toleerő és a víz sűrűdése is lassítja a mozgást (pl. NAUWELAERTS & AERTS 2002). A külső hőmérséklet azonban érdekes módon nem befolyásolja számottevően a béka izomteljesítményét (pl. NAVAS et al. 1999). Nincs közvetlen kapcsolat az úzás és az ugrás között, ezért a jól ugró

békák nem feltétlenül jó úszók, és fordítva (pl. NAUWELAERTS et al. 2007). Az ugrás és az úszás két, egymástól független evolúciós úton kialakult formája a mozgásnak (NAUWELAERTS et al. 2005a). NAUWELAERTS & AERTS (2002) szerint a jól ugró békák ritkán jó úszók, de a mozgásuk hasonló a vízben az ugráláshoz, mely a vízben egy igen kedvező mozgásmód. A primitív szárazföldi békák, mint a *Leiopelma*



33. ábra. *Hymenochirus curtipes* NOBLE, 1924 jobb os ilium mediális nézetben.

archeyi (Leiopelmatidae) vagy az *Ascaphus truei* (Ascaphidae) például egyáltalán nem alkalmazkodtak az úszáshoz, igen lassan mozognak a vízben (pl. NAUWELAERTS et al. 2005b). Az alternáló lábakkal történő úszás a mászáshoz hasonlóan szintén kevesesebb energiát igényel, a felhasznált energia eloszlása sokkal egyenletesebb (pl. JOHANSSON & LAUDER 2004), de lényegesen lassúbb, mint a szinkronban kirúgó lábat használó békák úszása (pl. EMERSON 1982). A rugómozgás azért tud hatékony lenni, mert a jól úszó békák hátsó lábfeje igen nagy felületű, és gyors kirúgáskor a víz közel olyan nagy közegellenállást fejt ki ellentétes irányú erőként a lábra, mintha az szilárd talajról rugaszkodna el (pl. NAUWELAERTS et al. 2005b). Az ugrással ellentétben a csípő és a hátsó végtag izmai közel azonos időben aktiválódnak (pl. NAVAS et al. 1999), de az elindulásnál a térdízületet feszítő izmok kezdik a hátsó láb kinyújtását (pl. NAUWELAERTS et al. 2005a, GILLIS 2007). A musculus cruralis és a m. gluteus magnus aktiválódik először, majd a m. semimembranosus. Ez utóbbi jóval hamarabb, mint ugrásnál (pl. GILLIS & BIENWENER 2000). A folyamat végén a musculus plantaris aktiválódik, de az izmok aktiválódása közötti idő igen rövid és a felhasznált izomerő is lényegesen kisebb (pl. GILLIS & BIENWENER 2000, GILLIS 2007, RICHARDS 2010). A jól úszó békák a csípő, térd, boka és a tarsometatarsális ízület hajlításának segítségével úsznak (pl. GILLIS 2007). Az ízületek úszás közben is végeznek rotációt, bár lényegesen kisebb mértékben, és más módon, mint az ugrás során (pl. KARGO & ROME 2002). A hátsó lábak mozgása az úszásnál is a

tömegközpontra körül történik, bár itt a laterális erő a fontos. Úszás közben a csípő szöge nem változik a gerincoszlophoz képest (pl. NAVAS et al. 1999). Például a bal láb esetében míg a csípő, boka és a tarsometatarsalis ízület az óramutató járásával ellentétesen mozog, addig a térdízület azzal megegyezően (pl. RICHARDS 2010).

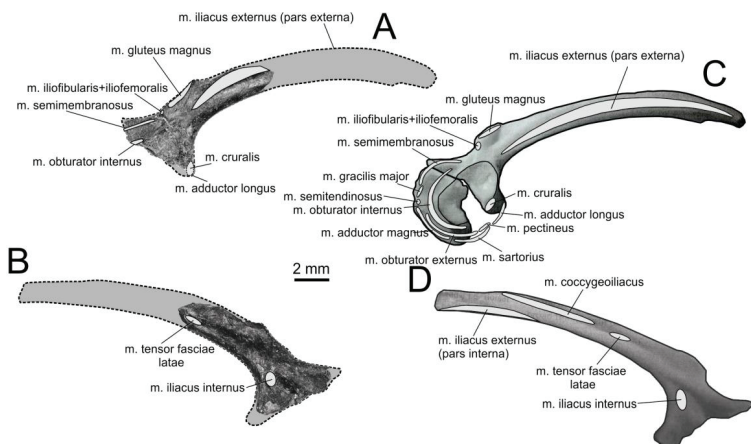
Csakúgy, mint az ugrásnál, itt is fontos a nagyobb méretű m. iliacus externus és az iliofemoralis, valamint a gluteus megléte (pl. GILLIS 2007). Utóbbi úszás közben mutatja a legnagyobb aktivitást (pl. NAVAS et al. 1999, GILLIS & BIENWENER 2000), de a jól úszó békák gracilis majorja kevésbé fejlett (pl. NOBLE 1922). A térdfeszítő izom (m. cruralis) fele olyan nagy erőt ad le úszás közben, mint ugráskor és kevesebb ideig aktív (pl. NAVAS et al. 1999), de kétszer olyan hosszúra nyúlik (pl. GILLIS & BIENWENER 2000). A m. adductor longus redukálódott a jól úszó Pipidaeknél éppúgy, mint a m. pectineus. Jól fejlett viszont az összes Pipidaenél a m. iliacus internus és externus, bár méretükben és megjelenésükben elég változatos megjelenésűek. A két izomból álló m. adductor magnus részei a Pipidaeknél és a *Pelobates*nél is elég jól elkülöníthetőek egymástól. A m. obturator externus (a többi békánál ez a m. adductor magnus, caput dorsalis) nagyon jól fejlett a *Pipa* békáknál és a *Hymenochirus*nál is csakúgy, mint a m. adductor caput ventralis. A m. sartorius jelen van a *Xenopus* féléknél, de hiányzik a többi Pipidaenél. A m. pyriformis hiányzik a *Pipa* és a *Hymenochirus* nemnél egyaránt (pl. NOBLE 1922, PŘIKRYL et al. 2009).

A Bakonybatrachus fedori iliumához tapadó izomzat rekonstrukciója a megfigyelhető tapadási felszínnek alapján

Laterális nézetben a holo típus os iliumon (MTM V 2010.283.1.) a m. iliofibularis és iliofemoralis térdhajlító izmok egy viszonylag kisméretű csontdudorhoz tapadnak, mely a tuber superiustól poszteroventrális irányban helyezkedik el (34. ábra, A,B). Ezzel szemben viszont a viszonylag nagyméretű, anterodorzális irányban hosszán elnyúló tuber superiushoz arányosan nagy m. gluteus magnus tapadt. A m. semimembranosus tapadási felszíne a pars ascendens keskeny, és poszteroventrális irányban húzódik. A m. cruralis eredési helyén a csont felszíne sérült. A m. adductor longus tapadási felszíne szintén nem látható tisztán, hiszen ez az amúgy is keskeny rész szintén sérült. A m. iliacus externus két részből áll (pars externa és interna), melyek közül csak a pars externa tapadási felszínének egy része maradt meg. A csípőtáráj megőrződött része magas (1,5-szer magasabb a

vexillumnál), és ezzel arányosan az enyhén mediális irányban hajló iliacus externus pars externa tapadási felszíne viszonylag nagy területet foglal el rajta.

Mediális nézetben a m. iliacus internus és a m. tensor fasciae latae tapadási felszínei vizsgálhatóak. A m. iliacus internus tapadási helyét az acetabulum anterior peremével szemben található, anterodorzális alakú gödröcske jelzi. A viszonylag kisméretű, anterodorzális irányba mutató eredési felszíne a m. tensor fasciae latae-nak a vexillum belső, dorzális felszínén látható.



34. ábra. A-B: Csípőizom tapadási felszínek a *Bakonybatrachus fedori* holotípus (MTM V 2010.283.1.) jobb os iliumán (kiegészített rajz), A, laterális, B, mediális nézetben; C-D: és a *Discoglossus pictus* (DPFNSP 6524a) jobb os iliumán, C, laterális, D, mediális nézetben.

A *Bakonybatrachus fedori* izomzatának összehasonlítása recens korongnyelvű békákkal a *Discoglossus pictus* példáján

A holotípus os ilium (MTM V 2010.283.1.) felépítése és így az ahhoz tapadó izmok tapadási felszíneinek morfológiája nagyon hasonló a ma élő korongnyelvű békákéhoz (34. ábra, A,B) (pl. *Discoglossus pictus*) (VENCZEL & SZENTESI 2012). A m. semimembranosus tapadási felszíne hasonló más korongnyelvű békákéhoz, de keskenyebb és jobban kiterjed ventrális irányban, mint a *D. pictus*-nál (34. ábra, C,D). A m. cruralis eredési helyén sérült a csont felszíne, de a méretéből ítélve nagyobb és erősebben megnyúlt lehetett, mint az a *D. pictus* iliumán tapasztalható. A m. iliacus

externus pars externa, mely a comb nyújtására szolgál (pl. PŘYKRYL et al. 2009), tapadási felszínének mérete viszonylag széles, és inkább dorzális helyzetű, ellentétben a *D. pictus* fajéval. Ez az izom egyaránt fontos az úszásban és az ugrómozgásban (pl. NAUWELAERTS et al. 2007), ezért a viszonylag nagy mérete azt sugallja, hogy a *Bakonybatrachus* jó úszó és ugró volt, mely igen hasznos lehetett számára a periaquatikus életmódja során.

Mediális nézetben a femur hajlítására és nyújtására szolgáló m. iliacus internus hasonló helyről, az acetabulum mellső peremének átellenes oldaláról ered, mint a *D. pictus*-nál (PŘYKRYL et al. 2009), bár kevésbé elnyúló, valamint a m. tensor fasciae latae is hasonló pozícióban van.

A *Hungarobatrachus szukacsi* os iliumához tapadó izomzat rekonstrukciója a megfigyelhető tapadási felszínek alapján

35. ábra, A₁₋₃

A holotípus os iliumon (MTM V 2008.16.1.) lateralis nézetben az acetabuláris régióban megfigyelhetőek az ischiumra és a pubisra átfutó izmok tapadási nyomai is. A m. semimembranosus anterodorzális tapadási felszíne egy rövid, de viszonylag széles tapadási nyomot mutat a pars ascendens poszterovertrális részén. Alatta látható a m. gemellus hosszabban elnyúló (kb. 4-szer olyan hosszú) nyoma, mely anterior irányban fokozatosan elkeskenyedik (35. ábra, A₁). Közvetlenül az acetabulum dorzális pereme felett egy viszonylag mély árokban van a m. obturator internus tapadási felszíne, mely a gemellusséval nagyjából azonos hosszúságú, de jóval keskenyebb. Az obturator internus anteroventrális végének tapadási helye kivethető a pars descendens poszterovertrális részén is, amely a dorzális részhez képest kiszélesedő, viszonylag sekély, enyhe ívű árokban található. Ez alatt található egy hasonló méretű árok, mely a m. pectineus megtapadási helyétül szolgált. A preacetabuláris régióban az acetabulum anterior pereme alatt látható egy mély, ventrodorzális irányban elnyúló árok, poszterior irányba hajló végekkel. Az árok szélessége végig egyenletes, nem változik. Ez szolgált a viszonylag nagyméretű m. cruralis tapadási helyétül (35. ábra, A₁). Ez előtt helyezkedik el az anterodorzális irányban kihegyesedő m. adductor longus tapadására szolgáló széles, de viszonylag sekély árok. Az árok poszterovertrális vége lekerekített, és enyhén hajlik poszterodorzális irányba. Az interiliaris tuberculum anterolaterális részéhez tapad a m. sartorius, melynek széles tapadási árka poszterovertrálisan kerekített, anterodorzális

irányban középső részén kiszélesedik, majd felső harmadától hirtelen elkeskenyedik (35. ábra, A₁).

A tuber superius anterodorzális része ugyan sérült, de a laterális irányban erősen kihajló tövénél megfigyelhető egy anteroposzterior irányban enyhén lapított, nagyméretű, de viszonylag alacsony kidudorodás, mely az iliofibularis és iliofemoralis izmok tapadási helyéül szolgál. A csípőtárájon jól megfigyelhető erőteljes bordázottságott poszterodorzális irányban egy széles, sima felszín határolja, melyet valószínűleg a csípőtővis határolt le. A bordázott felület ventrális határát a vexillum és a csípőtáráj közötti árok adja ennek a hatalmas felületnek, mely a m. iliacus externus tapadási helyéül szolgálhatott (35. ábra, A₁).

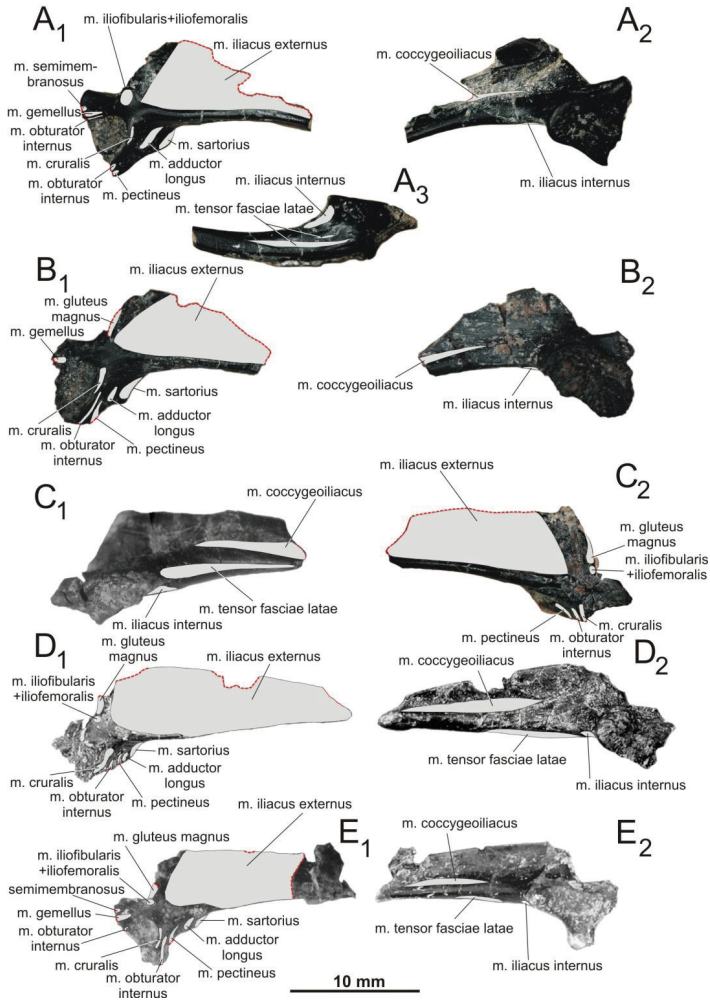
Mediális nézetben a m. coccygeoiliacus tapadási felszínének poszterior része látható, mely az interiliaris tuberculum anterior része előtt indul egy túszerűen keskeny vágattal és anterior irányban szélesedik és mélyül tovább (35. ábra, A₂). A m. iliacus internus tapadási helye laterális nézetben egy alig látható, sekély árok a vexillum poszteroventrális részén, közvetlenül az interiliaris tuberculum előtt. Ventrális nézetben azonban egy laterális irányba erősen kiszélesedő, holdsarló-szerű árok képét mutatja (35. ábra, A₃). Szintén ventrális nézetben figyelhetőek meg a tensor fasciae latae izomkötegeinek három, anteroposzterior irányban megnyúlt, párhuzamos árka, melyek közül a laterális a leghosszabb, míg a mediális a többihez képes igen rövid és a csont poszterior végéhez esik közel (35. ábra, A₃). Az árkok közéjükön kiszélesedők, míg végeiken erősen kihegyesednek. A középső és a laterális oldali végei enyhén hajlanak mediális irányba.

A Hungarobatrachus paratípusainak és a Hungarobatrachus szukacsi var. A,B iliumához tapadó izomzat rekonstrukciója és összehasonlítása a holotípussal

A paratípusok izomzata

35. ábra, B-C

Az MTM V 2008.15.1. számú példány izomtapadási nyomai nagyon hasonlóak a holotípuséhoz (35. ábra, B₁₋₂), de van néhány kisebb eltérés. A pars ascendens sérült, csak a m. gemellus árka figyelhető meg, mely hasonló alakú, bár kicsit nagyobb, mint a holotípusnál. A preacetabularis régióban a m. obturator internus tapadási árka keskenyebb, és felnyúlik a m. cruralis ventrális végéig a pars ascendensen. A m. pectineus megtapadására szolgáló árok is hosszabb, és szélesebb a holotípuson megfigyelhetőnél.



35. ábra. A–E: A *Hungarobatrachus* hátsó függesztőövének izomtapadási helyei; A₁–A₃: *Hungarobatrachus szukacsi* jobb os ilium, holotípus (MTM V 2008.16.1.) A₁, laterális; A₂: mediális és A₃, ventrális nézetben; B–F: paratípusok, B₁–B₂: jobb os ilium (MTM V 2008.15.1.) B₁, laterális és B₂, mediális; C₁–C₂: bal os ilium (MTM V 2008.14.1.) C₁, mediális és C₂, laterális; D₁–D₂: *Hungarobatrachus szukacsi* var. B jobb os ilium (MTM V 2008.12.1.) D₁, laterális és D₂, mediális, és E₁–E₂: *Hungarobatrachus szukacsi* var. A jobb os ilium (MTM V 2008.17.1.) E₁, laterális és E₂, mediális nézetben. (A piros szaggatott vonalak a csontok sérült részeit jelzik.)

A m. adductor longus árka pedig keskenyebb és lényegesen kisebb, mint a holo típusé. Ezen a példányon a tuber superius dorzális része maradt meg, a ventrális töve sérült, így az nem vizsgálható. A csípőtővis lándzszerű anterodorzális részéhez tapadt a nagyméretű, de anteroposzterior irányban lapított m. gluteus magnus. A többi izomtapadási felszín a holo típuséval arányaiban megegyező. Ez a mediális nézetben látható iliacus externus és coccygeo-iliacus izmok tapadási helyeire is igaz.

Az MTM V 2008.14.1. számú példányon az acetabuláris régióban csak a pars ascendens vizsgálható (35. ábra, C₁₋₂), az is csak részben, de az itt megfigyelhető izomtapadási helyek alakja és nagysága közel azonos az MTM V 2008.15.1. megfigyelhetőekkel. Ezen a példányon a csípőtővis csaknem teljesen ép. A tuber superius tövén itt is megfigyelhető az anteroposzterior irányban enyhén lapított, alacsony dudor, melyhez az iliofibularis és iliofemoralis izmok tapadnak, de az arányokat is figyelembe véve ez lényegesen kisebb, mint a holo típusé. A csípőtővis itt is lándzszerű, bár dorzális része enyhén hajlik anterior irányba. Szélesebb, mint az MTM V 2008.15.1. példány esetében, a csonthoz viszonyított arányait tekintve hasonló méretű, ami elmondható a m. iliacus externusról is, bár a vexillum ennél a példánynál egy igen erőteljesen sarkított taréjt visel laterálisan. Mediális nézetben a m. iliacus internus is hasonló, bár mediális irányban jobban kiszélesedik, és a m. coccygeoiliacus tapadási árka jóval szélesebb. A tensor fasciae latae izomkötegeinek tapadási helyét szolgáló árkok is jóval szélesebbek.

A Hungarobatrachus szukacsi var. iliumok izomzata

35. ábra, D,E

Az MTM V 2008.12.1. és az MTM V 2008.17.1. számú hátsó függesztőövek morfológiai szempontból is elkülönülnek kis mértékben az eddig tárgyaltaktól. Mindkét itt említett ilium csípőtárája csaknem teljesen ép, és jól láthatóan lényegesen alacsonyabb a holo típusénál, de az eddig tárgyalt paratípusokénál is. Figyelembe véve az eddig ismert béka hátsófüggesztőövek morfológiáját, ez nagy valószínűséggel a tuber superiusra is igaz lehet.

A Hungarobatrachus szukacsi var. A izomtapadási helyei

35. ábra, E₁₋₂

Az MTM V 2008.17.1. hátsó függesztőövön látható izomtapadási helyek nagyon hasonló elhelyezkedésűek és formájúak az MTM V2008.12.1. jobb iliuméhoz,

csak a csont méretéhez igazodva arányosan kisebbek, ezért a variációk izomzatának felépítését ott tárgyalom részletesebben. Keskenyebb viszont a m. cruralis tapadására szolgáló árok a preacetabuláris régióban és a m. obturator internusé pedig körülbelül kétszer olyan hosszú. Ezen a példányon részben megőrződött a szupraacetabuláris régió, ahol a m. semimembranosus és gemellus tapadási helyének alakja és nagysága igen hasonló a holotípusén tapasztalhatóval.

A Hungarobatrachus szukacsi var. B izomtapadási helyei

35. ábra, D₁₋₂

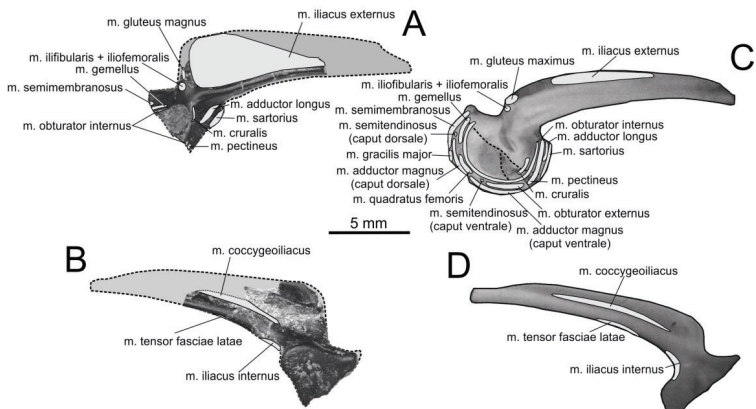
Az MTM V 2008.12.1. jobb ilium szupraacetabuláris régiója sérült, nem vizsgálható. A szubacetabuláris rész szinte teljesen ép, csak poszterovenetrális része sérült kismértékben. A musculus cruralis az acetabulum anteroventralis pereme alatt egy mély, széles árokban tapadt meg, és jóval erőteljesebb, mint a holotípusé, míg a m. obturator internus tapadási helye hasonló méretű és formájú. A m. pectineus tapadási felszíne alig kivehető, nagyon keskeny, kisméretű, és anterodorzális irányba hajlik az MTM V 2008.15.1. példányhoz hasonlóan (35. ábra, B₁). A m. adductor longus és sartorius tapadási felszínének alakja anterodorzális – poszterovenetrális irányban megnyúlt, hasonló módon a holotípuséhoz, bár annál jóval kisebb, különösen az adductor longusé (35. ábra, E₁). A tuber superius anterodorzális része sérült, ezért a m. gluteus magnus tapadási felszínének csak a poszterovenetrális része látható, mely erőteljes és dorzális irányban kiszélesedő. A csípőtővis alatt ventrális irányban helyezkedik el egy közel szabályos kör alakú kidudorodás, mely a m. iliofibularis és iliofemoralis tapadási helyét szolgál. Ez a csontdudor a holotípusénál körülbelül háromszor nagyobb méretű és anteroventrális – poszterodorzális irányban lapított ellipszis alakja van. A csípőtáráj laterális felszíne ennél a példánynál van a legerőteljesebben díszítve, egészen átnyúlva a vexillumra, megnövelve a m. iliacus internus tapadási felszínét. Mediális nézetben a m. coccygeoiliacus tapadási felszíne jobban előrébb van tolódva, mint a holotípusnál. A tapadási árka különösen a csont középső régiójában igen mély és dorzovenetrális irányban igen erőteljesen kivastagodik inentől kezdve poszterior irányban. A vexillum poszterovenetrális részén helyezkedik el a m. tensor fasciae latae megtapadására szolgáló viszonylag mély, a vexillum ventrális részének csaknem felét elfoglaló árok, mely mediális oldalra is felhúzódik, ellentétben a holotípusnál tapasztaltakkal. A m. iliacus externus tapadási

helye kissé hátrébb van, mint a holotípusnál, és jóval szélesebb mediolaterális irányban, de az alakja hasonló.

A Hungarobatrachus mozgása a hátsó függesztőöv izomtapadási helyeinek vizsgálata alapján

A vékony junctura ilioischiadica az igen magas crista iliacaival párosítva genushoz sorolható os iliumokon azt sugallja, hogy a *Hungarobatrachus* egy jól ugró béka volt, míg a jól fejlett interiliaris tuberculum arra utal, hogy egyben jó úszó is lehetett.

Az ugrás távolságának és sebességének szabályozására szolgáló izomok közül a *Hungarobatrachus* esetében csak a m. semimembranosus vizsgálható, valamint a feszítő izomként (pl. GAUPP 1896, DUELMANN & TRUEB 1986, ROČKOVÁ & ROČEK 2005, PŘIKRYL et al. 2009) fontos szerepet játszó m. iliacus externus és az iliofemorális is. A jó ugróképességet jelzi a *Hungarobatrachus*-nál az egyes valódi békákéhoz (pl. *Rana esculenta*, 36. ábra, C,D) hasonló módon fejlett m. semimembranosus (35. ábra, A₁, F₁), a tuber superius poszterioventrális részéhez



36. ábra. Izomtapadási helyek A-B: a *Hungarobatrachus szukacsi* holotípus (MTM V 2008.16.1.) jobb osiliumán, A, laterális és B, mediális nézetben (kiegészített rajz); és *Rana esculenta* (DPFNSP 6298b) jobb os iliumán, C, laterális és D, mediális nézetben.

tapadó a nagyméretű m. iliofemorális (35. ábra, A₁,D₁,F₁) és az extrém nagyméretű m. iliacus externus (35. ábra, A₁,B₁,C₂,D₁,F₁) is (pl. NAUWELAERTS et al. 2005a). A

szintén nagyméretű m. gluteus magnus (35. ábra, B₁,C₂,D₁,F₁) a térd, míg a m. cruralis (35. ábra, A₁,B₁,C₂,D₁,F₁) a boka ízület hajlításában játszik fontos szerepet, ami szintén nagyon fontos az elrugaszkodás során (pl. KARGO et al. 2002, WANG et al. 2008). EMERSON (1982) munkája alapján, miszerint a csípőtaréj nagysága egyenesen arányos a csípő meghajlásának szögével, a holotípusnál (MTM V2008.16.1.) és két paratípusnál (MTM V2008.15.1. és 14.1.) nagyobb meghajlási szöveget kell feltételeznünk, mint a két *Hungarobatrachus szukacsi* var. os ilium (MTM V2008.12.1. és 17.1.) esetében. Vagyis, a két utóbbi iliumhoz tartozó békák ugróképessége ez alapján kisebb volt. Ha viszont megvizsgáljuk és összehasonlítjuk az ilium mediális oldalán található m. coccygeoiliacus tapadási helyét, mely az os coccygis meghajlításában játszik szerepet, akkor jól látható, hogy ezen os iliumokon ez jóval erőteljesebb, mint a többin. Ez lehet, hogy csak sebességbeli különbséget okozott, vagyis ez utóbbi iliumok gazdái talán gyorsabban voltak képesek elrugaszkodni (pl. WANG et al. 2008), mint a holotípus. A tuber superius csak két példányon (35. ábra, B₁,C₂) maradt meg viszonylag éppen, és ezeken jól látható, hogy a csípőtövis magassága lényegesen kisebb a csípőtaréjénál, vagyis ez is nagy hajlási szöveget indukál EMERSON (1982) elmélete alapján. Az extrém nagyméretű m. iliacus externus, mely a *Hungarobatrachus* esetében egy erőteljesen bordázott felszínhez tapad, a kiváló úszó *Xenopus laevis* (Pipidae) csípő izmára emlékeztet (bár ezé arányaiban jóval kisebb), míg a jó ugró Ranidaeknál (pl. *Rana esculenta*) ez az izom a csípőtaréj mediális irányba hajló dorzális peremének anterior részéről ered (pl. PŘIKRYL et al. 2009), és arányaiban ennél lényegesen kisebb méretű. A femur behúzásában és kinyújtásában szerepet játszó m. adductor longus és sartorius, valamint az ízület rotációját elősegítő m. obturator internus (pl. PŘIKRYL et al. 2009) tapadási helyei is erőteljes izmokról árulkodnak. Mint ahogy az már korábban említette lett, a m. iliacus internusnak nemcsak az ugró mozgásban, de az úzásban is kiemelt szerepe van, de szintén fontos a m. gluteus magnus és az iliofemoralis is. Az úzásra specializálódott békáknál a m. cruralis mérete lecsökken, valamint a m. adductor longus és pectineus redukálódik (pl. PŘIKRYL et al. 2009), míg a *Hungarobatrachus* esetében mindhárom izom jól fejlettnek mondható, ami az eredetileg szárazföldi életmódhoz való alkalmazkodással magyarázható. Ezzel függhet össze az is, hogy a Pipidaek csípőtaréjának medialis oldalán látható anteroposztior irányú lécszerű csontbordák (pl. *Hymenochirus curtipes*) (33. ábra), melyek az ilium előre-hátramo­z­gását úzás közben kordinálják (30. ábra, C), a sacrum

processus transversusainak porcos végei számára szolgálnak vezető sínül (O'REILLY et al. 2000), a *Hungarobatrachus*nál hiányoznak. Jól fejlett volt a m. iliacus internus – különösen a holotípus iliumnál figyelhető ez meg – mint az úszásra specializálódott *Pipa pipa* (Pipidae) esetében, de a kecskebékáéhoz (*Rana esculenta*; Ranidae) sokkal jobban hasonlít a tapadási felszín alakja és aránya. Az ásóbékáknál (pl. *Pelobates fuscus*, Pelobatidae) ez az izom lényegesen nagyobb és kevésbé elnyúlt felületen tapad, míg a *Bombina orientalis* faj esetében (Discoglossidae) igen kisméretű ellipszist formál (PŘIKRYL et al. 2009).

Összeségében elmondható, hogy a *Hungarobatrachus* hátsó végtagokat mozgató izomzata jól fejlett, és nagymértékű hasonlóságot mutat olyan jól úszó békákéval, mint a Pipidaeak, de a jó ugróképességű Ranidaeakéval is. Tehát kijelenthető, hogy az izomzata alapján egy szárazföldi ősoktól származó vízi életmódra áttért béka nemről van szó. Az is szembetűnő, hogy a holotípus (MTM V 2008.16.1.) és a paratípusok (MTM V 2008.15.1. és 14.1.) os iliumokon a m. iliacus externus erőteljesebb, mint a *Hungarobatrachus szukacsi* var. A és B (MTM V 2008.17.1. és 12.1.) csontok esetében (35. ábra, D₁₋₂, F₁₋₂). Az izmok tapadási helyeinek elhelyezkedésében és méretében nem mutatkoznak számottevő különbségek a *Hungarobatrachus szukacsi* fajba sorolt os iliumok esetében, hasonlóan a morfológiai vizsgálatok eredményeihez. Az izomtadási helyek vizsgálata is azt valószínűsíti, hogy ezen iliumok mindegyike a *H. szukacsi* fajba sorolható, és a feltárt kisebb különbségek inkább ontogenetikusan eredetűek. Valószínű, hogy a *H. szukacsi* var. A (MTM V 2008.17.1.) nem juvenilis, de viszonylag fiatal példány, mely méretében alig tér el a *H. szukacsi* var. B-től (MTM V 2008.12.1.), de az os iliumának csípőtaraján lévő bordázata kevésbé fejlett és erőteljes, mint ahogy az az előbbin látható (25. ábra, A,C). Az erősebb bordázottság utalhat az egyed korára (pl. GAUPP 1896), vagyis az erősebben bordázott példányok valószínűleg idősebb békákhoz tartozhattak. Az os ilium alapján nem lehet az egyed korát megbecsülni, ehhez végtagcsontra lenne szükség. Sajnos a lelőhelyről nem került elő ilyen célra használható részleges csontváz, csak izolált maradványokat ismerünk, így nem lehetséges ezt a vizsgálatot elvégezni a jelenlegi ismereteink alapján. Magyarázható lenne az erősebb díszítettség ivari dimorfizmussal is, ugyanis a recens békák esetében a hímek vagy hasonló méretűek, mint a nőstények, de gyakran lényegesen kisebbek (pl. BOULANGER 1896, KRISHNAMURTHY & SHAKUNTALA 1999), ez magyarázhatná ezeket az apró különbségeket. Mivel a *Hungarobatrachus szukacsi* egy kihalt faj,

ezért nem tudhatjuk, hogy ez a jelenség fennállt-e a fajon belül is, így felelősséggel nem állítható, hogy az iliumok eltérő mérete és bordázottsága ivari dimorfizmust jelezne.

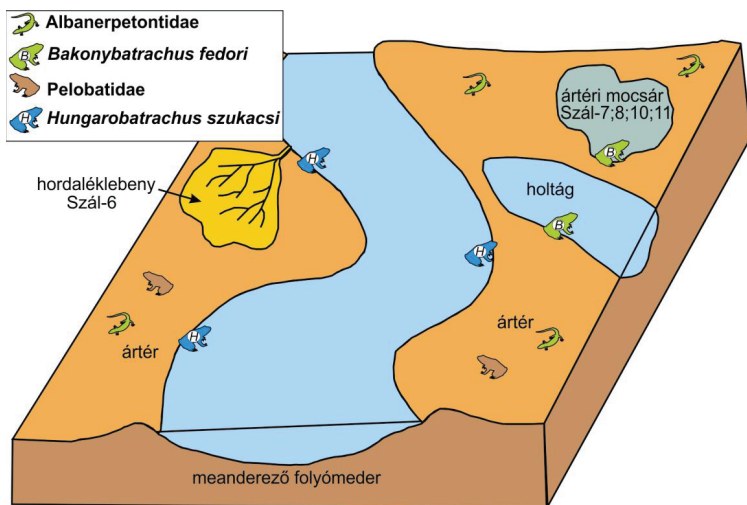
A Bakonybatrachus és a Hungarobatrachus mozgásmódjainak összehasonlítása

A *Bakonybatrachus* holotípusának (MTM V 2010.283.1.) felépítése (pl. a nagyméretű pars ascendens kombinálva a kis pars descendenssel és a jól fejlett csípőtárájával) alátámasztja, hogy a Discoglossinae alcsaládba (Archaeobatrachia: Discoglossidae) sorolható (sensu SANCHÍZ 1998), de azoknál sokkal erőteljesebb csípőtárájával és m. iliacus externussal (pars externa) rendelkezett (VENCZEL & SZENTESI 2012). A nagyobb tapadási felületű m. gluteus magnus és iliacus externus (pars externa) kombinációja eredményezi azt, hogy a *Bakonybatrachus* jó ugró és úszó képességű, periakvatikus állat volt. Ezzel szemben a *Hungarobatrachus* ilium felépítése a (pl. a vékony ilioischiadica lemez kombinálva az extrém magas csípőtárájával) mindenképpen azt sugallja, hogy ez az állat a Neobatrachiához, és azon belül is nagy valószínűséggel a Ranoideához tartozik (SZENTESI & VENCZEL 2010), míg az interiliaris tuberculum preacetabuláris régióig való elnyúlása a jól úszó békákhoz teszi hasonlóná (VAN DIJK 2002, PŘIKRYL et al. 2009). Az igen magas csípőtárájához (kb. 2,5-szer magasabb a vexillumnál) extrém nagyméretű m. iliacus externus csatlakozhatott, mely az ertőtéljes interiliaris tuberculummal párosítva azt jelenti, hogy a *Hungarobatrachus* lényegesen jobb úszó volt a *Bakonybatrachus*nál. Ha a vékony junctura ilioischiadica – magas crista iliaca párosítást a *Hungarobatrachus*nál összevetjük a *Bakonybatrachus* széles junctura ilioischiadica – magas csípőtáráj párosítással, bár a *Hungarobatrachus* genusénál jóval alacsonyabb csípőtáráj együttesével, akkor azt valószínűsíthetjük, hogy a *Hungarobatrachus* ugróképessége is jobb volt, bár nem szabad figyelmen kívül hagyni azt sem, hogy a két ilium hatalmas interiliaris tuberculumokkal tapadt egybe, mely az ugró mozgást esetleg gátolhatta. Azt is számba kell azonban venni, hogy pl. a *Xenopus laevis* (Pipidae) a vízparton, de a víz közelében lévő prédát egy hirtelen előrelendüléssel kapja el, ami hasonlít az ugró mozgáshoz (MEASEY 1998). A kombinált jó úszó-ugró képesség az úgynevezett szemiakvatikus Ranoidea békáknál (pl. *Rana pipiens*) fordul elő (pl. NAUWELAERTS et al. 2005a).

A leletek értelmezése paleobiológiai szempontból

Az iharkúti gerinces lelőhelyen töredékes koponyacsontok alapján igazolt az Albanerpetontidae család (Allocaudata) jelenléte. A békák (Anura) nagy számban voltak jelen az egykori területen, melyet a nagymennyiségben talált os cruris töredékek igazolnak. Elsősorban a diagnosztikus os iliumok alapján a lelőhelyen sikerült igazolni mindhárom alrend (Archaeobatrachia, Mesobatrachia és Neobatrachia) felbukkanását. A fent említett Lissamphibia csoportok képviselői különböző életmódot folytatnak, más és más az ökológiai igényük, és ehhez kapcsolódóan különböző paleoélettereket foglalhattak el.

Az Albanerpetontidae-félék anatómiailag hasonlítanak a ma élő szalamandrákhoz, bár nagy valószínűséggel inkább éjszakai életmódot folytattak, amire a koponya méretéhez viszonyítva igen nagyméretű szemüregek utalnak (ESTES 1981). Méretüket tekintve a kisebb cf. *Albanerpeton* A genusba sorolt egyedek elérhették az 5-6 cm-es testhosszt, míg a cf. *Albanerpeton* B-hez sorolt, nagyméretű



37. ábra Az iharkúti késő-kréta gerinces lelőhelyről előkerült kétélvtűk feltételezett élőhelyei

Albanerpetontidae-félék a 18-20 cm-es testnagyságot is meghaladhatták. Ezek az állatok a szárazabb, avarral vagy egyéb növényi törmelékkel borított térszíneken

élhettek férgekre és rovarokra vadászva (37. ábra), és valószínűleg a BÖHME et al. (2006) által a heliofób 5. öko-fiziológia csoportba sorolt szalamandrákhoz hasonlóan élhettek, melyek szaporodáskor petéiket a békákhoz hasonlóan pocsolókba, kisebb tavacszkákba rakják le (pl. TRAUTH & NEAL 2004). A *Bakonybatrachus fedori* egy kisméretű béka volt, a testhossza 25-30 mm között lehetett. A ma élő korongnyelvű békák környezeti elterjedését figyelembe véve a *Bakonybatrachus* periakvatikus életmódú lehetett, némiképp hasonló módon a BÖHME et al. (2006) által meghatározott 3. öko-fiziológiai csoporthoz, azaz a szaporodás vízben történik, egyébként az élete nagy részét a vízparton, a víz elérhető közelségében tölti (37. ábra). A potenciális élő- és szaporodási helyet ezeknek az állatoknak a folyó és a mocsár jelenti, beleértve az azonális vegetációval borított határzónát is. Szintén a fent említett munka alapján elmondható, hogy a lelőhelyről előkerült ásóbéka (*Pelobatidae* indet.) magasabb térszínen, de még viszonylag nedves és laza talajon élhetett (37. ábra), és szintén csak szaporodáskor kereshette fel az ártéri tavacszkákat, pocsolókat, de a *Discoglossidae*-félékkel szemben messzebb merészkedhettek a víztől (2. öko-fiziológiai csoport; BÖHME et al. 2006). A *Hungarobatrachus* közepes méretű béka volt, 5-6 cm körüli a testhossza. Az erőteljes csípőtővise és csípőtárája azt sugallja, hogy jó úszó, illetve esetleg jó ugró lehetett, bár ebben az erőteljes interiliáris tuberkulumok esetleg gátolhatták. Az egyedülállóan jól fejlett interiliáris tuberculuma alapján, mely a jól úszó békákéra hasonlít (pl. *Pipidae* család), a *Hungarobatrachus* valószínűleg a folyó peremi részein (4. ökofiziológiai-csoport; BÖHME et al. 2006), esetleg az arról lefüződött egykori holtágakban élhetett (37. ábra).

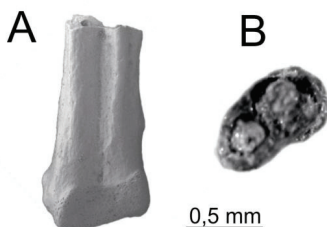
Az iharkúti lelőhelyről előkerült kétéltű csontok tafonómiai jellemzői és a leletek értelmezése paleoökológiai szempontból

Az Anurakra és az Albanerpetontidae-félékre is jellemző az, hogy a tetemük páncél vagy elszarusodott kemény bőr hiányában, vizes környezetben igen gyorsan bomlik, és a legkisebb szállítódás esetén is elemeire esik szét (PINTO LLONA & ANDREWS 1999, VENCZEL 2004), ezért fordulhat elő az, hogy iharkúti lelőhely üledékeiből csak izolált maradványok kerülnek elő. Az iharkúti Albanerpetontidae és béka maradványok általában fekete színűek, mint a lelőhelyről előkerült csontleletek nagytöbbsége. Ez a szín nagy valószínűséggel a bennük maradt szervesanyagnak köszönhető, valamint esetleg a finom eloszlású pirit tartalomnak. A nagyobb csontokban előforduló saját alakú pirit a kétéltű csontokban nem jelenik meg. A kétéltű csontokon nem figyelhető meg az üregek pirittel való kitöltése, és a külső felszín borító piritkéreg is csak kivételes esetekben jelenik meg.

Az Allocaudaták legmasszívabb, legellenállóbb csontjai a premaxilla, maxilla és a dentale, ezért főleg ezek találhatóak meg az iszapolási maradványokban. Ezek a csontok valószínűleg a hosszabb szállítódást is jobban elviselik, de magasságukhoz képest (átlag 1 mm) hosszúak, és így a disztális és proximális végük törékeny, ezért csak egy maxilla anterior vége, néhány premaxilla mediális része és néhány dentale anterior része maradt meg viszonylag épen (pl. 13., 14. és 15. ábrák). A többi koponyacsont, mint például a hiányzó frontale, és különösen a postcranialis csontok rendkívül filigránok, sérülékenyek. A függesztőövek egyes részei sohasem csontosodnak el, hanem az állat egész életében porcosak maradnak (ESTES 1981). A koponyacsontok fennmaradására is igen kis esély van ilyen nagyenergiájú közegben, míg a többnyire porcos függesztőövek teljesen megsemmisülhetnek.

Béka koponyacsontok közül csak néhány töredékes példányt ismerünk a lelőhelyről (22. ábra, A,B). Ennek valószínűleg az lehet az oka, hogy többnyire a békacsontok is igen vékonyfalúak és sérülékenyek. A postcranialis csontok közül a hátsó lábszárcsont töredékek (38. ábra, A,B) és az iliumok a leggyakoribbak (pl. 23. ábra), mindössze egyetlen töredékes lapockát ismerünk eddig (19. ábra, E,F). A békák csigolyái is igen vékonyfalú testtel rendelkeznek, könnyen összeroppanhatnak, és akkor azonosíthatatlan szilánkokra esnek szét. A mellő függesztőöv elemeiről is elmondható ez, sőt egyes elemei, mint például a suprascapula egy része sohasem csontosodik el, hanem az állat egész életében porcos marad (SANCHÍZ 1998). A békák

életmódjából következően a hátsó függesztőöv viszont többnyire igen masszív, erőteljes, legalábbis az acetabuláris régió. Ez igaz általában a hátsó végtagokra is, ennek ellenére combsont eddig még nem került elő. Az iharkútról begyűjtött iliumok egyike sem teljes, de az igen erőteljes felépítésű csípőtárajok nagyrészt megmaradtak a csípőcsontokkal együtt, kivéve a *Discoglossidaek*hoz sorolt példányokat. Ezek a csontok erősebben koptatottak, ezért valószínűleg messzebből szállítottak, mint a *Hungarobatrachus* maradványok. Nagy valószínűséggel magasabb térszínekről kerültek az üledékbe, amire recens analógiák alapján az életmódjukból is lehet következtetni.



38. ábra. Béka lábszárcsont-töredékek a felső-kréta Csehbányai Formációból. A,B: Anura indet. os cruris (MTM V 2008.21.1.) töredékek, A, dorzális nézetben és B, keresztmetszetben.

Az iharkúti felső-kréta lelőhelyen a Csehbányai Formáció három üledéktípusából kerültek elő Lissamphibia leletek. Ezek a durva agyagklasztokból álló bázisbreccsa (Szál-6), a borostyántartalmú sötétszürke aleurolit (Szál 7, 8, 10 és 11) és a vörös paleotalaj. A Szál-1 – Szál-5-ig terjedő feltárásokból jelenleg nem ismerünk kételtű leleteket, azok tafonómiai viszonyaival diplomamunkájában BOTFALVAI (2009) foglalkozott részletesen.

Az agyagklasztos üledékek

Az agyagklasztos rétegben (Szál-6) a csontmaradványok zsebekben, lencsékben gyűltek össze, helyenként vastagabb, nagyobb csontokat is tartalmazva, a Hátszegi-medence lelőhelyeihez hasonlóan (CSIKI et al. 2010), jelezve azt, hogy a közeg szállítási energiája itt lényegesen nagyobb volt, mint a többi üledéktípus esetében. Ezért általában a csontok túlnyomó többsége törött, bár ennek ellenére a

kételtű csontok felülete többnyire sima, és nem látszanak rajta eróziós nyomok. Igaz ez az Albanerpetontidae csontokra is, melyek ebből a rétegből is ismertek, bár lényegesen kisebb számban, mint a békák. A töredezettség ellenére az Albanerpetontidae-félék maradványain kopás nyoma csak ritkán ismerhető fel, azonban szinte mindegyik ide tartozó lelet repedezett, de egyéb deformáció nem található rajtuk. A repedések gyakran kalcittal vannak kitöltve. A *Hungarobatrachus* iliumok laterális díszítése a legtöbb esetben teljesen ép (pl. 25. ábra, C), és a csontok megtartása is kivételesen jó. Ez az ellentmondás azzal oldható fel, hogy ezek a kisméretű csontok lebegve szállíthatóak, és feltehetőleg nem túl nagy távolságra, hiszen a *Hungarobatrachus* nagy valószínűséggel a folyóban élt. A nagyméretű állatok csontjai (pl. krokodilok, dinoszauruszok) általában szenesedett fatörzsek mellől vagy azok alól kerülnek elő (ŐSI 2006). A lelőhelyről előkerült kételtű csontokra ez már így nem igaz, bár néhány hátsó függesztőöv töredék a nagyobb csontok laboratóriumi preparálása során került elő. Az iharkúti békaleletek közül az összes ilium sérült, anterior és poszterior végük egyaránt hiányzik. A hátsó függesztőöv poszterior végét az ischium és a porcos pubis alkotja, melyek minden iharkúti lelet esetében hiányoznak. A lelőhelyről előkerült béka hátsó függesztőövek csípőtarójának dorzális széle is rendkívül vékony, ezért többnyire sérült, csak néhány lelet esetében (pl. 25. ábra, C) látható rövid szakaszokon az eredeti perem. Néhány ilium laterális oldalán látszanak apró repedések és kisebb deformációk, melyek valószínűleg a rétegnomásnak tudhatók be. A lábszárcsont töredékek gyakorisága annak tudható be, hogy a tibia és a fibula összenövéséből származó csont diafizise igen masszív, az epifizisek azonban könnyen letörhetnek. Valószínűleg azért a proximális epifizisek maradnak meg általában, mert a csontnak ez a vége vastosabb, erősebb. A Discoglossidaekhoz és a Pelobatidaekhoz tartozó leletek megtartása lényegesen rosszabb a *Hungarobatrachus* csontoknál tapasztaltnál. Ez valószínűleg azért lehet, mert ez utóbbi csoportok csontmaradványai távolabbról, illetve magasabb térszínekről szállítódva kerülhettek ebbe az üledékbe. A *Bakonybatrachus* holotípus iliumán (MTM V 2010.283.1.) az acetabulum és a pereme, valamint a pars descendens erősen koptatott, a csípőtővis ugyan ép, de a csípőtarój már törött (38. ábra, I). Szintén törött a mediális oldalon az interiliaris tuberculum is. Mindezek arra utalnak, hogy ezek a csontok jelentősebb szállítást viseltek el.

A magas szervesanyagtartalmú borostyános üledékek

A három feltárásból (Szál 7, 8, 10 és 11) származó üledékek jellege nagyon hasonló: csökkent energiaviszonyok között lerakódott finomhomokos aleurolit sok szerves törmelékkel és borostyán-szemcsékkel. A Szál-7 feltárásban azonban inkább a finomhomok dominál és a borostyánból is ebben a rétegben van a legtöbb. A Szál-8 réteg üledéke a legagyagosabb, míg a Szál-10 és 11-es kibukkanásokból származó üledékekre az elszenesedett növényi törmelék és a magvak dominanciája a jellemző. Ezek az üledékek nagyon hasonlítanak a spanyolországi Chera 0 lelőhelyen (Valencia-tartomány, Spanyolország) sötétszürke tavi-mocsári üledékeire (COMPANY et al. 2009b, PEREDA-SUBERBIOLA 2009, COMPANY & SZENTESI 2012), csak lényegesen kisebb a vertikális kiterjedésük és nem meszesek. Különbőség még az is, hogy a Chera 0 lelőhely üledékei csak kevés növényi maradványt tartalmaznak (Julio COMPANY szóbeli közlése). A finom üledék lehetővé tette a csontok fosszilizálódását, de mivel a csontok izoláltak és töredezték, minden bizonnyal elviseltek valamilyen mértékű szállítódást (BOTFALVAI 2009), vagy esetleg egy már korábban lerakódott üledékből halmozódhattak át. Az összesen előkerült öt premaxillából csak egynek ép a mediális széle, de törött a disztális pereme és a búbja, valamint teljesen hiányoznak belőle a fogak. A 28 Albanerpetontidae dentale közül csak egy akad mely 18 töredékes fogat tartalmaz, a családra jellemző 22-24 helyett. Többnyire hiányoznak a fogak, az esetleg meglévők pedig töröttek, kivéve a Szál-7 rétegből előkerült bal dentalet (MTM V 2010.287.1.), melyen két fog is megmaradt és így látható a kúpokat viselő fogcsúcs. A békákat csak lábszárcsont-töredékek képviselik, kivéve egy a Discoglossidaekhoz sorolható szintén töredékes bal angulare (MTM V 2008.31.1.). A csontok színe ebben a rétegben is fekete, vagy sötétbarna, és többnyire finom repedések szövik át őket. Ritkábban jelentkezik a csonttöredékeknél egy világosszürke szín, melyhez a leletek repedezettsége társul. Ezek a csontmaradványok esetleg a felszínhez közel lehettek, és csapadékvíz hatására lúgozódhattak ki. A hasonló jellegű Chera 0 lelőhelyen feltárt szürke, helyenként fekete rétegekből előkerült nagyobb méretű csontok (pl. krokodil, dinoszaurusz) is hasonlóan fekete színűek, de nincs rajtuk pirit kéreg. Ebből az üledéktípusból eddig még nem történt iszapolás (Julio COMPANY szóbeli közlése).

Vörös paleotalaj

Ez az üledéktípus, mely főként talajosodott tarkaagyagokból áll (TUBA et al. 2006, ŐSI & MINDSZENTY 2009), nagyon hasonlít a Nyugat-Európából és a Hátszegi-medencéből is ismert felső-kréta gerinces lelőhelyek üledékeire, melyekből a dinoszaurusz-maradványok mellett számos kétlélű lelet is napvilágot látott. Ezekről a lelőhelyekről előkerült csontok világos színűek és többnyire repedezettek (BOJAR et al. 2005, THERRIEN 2005, PEREDA-SUBERBIOLA 2009, CSIKI et al. 2010), bár a Chera 2 lelőhely sárga-vörös rétegeiből előkerült csontok inkább világosbarnák és bár többnyire apró töredékek (valószínűleg hosszabb szállítódást szenvedhettek el), de ennek ellenére nem törékenyek (COMPANY et al. 2009a,b; COMPANY & SZENTESI 2012). Az iharkúti paleotalajból többnyire csak krokodilfogakat és néhány elszíneződött bordatöredéket ismerünk, valamint egyetlen béka hátsólábszárcsont töredéket (MTM V 2008.33.1.). A lábszárcsont töredéknek csak a diafizise őrződött meg. A színe fehér, a csont felületén repedések nem látszanak. A rétegből előkerült többi lelet is többnyire világos színű, vagy vörösesbarna, csak elvétve található néhány feketeszínű krokodilfog. A bordatöredékek azonban kékes-vöröses színűek, valószínűleg azért, mert a bányafal felszínhez közeli részből került elő és így jobban ki volt téve az időjárási viszonyok változásának. A világosabb szín a csontok kilúgozódására utalhat, mely folyamat akár a közelmúltban is történhetett.

A tafonómiai vizsgálatok alapján nagy valószínűséggel állítható, hogy a területen egykor élt kétlélűek több élőhelytípust is elfoglaltak ökológiai igényeiknek megfelelően. Ezen élőhelyek az egykori üledékképződési helyektől való távolságukkal arányosan több, vagy kevesebb lelettel képviseltetik magukat az iharkúti felső-kréta fosszilis anyagban. Az iharkúti kétlélűek többsége az egykori folyót övező peremi területeken élhetett, bár valószínű, hogy a *Hungarobatrachus* magában a folyóban. A tetemüket az időszakos áradások sodorhatták az agyagklasztos üledékekbe. Ezt az is alátámaszthatja, hogy a nyugodtabb áramlási viszonyok között lerakódott barna aleurolitból nem kerültek elő kétlélű maradványok. A nagy szervesanyagtartalmú borostyános szürke aleurit, mely tocsogókban, időszakos tavacsákban képződhetett (ŐSI & MINDSZENTY 2009), az ártéren élő állatok maradványait őrizhette meg.

A leletek értelmezése paleobiogeográfiai szempontból

Európában az iharkút lelőhellyel együtt 16 olyan késő-kréta gerinces lelőhely van, ahonnan Amphibia (Allocaudata, Caudata és Anura) leletek ismertek (8. és 39. ábrák).

Spanyolország

1. *Chera* (felső-campani – alsó-maastrichti), Valencia, Kelet-Spanyolország: dentale töredékek, *Albanerpetontidae*: indet. (Allocaudata); 1 maxilla-töredék, *Pelobatidae* indet.; és egyéb Anura indet. töredékes fossziliák ismertek lelőhelyről (COMPANY et al. 2009b, COMPANY & SZENTESI 2012).

2. *Laño* (felső-campani –alsó-maastrichti) Baszkföld, Észak-Spanyolország: *Albanerpeton* sp. leletek, *Discoglossidae* indet., *Palaeobatrachidae* indet. töredékes béka fossziliák és Caudata indet. töredékes csontmaradványok (ASTIBIA et al. 1990, DUFFAUD & RAGE 1999).

3. *La Solana* (=Carlet, In: ROČEK 2000; Le Tous, In: COMPANY RODRÍGUEZ 2004) (felső-maastrichti), Valencia tartomány, Kelet-Spanyolország: dentale töredékek, *Albanerpetontidae* indet.; béka *angulare*-, *coracoideum*-, *urostyl*-, lábszárcsont-töredékek, *Discoglossidae* indet.; os ilium-töredék, *Palaeobatrachidae* indet.; *coracoideum*-, és lábszárcsonttöredékek, *Pelobatidae* indet.; és egyéb Anura indet. csonttöredék (COMPANY et al. 2009a).

4. *Blasi 2* (felső-maastrichti), Huesca, Északkelet-Spanyolország: premaxilla, maxilla, frontoparietale, dentale és humerus töredékek, *Albanerpeton* aff. *nexusum*; atlas-, *urostyl*-, ilium-, humerus- és os antebrachi-töredékek, aff. *Paradiscoglossus* (*Discoglossidae*); maxilla-, scapula-, os ilium- és os antebrachi-töredékek, *Palaeobatrachidae* indet. (BLAIN et al. 2010)

5. *Fontllonga* (maastrichti), Lerida, Kelet-Spanyolország, Anura indet. izolált csontmaradványok (LÓPEZ-MARTINEZ et al. 1999, ROČEK 2000).

6. *Moli Vell* (maastrichti), Lerida, Északkelet-Spanyolország, Anura indet. izolált csontmaradványok (ROČEK 2000).

Franciaország

7. Font-de-Benon (alsó-cenomán), Délkelet-Franciaország: 1 jobb scapula, Anura indet. (VULLO & NÉRAUDEAU 2008, VULLO et al. 2011).

8. *Champ-Garimond* (campani), Délkelet-Franciaország: 2 dentale-töredék, és 1 dorzális csigolya, Batrachosauroidea indet. (Caudata) (DUFFAUD 1995, 2000; SIGÉ et al. 1997).

9. *Villeveyrac* (alsó-campani), Dél-Franciaország: 1 frontoparietale töredék, Palaeobatrachidae indet. (Anura) (BUFFETAUT et al. 1996).

10. *La Neuve* (campani), Délkelet-Franciaország: Albanerpetontidae (Allocaudata), Caudata indet., és Anura indet. csontmaradványok egyaránt ismertek a lelőhelyről (DUFFAUD 1995, GARCIA et al. 2000).

11. *Cruzy* (=Massecaps) (kora-maastrichti), Dél-Franciaország: töredékes Albanerpetontidae indet. (Allocaudata) és Discoglossidae indet. (Anura) békaleletek (BUFFETAUT et al. 1999, BUFFETAUT 2005).

12. *Cassagnau* (felső-maastrichti), Dél-Franciaország: töredékes dentalek, Albanerpetontidae indet. (LAURENT et al. 2002).

13. *Peyrecave* (felső-maastrichti), Dél-Franciaország Anura indet.; ?Caudata indet. maradványok (GHEERBRANT et al. 1997).

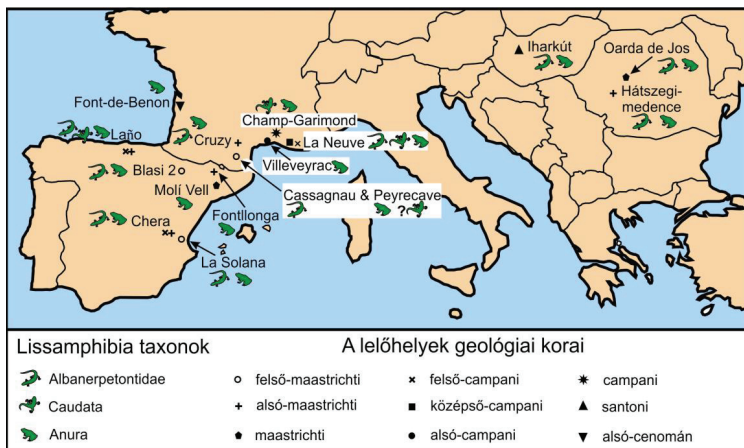
Magyarország

14. *Itharkút* (santoni), Bakony, Észak-Dunántúl: premaxilla-, maxilla- és dentale-töredékek, cf. *Albanerpeton* (Allocaudata: Albanerpetontidae); Anura: maxilla-, angulare-, scapula- és ilium-töredékek, *Bakonybatrachus fedori* (Discoglossidae); töredékes ilium, Discoglossidae indet.; maxilla-töredék, Pelobatidae indet.; os iliumok, os crurisok, *Hungarobatrachus szukacsi* (familia *insertae sedis*, Neobatrachia); és egyéb Anura indet. lábszárcsont-töredékek (SZENTESI 2008, 2009, 2010; SZENTESI & VENCZEL 2010, 2012; ÖSI ET AL. 2012).

Románia

15. *Hátszegi-medence* lelőhelyei (alsó-maastrichti), Erdély, Románia: *Albanerpeton* sp. és *Celtdens* sp. (Albanerpetontidae, Allocaudata), valamint *Hatzegobatrachus grigorescui* (?Discoglossidae), és *Paralatonia transylvanica* (Discoglossinae, Discoglossidae), *Eodiscoglossus* sp. (Discoglossidae) békák ismertek a területről (GRIGORESCU et al. 1999, DUFFAUD 2000, FOLIE et al. 2002, CODREA et al. 2002, SMITH et al. 2002, VENCZEL & CSIKI 2003, FOLIE & CODREA 2005, CSIKI et al. 2008, GRIGORESCU 2010).

16. *Oarda de Jos* (maastrichti), Erdély, Románia: Albanerpetontidae indet., Anura indet. töredékes csontmaradványok (CODREA et al. 2010).



39. ábra. Az európai felső-kréta kételtű lelőhelyek és azok fauna-összetétele.

A fenti felsorolásból látható, hogy az Albanerpetontidae család tagjaihoz tartozó leletek jelenleg 10 európai lelőhelyről ismertek (39. ábra). Európában az albai végétől egészen a campaniig nem kerültek elő a családba sorolható fossziliák, egészen az iharkúti leletek felfedezéséig. Ezzel ellentétben Észak-Amerikában az albai elején jelentek meg, és fennmaradtak egészen a paleocén végéig (GARDNER 2000) (6. ábra). Ennek kereshetjük az okát az üledékképződési különbségekben is. Észak-Amerika nagy része szárazulat volt a kréta folyamán, míg Európát sekély epikontinentális

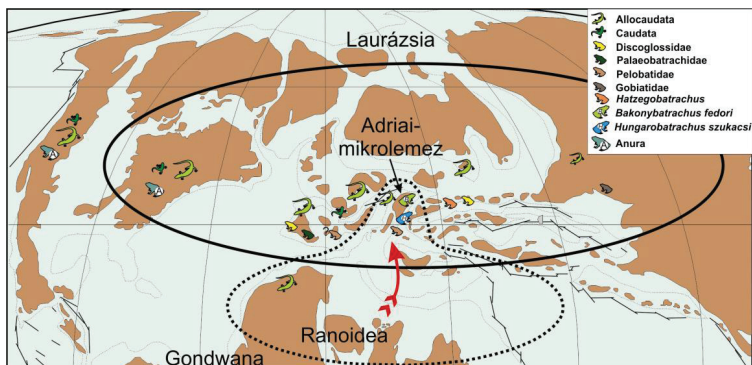
tenger borította már a liásztól, melyből szigetként álltak ki időnként egyes magasabb területek (HAAS & JOCHA-EDELÉNYI 1979).

Az iherkúti *Albanerpetontidae* leletek nagy valószínűséggel az európai felsőkrétában oly gyakori *Albanerpeton* genushoz tartoznak. Az *Albanerpetontidae* családot európai eredetűnek tartják, hiszen képviselői már a középső-jurában megjelentek Európa területén (EVANS & MCGOWAN 2002) és számos kora-kréta lelőhelyről is ismertek (EVANS & MILNER 1996, MCGOWAN 2002, BUSCALIONI et al. 2008). Egyes képviselőik átjutottak Észak-Afrikába (Marokkó) is, ahol kialakult az *Anoualerpeton* genus, mely felépítésben jelentősen eltér az eurázsiai *Albanerpetontidae*-féléktől (GARDNER et al. 2003). A bakonyi cf. *Albanerpeton* leletek jelentősége abban áll, hogy ebben a geológiai mércével változékony ösföldrajzi környezetben hiánypótló adatokat szolgáltathatnak az *Albanerpetontidae* családon belül bekövetkező evolúciós változásokról, valamint a család paleobiogeográfiai elterjedéséről az európai cenomán és santoni között eltelt időszakban.

A *Caudata* leletek az európai felső-krétából igen ritkák, mindössze három lelőhelyről (Laño, Le Neuve és Champ-Garimond) van biztos adatunk róluk, és van egy bizonytalan maradvány a dél-franciaországi Cassagnau-ból (39. ábra) (ASTIBIA et al. 1990, DUFFAUD 1995, 2000; GHEERBRANT et al. 1997, DUFFAUD & RAGE 1999, GARCIA et al. 2000). Anglia középső-jurájából (bath) ismerjük a legidősebb *Caudata*khöz sorolható leleteket (METCALF et al. 1992, EVANS & MCGOWAN 2002), de a kora-krétában is viszonylag gyakoriak voltak (ROČEK 1994b, EVANS & MILNER 1996, SÁNCHEZ-HERNÁNDEZ et al. 2007).

Az európai késő-krétából 15 lelőhelyről kerültek elő békaleletek (39. ábra). A fejezet elején található felsorolásból kitűnik, hogy a *Discoglossidae*, *Palaeobatrachidae*, és a *Pelobatidae* családokba tartozó taxonok jellemzik az európai késő-kréta béka faunát (ASTIBIA et al. 1990, DUFFAUD 1995, BUFFETAUT et al. 1996, GHEERBRANT et al. 1997, BUFFETAUT et al. 1999, DUFFAUD & RAGE 1999, GRIGORESCU et al. 1999, DUFFAUD 2000, GARCIA et al. 2000, CODREA et al. 2002, FOLIE et al. 2002, LAURENT et al. 2002, VENCZEL & CSIKI 2003, BUFFETAUT 2005, FOLIE & CODREA 2005, CSIKI et al. 2008, VULLO & NÉRAUDEAU 2008, COMPANYY et al. 2009a,b; BLAIN et al. 2010, CODREA et al. 2010, GRIGORESCU 2010). Ezen családok közül a *Discoglossidae* az *Archaeobatrachi*khöz (primitív békák) a *Palaeobatrachidae* és a *Pelobatidae* pedig a *Mesobatrachi*khöz (átmeneti formák)

tartoznak, melyeket laurázsiai eredetűnek tartanak (pl. HOEGG et al. 2004, FROST et al. 2006). Az iharkúti lelőhelyről ezen családok közül eddig csak a Discoglossidae és a Pelobatidae család jelenlétét sikerült teljes biztonsággal kimutatni. Azonban így is látható, hogy a lelőhely békafaunájának összetétele családszinten vizsgálva nagyon hasonló más európai késő-kréta lelőhelyekéhez. Új elem, hogy az egykori iharkúti területen megjelenő *Hungarobatrachus* a Neobatrachia alrend (modern békák) képviselője. FELLER & HEDGES (1998) szerint a Pangea szuperkontinens feldarabolódásának kezdetén a szalamandra-félék és az Archaeobatrachiához tartozó békák Lauráziában rekedtek, míg a Gymnophyona rend és a Neobatrachia alrend képviselői Gondwanán (40. ábra). Széleskörűen elfogadott (SAVAGE 1973, FELLER & HEDGES 1998, BIJU & BOSSUYT 2006), hogy az első Ranoideak (Neobatrachia)



40. ábra. A késő-kréta laurázsiai és gondwanai eredetű kétlélű-faunák és kapcsolatuk egymáshoz. (A vörös nyíl a Ranoideak feltételezett vándorlási irányát mutatja.)

Észak-Afrikában alakultak ki és a legkorábbi előfordulásuk Szudán albai-cenomán időszakára tehető (BÁEZ & WERNER 1996) (40. ábra). A mezozoikum és a paleogén során a Tethys-óceán elválasztotta Afrikát Euráziától, egészen addig, míg a késő-eocénben az afro-arábiai lemez össze nem ütközött az eurázsiai kontinenssel (pl. VAN YPEREN et al. 2005). Valójában igazi földhíd-szerű kapcsolat Afrika és Ázsia között először a kora-miocénben létezett (pl. RÖGL 1999, RAGE & ROČEK 2003). A Tethys tengeri akadályt képezhetett a Neobatrachiak Európába vándorlása előtt, de feltételezhetően legalább két féle módon következhetett be. Az egyik ilyen lehetőség

az úgynevezett apuliai út volt, mely nem folytonos szárazföldi összeköttetést biztosított a Tethysen keresztül Afrika, Európa és Délnyugat-Ázsia között (pl. RAGE 2002, RAGE & ROČEK 2003). Afrika és Európa között a szigetek „lépőkövekként” szolgálhattak néhány szárazföldi és édesvízi gerinces csoport (Bothremyidae teknősök, Madtsoiida kígyók, Abelisauridae dinoszauruszok) számára vándorlásuk során (pl. PEREDA-SUBERBIOLA 2009).

A Laurázsia és Gondwana közötti faunacserék fosszilis bizonyítékai főleg a campani és mastrichti emeletekre korlátozódnak (pl. GHEERBRANT & RAGE 2006). Ha a Neobatrachiak az apuliai utat használták a Tethysen keresztül Európába, akkor lelőhelyről előkerült *Hungarobatrachus* maradványok azt valószínűsítik, hogy már a santoniban szárazföldi kapcsolat lehetett a két kontinens között, vagy esetleg már korábban. A földhíd meglétére utalnak az iharkúti faunában megtalálható egyéb gondwanai elemek is, mint például a Sebecosuchia krokodilok (*Doratodon*) (ŐSI & RABI 2006, RABI 2009), valamint a területen karomleletek formájában előforduló Abelisauridae (ŐSI et al. 2007a), és a scapulocoracoid alapján leírt *Pneumatraptor fodori* (Paraves) ragadozó dinoszauruszok (ŐSI et al. 2010a). Ez azt jelzi, hogy az egykori gondwanai állatok számára nem volt elérhetetlen távolságban ekkoriban Laurázsia, és a kontinensek között húzódo szigetcsoportok elősegíthették az állatok vándorlását (pl. SCALERA 2007).

Széles körben tényként fogadják el azt, hogy a kétéltűek szaporodása édesvízhez kötött, sőt a legtöbb kétéltű kifejlett korában sem tud a kiszáradás veszélye nélkül eltávolodni a víztől. Mivel a bőrlégzés is jelentős a kétéltűek életében, így nem vízhatlan a kültakarójuk, ezért sokáig úgy gondolták, hogy a sós tengervízben elpusztulnak, tehát nem tudnák saját erejükből a tengeri szigeteket elérni (pl. QUAMMEN 1996, YIMING et al. 1998, WU et al. 2006, MEASEY et al. 2007). Már az 50-es években Észak-Amerikában végzett biológiai vizsgálatok rámutattak arra a tényre, hogy vannak olyan kétéltűek, amelyek bizonyíthatóan tengeren átkelve jutottak mai élőhelyükre (pl. KATZ 1981). Az 1970-es évek közepétől vizsgálták a különböző békák sótűrését, köztük valódibéka-félékét (*Rana ridibunda*, *R. pipiens* és *R. catesbeiana*) is. A vizsgálatok kimutatták, hogy a békák elviselik a csökkentsósvízi körülményeket, egyesek akár hetekre is (pl. *R. ridibunda*), míg egyes fajok (pl. *Bufo viridis*) akár az extrém sós vízi környezetet is elviselik napokig (pl. KATZ 1975, PARSONS & WADE 1982). Az indonéziai szigetvilágban és a Maláj-félsziget környékén lévő szigeteken élő rákászbéka (*Rana cancrivora*) brakkvízben fordul elő,

sőt az ebihalai is sőtűrőek (SCHMIDT-NIELSEN & LEE 1962). Kutatások kimutatták, hogy 52 Lissamphibia faj vagy alfaj (békák, varangyok és szalamandrák) rendszeresen felsős vagy sós vízben él, vagy időnként bevándorol a partmenti vizekbe (pl. SCHMIDT-NIELSEN & LEE 1962). Ezen recens analógiák alapján valószínűsíthető, hogy az ősbib kétélűek között is előfordulhattak olyan fajok, melyek sőtűrőek voltak, vagy akár petéik, ebihalaik is hosszabb-rövidebb ideig elviselheték a sós vizet, és akár úszva, a tengeráramlatok segítségével is átjuthattak egyik szigetről a másikra.

A kétélűek azonban más módon, különböző szerencse utak (tutajozás, szélvihar és esetleg pete formájában a madarak lábához tapadva) révén is átjuthattak Európába (pl. QUAMMEN 1996, WU et al. 2006). A vízfelszínen sodródó növényi törmeléken „tutajozó” vagy a tájfun által levegőbe emelt békák esete mutatja azt, hogy a békák, vagy egyéb kistestű állatok így is átjuthatnak egyik szigetről a másikra (pl. SCHOENER & SCHOENER, 1984, YIMING et al. 1998, VENCES et al. 2003, 2004.; MEASEY et al. 2007). Hasonló lehetőség a madarak lábához tapadó petékkal való elterjedés, melynek ma is számos példája tapasztalható. A különböző vízimadarak a sekély vízben keresik táplálékukat, ott ahol a kétélűek lerakják petéiket, így azok könnyen a lábukra tapadhatnak és mikor a madár továbbrepül egy másik tóhoz vagy mocsárhoz „átköltöztetheti” a kétélű fauna egyes elemeit (pl. MEASEY et al. 2007). Vannak olyan békák is, melyek a nedves talajra (pl. *Eleutherodactylus*) (pl. HOGART 1969) vagy mohaszőnyegbe rakják petéiket (pl. *Oreophrynae*) (pl. KRAUS & ALLISON 2009). Előbbiek könnyen bekerülhetnek a földön fészkelő madarak tollzatába, míg utóbbiakat a nagyobb szélviharok is elsodorhatják. Olyan madár, mely képes lehetett erre, ismert az iharkúti lelőhelyről. Két primitív *Enanthiornithes* faj is élt a területen a késő-krétában. Ezek közül az egyik, a tarsometatarsusa alapján vízi életmódot folytatott, ölyv nagyságú madár volt (DYKE & ŐSI 2010), mely képes lehetett a peték ilyen módú szállítására. Ezekben az esetekben is érvényes azonban az a megállapítás, hogy minél messzebb van a sziget a szárazföldtől vagy a szomszédos szigettől, annál inkább csökken a sikeres kolonizáció lehetősége (pl. QUAMMEN 1996, YIMING et al. 1998, SEPPÄ & LAURILA 1999, MEASEY et al. 2007). Az iharkúti békák anatómiai adottságaik alapján képesek lehettek szigetek közti csatornák átszelésére akár úszva is, de azt nem tudhatjuk, hogy valóban sőtűrőek voltak-e. A lelőhelyről ismert növényi mezofosszíliaik (pl. magvak és termések) vizsgálati eredményei alapján az egykori környezet egyértelműen édesvízi volt, sőt a vizsgálatok szerint Csehányai

Formációval heteropikus Ajka Kőszén Formáció üledékei is édesvízi környezetben rakódtak le (BODOR & BARANYI, in press).

Mivel a lelőhelyről leírt *Hungarobatrachus* a Neobatrachia alrend első ismert képviselője Európában, és nem sorolható egyetlen ismert családba sem, ezért előfordulhat az, hogy a területet korábban kolonizáló faj vagy fajok fejlődtek tovább az úgynevezett szigethatás révén (pl. QUAMMEN 1996, YIMING et al. 1998, WU et al. 2006). Nem zárható ki az a lehetőség sem, hogy már korábban, egy másik szárazföldi területen kialakult egy hasonló, összenőtt iliummal rendelkező békafaj, melynek előnyös tulajdonságai (jó úszó és esetleg ugró) képessé tették az egykori iharkúti terület kolonizációjára.

Már a liasztól kezdve sekély epikontinentális tenger borította el a mai Nyugat-, Közép- és Kelet-Európa nagy részét, melyből kontinentális szigetek emelkedtek ki, ezek egyikén képződhetett a Csehbányai Formáció is (pl. HAAS & JOCHA-EDELENYI 1979). A terület flórájának és faunájának evolúcióját ez nagyban befolyásolta. Az ilyen szigeteken az úgynevezett kontinentális sziget-fauna szokott létrejönni, mely valaha a kontinens összefüggő szárazföldi faunájának volt a tagja, de annál jóval egyszerűbb összetételűvé vált (pl. QUAMMEN 1996, YIMING et al. 1998). A szigetek az evolúció különös színterei, többnyire felgyorsítják, vagy esetleg éppen hogy lelassítják a folyamatát. Gyakori a törpenövés, de olykor a kétélűeknél, a hullóknél vagy a rágsálóknál pontosan az ellenkezője következik be (pl. QUAMMEN 1996, EVANS et al. 2008). Amint szigetté lesz a terület, a fajok elterjedési területe hullámvá válik, ezért az egyes faunák visszahúzódó tagjai kihalhatnak, míg mások elszaporodhatnak. A szárazföld felől előrenyomuló fajok egyre nehezebben érhetik el a kialakult szigetet, minél inkább távolabb kerül a szárazföldtől (pl. YIMING et al. 1998, WU et al. 2006). A szigetek benépesülését vizsgálta az 1960-as években a Szumátra és Jáva közötti vulkáni sziget, Anak-Krakatau példáján MACARTHUR & WILSON (1967). Tapasztalataik alapján már a sziget kiemelkedésének évében megjelentek az első pókok, a következő évben megjelentek az első növények, majd követték őket a hullók. A sziget mintegy 50 év alatt teljesen beerdősült és benépesült a környező nagyobb szigetekről származó flóra és faunaelemekkel. Ezek a hatások szerepet játszhattak az iharkúti gerinces fauna kialakulásában, hatást gyakorolva a laurázsiai eredetű faunára is, mellyel az új elemek (pl. *Hungarobatrachus*) keveredtek.

Az európai késő-kréta lelőhelyek jellemző béka családja a Discoglossidae, mely csoporthoz tartozó maradványok az iharkúti lelőhelyről is előkerültek (lásd a fejezet elején található felsorolást). A Pelobatidae család képviselői eddig csak két spanyolországi lelőhelyről (Chera és La Solana) ismertek Iharkúton kívül néhány rossz megtartású maradvány révén (COMPANY et al. 2009a,b; COMPANY & SZENTESI 2012). Fontos azonban azt megemlíteni, hogy az egyes állatfajoknak más és más természeti környezet jelenthet akadályt egy terület kolonizációjakor (pl. QUAMMEN 1996).

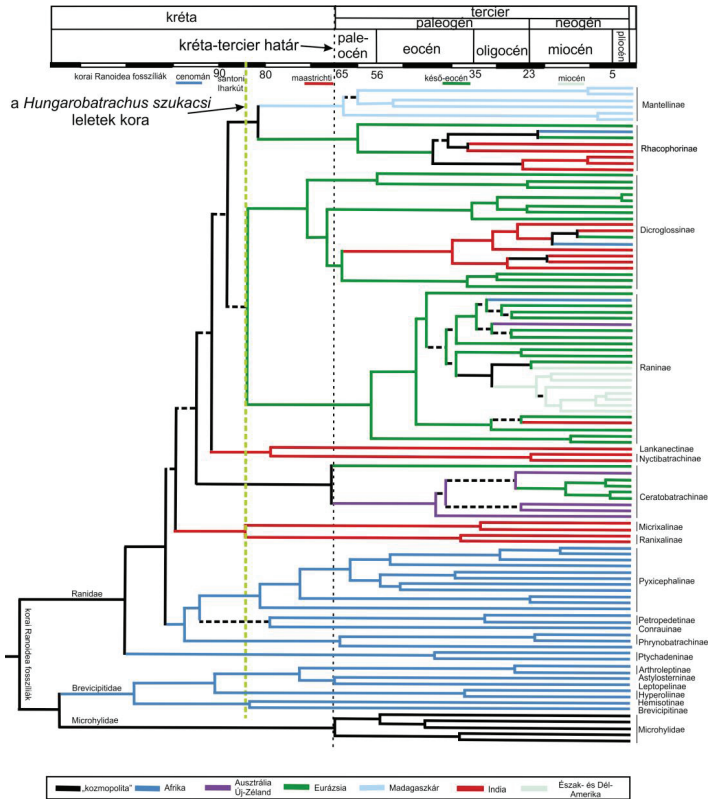
Az iharkúti *Bakonybatrachus* (Archaeobatrachia) nagyobb hasonlóságot mutat a középső-jura Purbeck Mészköből (Anglia) előkerült leletekhez (EVANS & MCGOWAN 2002), mint spanyolországi leletekhez vagy a Hátszegi-medencéből leírtakhoz (VENCZEL & CSIKI 2003, FOLIE & CODREA 2005, BLAIN et al. 2010). A *Hungarobatrachus* viszont már egy jóval fejlettebb csoportot (Neobatrachia) képvisel azoknál (SZENTESI & VENCZEL 2010). A lelőhelyről előkerült egyéb kontinentális faunaelem legnagyobb része laurázsiai eredetet mutat, bár jóval primitívebbek a hasonló korú európai vagy a felső-krétából származó észak-amerikai rokonaiknál. Az Iharkútról előkerült heterodont Eusuchia krokodil közel 40 millió évvel fiatalabb legközelebbi rokonánál, a dél-angliai, barremi korú *Hylaeochampsánál*. Ugyanígy primitív karakterek megléte igazolható a *Hungarosaurus tormai* Ősi, 2005 esetében is, mely körülbelül 30 millió évvel fiatalabb hasonló fejlettségű észak-amerikai rokonainál (ŐSI & RABI 2006, ŐSI et al. 2007b).

A barremi–apti idején létezett egy észak-amerikai–európai faunaprovincia, melynek egyes elemei a nyugat- és majd később kelet-európai, ezt követően mediterrán területekre jutottak el, ahol később elszigetelődtek, és megőrizték korábbi primitív jellegeiket, mialatt az eredeti észak-amerikai fauna átalakult, és jóval fejlettebb taxonok jelentek meg (ŐSI & RABI 2006). A primitív bélyegek fennmaradása azzal magyarázható, hogy időközben azok a területek, melyekre a szóban forgó szárazföldi állatok bevándoroltak, tengerelöntés miatt elszigetelődtek (QUAMMEN 1996) (pl. Iharkút, Hátszegi-medence) egyre inkább megnehezítve, majd később lehetetlenné téve a későbbi bevándorlók számára a kolonizációt, elősegítve ezzel a primitívebb taxonok fennmaradását (BENTON et al. 2010). Ez adhat magyarázatot arra a kérdésre, hogy miért nem kerültek elő az iharkúti lelőhelyről Sauropoda és Hadrosauria dinoszauruszok, holott mindkét csoport ismert a Hátszegi-medencéből (maastrichti), és a Hadrosauriak Észak-Olaszországból (santoni) is (pl.

ŐSI & RABI 2006, PEREDA-SUBERBIOLA 2009, GRIGORESCU 2010). Bár a Ceratopsiaknak (*Ajkaceretops kozmai* ŐSI, BUTLER et WEISHAMPEL, 2010) valahogy sikerült a távol-keleti területekről az egykori iharkúti területre vándorolni (Ősi et al. 2010b). A beszűkülő élettér és az inváziós fajok hiánya okozhatta mind a primitív jellegek fennmaradását (pl. YIMING et al. 1998, WU et al. 2006), mind a területen talált szárazföldi állatok (főleg dinoszauruszok) méretének csökkenését és feltehetően az egészen különleges életmódú állatok, mint a kistermetű heterodont krokodil kialakulását is (ŐSI & RABI 2006).

A három ma is élő kétéltű rend (Gymnophyona, Caudata, Anura) közül az Anurak a legsikeresebbek, a legnagyobb a faji diverzitásuk és a legszélesebb a paleogeográfiai elterjedésük. Az európai felső-krétában a mára már kihalt Albanerpetontidaek (Allocaudata) voltak a legsikeresebbek, míg a Caudatak csak néhány lelőhelyről ismertek (39. ábra). Összehasonlítva a lábatlan és a farkos kétéltűekkel, a békák sokkal könnyebben fosszilizálódnak, bár ez elsősorban az igen masszív iliumra és lábszárcsontokra értendő. A legkorábbi béka leletek (7. ábra) Madagaszkár (*Triadobatrachus massinoti*) és Lengyelország alsó-triász rétegeiből (*Czatkobatrachus polonicus*) kerültek elő (RAGE & ROČEK 1989, RAGE 2006, EVANS & BORSUK-BIALYNICKA 1998, 2009), tehát Gondwana és Laurázia területén is jelen voltak már ebben az időszakban. A modern kétéltűek diverzitása ROELANTS et al. (2007) molekuláris analízise alapján nagyon alacsony volt és stagnált a jura és a kora-kréta közötti (~ 200-100 Ma) időszakban, és csak a késő-krétában (~ 100-80 Ma) kezdett el növekedni, majd a kréta legvégén jelentős mértékben megugrik a növekedés nagysága (41. ábra). A kétéltűek felgyorsult evolúciója a késő-krétában a környezet megváltozásával függhet össze (ROELANTS & BOSSUYT 2005), ugyanis ekkor válnak dominánssá az erdőkben a zárvatermő növények (SCHNEIDER et al. 2004) és ehhez kapcsolódva a fő rovarcsoportok radiációja is ekkor történt meg (MCKENNA & FARREL 2006, MOREAU et al. 2006). VAN DER MEIDEN et al. (2005) molekuláris filogenetikai tanulmányában a Ranoidea főcsalád körülbelül 90 millió évvel ezelőtt alakulhatott ki és első adaptív radiációjuk Afrikában következhetett meg mintegy 85,8-73 millió évvel ezelőtt. Ezek a becslések azt sugallják, hogy a Ranoideak, beleértve a *Hungarobatrachus* őst is, ekkor már elterjedhettek Afrikában, és így a santoniban, vagy akár korábban a Tethysen keresztül eljuthattak Európába is (SZENTESI & VENCZEL 2010).

A *Hungarobatrachus szukacsi* hátsó lábszárcsontok elcsontosodott epifizise olyan tulajdonság, ami a mai modern békáknál már nem található meg, hanem teljes mérték-



41. **ábra.** A Ranoidea evolúció és radiáció molekuláris időskálája a filogenteikai kapcsolatok, valamint a kontinensek feltüntetésével (BOSSUYT et al. 2006 nyomán módosítva).

ben porc helyettesíti azt. Ez a mai békák összes végtagscsontjára igaz, kivéve a humerus disztális és az os antebrachii proximális végét (BAILON 1999). A mai békák többi csontja, beleértve a csöves csontok falát is, lényegesen vékonyabb. Ennek alapján valószínűsíthető, hogy a békák csontjai az evolúció során úgy változtak, hogy a tömegük csökkenjen, és ezáltal az állat testtömege is kisebb legyen, mely a mozgásnál előnyös számára (pl. KARGO et al. 2002, HUDSON et al. 2004).

Összefoglalás

Munkám során az iharkúti (Bakony) késő-kréta gerinces lelőhely kétéltű faunájának átfogó taxonómiai, funkcionális anatómiai, tafonómiai, paleoökológiai és paleobiogeográfiai vizsgálatát végeztem el.

A mikrogerinces maradványok üledékből való kinyerésére tovább finomítottam FREEMAN (2010) módszerét, melynek, ezáltal megnőtt hatékonysága, környezetkímélő és a terepen is könnyebben használható lett.

Kimutatható volt a lelőhelyről Albanerpetontidae család (Allocaudata) jelenléte, melyen belül cf. *Albanerpeton* A és B taxonok volt elkülöníthetők. Ezek közül a cf. *Albanerpeton* B az eddig ismert legnagyobb méretű Albanerpetontidae. Az Anurak mindhárom alrendjének (Archaeo-, Meso- és Neobatrachia) képviselői megtalálhatóak a lelőhelyen. Két békacsalád, a Discoglossidae és a Pelobatidae jelenléte is bizonyítást nyert. A Discoglossidae családon belül új genus új faj, a *Bakonybatrachus fedori* került leírásra. A Neobatrachiakat egy család szinten nem besorolható új genus és faj, a *Hungarobatrachus szukacsi* képviseli. A morfológia alapján elkülönített *Hungarobatrachus szukacsi* var. A és B változatokat az izombenyomat-vizsgálat alapján nem indokolt új fajokként elkülöníteni. Az eltérések nagy valószínűséggel egyedfejlődési különbségekből ered.

A békák mozgásmódjainak vizsgálata során sikerült kimutatni, hogy a *Bakonybatrachus* bár hasonló izomfelépítésű, mint a többi Discoglossidae, de azoknál erőteljesebb combfeszítő izommal rendelkezett, tehát valószínűleg jobb úszó és ugró volt. A *Hungarobatrachus* izomzata az iliumának morfológiájával összhangban rendkívüli mértékben specializált lehetett. Hasonlóságot mutat a jól ugró Ranidaé, és a jól úszó Pipidae békákéhoz egyaránt, de nagymértékben eltér az úgynevezett szemiakvatikus békák csípőizom-rendszerétől.

Az anatómiai bélyegeik és a recens analógiák alapján az egykori iharkúti ártéri területen különböző életmódokhoz alkalmazkodott kétéltűek éltek.

Az iharkúti kétéltű fauna összetételét összehasonlítva az irodalomban fellelhető paleobiogeográfiai adatokkal jól látható, hogy kevert, laurázsiai és gondwanai eredetű elemeket is tartalmaz. A gondwanai eredetű *Hungarobatrachus* (Neobatrachia) a csoport legidősebb előfordulása az európai kontinensen.

Abstract

In this work a detailed study on taxonomy, taphonomy, palaeoecology, palaeobiology and palaeobiography of the lissamphibian fauna from the Late Cretaceous (Santonian) Iharkút locality (Bakony Mts, Hungary) is elaborated.

I have improved Freeman's (2010) method of extraction of microfossils from screen washed deposits. My new technique is more effective, environmentally sound and it is easier to use in the fieldworks.

By taxonomical studies the presence of the family *Albanerpetontidae* (Allocaudata) was demonstrated. In this family two species cf. *Albanerpeton* A and B were separated. The cf. *Albanerpeton* B is the largest known albanerpetontid. Anuran remains from the locality represent three suborders of Anura (Archaeo-, Meso- and Neobatrachia). The *Bakonybatrachus fedori* novum genus et species is assigned to the family Discoglossidae and the *Hungarobatrachus szukacsi* novum genus et species (family incertae sedis) probably belongs to the Neobatrachia. Based on the morphology and the muscle insertations of the ilia two more variations of the *Hungarobatrachus szukacsi* (var. A and B) could be distinguished. They were more probably of different of age. There are also indetermined frog remnants from Discoglossidae and Pelobatidae.

Study on the locomotory techniques of the iharkutian frogs managed to demonstrate that the pelvic musculature system of *Bakonybatrachus* is similar to other discoglossids, but its m. iliacus internus (pars externa) was more robust, consequently it was better swimmer and jumper. The pelvic musculature system of *Hungarobatrachus* is extraordinary altered in tune with the morphology of its ilium. It shows similarity equally with the good jumper ranids and the strong swimmer pipids as well but it differs strong from the pelvic musculature system of the semi-aquatic frogs.

Based on theirs anatomical characters and on recent analogies the amphibians from Iharkút may have been linked to different habitats of the formed river system.

The composition of the Iharkutian amphibian fauna shows mixed origin with both Laurasian and Gondwanan taxa. The Gondwana related *Hungarobatrachus* is the earliest appearance of the neobatrachians in Europe.

Köszönetnyilvánítás

Köszönettel tartozom témavezetőmnek, DR. GÖRÖG Ágnesnek, aki mindenben a segítségemre volt és számos hasznos tanáccsal látott el. Hálás vagyok konzulenseimnek DR. VENCZEL Mártonnak és DR. ŐSI Attilának a szakmai segítségért és a sok biztatásért. Külön köszönet illeti DR. BÓKA Károlyt a kiváló elektronmikroszkópos képek elkészítéséért. Köszönöm DR. SZENTE Istvánnak a molluska faunáról nyújtott fontos információkat. Köszönettel tartozom BODOR Emese Rékának, BARANYI Viktóriának és DULEBA Mónikának a lelőhely flórájával kapcsolatos információkért. Köszönet illeti Julio COMPANYT (Universidad Politécnica de Valencia, Spanyolország), amiért lehetőséget nyújtott az általa gyűjtött spanyolországi felső-kréta kételtű maradványok vizsgálatára és összehasonlításra az iharkúti anyagokkal. Köszönöm Andreas SCHMITZnek és Lionel CAVINnek (Muséum d'Histoire Naturelle, Genf, Svájc), hogy lehetőséget nyújtottak a Genfi Természettudományi Múzeum recens és fosszilis kételtűinek tanulmányozására. Köszönöm az ŐSLÉNYTANI TANSZÉK és az MTA-MTM-ELTE PALEONTOLOGIAI KUTATÓCSOPORT munkatársainak a támogatást. Külön köszönettel tartozom mindazoknak, akik az elmúlt évek ásatásain a leletek begyűjtésében és az iszapolási munkálatokban részt vettek, valamint ŐSI Jánosnak és GULYÁS Péternek az iszapoló állvány elkészítéséért. Köszönettel tartozom HAJDÚ Zsófinak és CSÉFÁN Tündének, amiért felajánlották elhullott békáik csontvázeit.

A kutatásokat támogatta: MAGYAR TERMÉSZETTUDOMÁNYI MÚZEUM, BAKONYI BAUXITBÁNYA ZRT., GEOVOLÁN, NATIONAL GEOGRAPHIC SOCIETY (Grant-No. 722802), JURASSIC FOUNDATION, OTKA PD 75021 és NF 84193 pályázata, PRO RENOVANDA CULTURA HUNGARAE ALAPÍTVÁNY, HANTKEN MIKSA ALAPÍTVÁNY, TÁMOP 4.2.2./B-10/1-20110-0030, MOL NYRT., CSODÁK PALOTÁJA, AQUAPLUS ZRT., VITAPRESS KFT., UNIVER NYRT., EUROPHARMA ZRT., PISZKE PAPÍR NYRT., TECHNOFORM ZRT., FÁRSZER E.C., FERROKÉMIA NYRT., BALFI NYRT., LIGHT TECH ZRT., T, ELTE NÖVÉNYSZERVEZETTANI TANSZÉK, KAPOSVÁRI EGYETEM, AJKA VÁROS ÖNKORMÁNYZATA, PÁPA VÁROS ÖNKORMÁNYZATA és TŰZOLTÓSÁGA, NÉMETBÁNYA község önkormányzata, továbbá sok más cég, intézmény és magánszemély.

Hivatkozott irodalom

- AHN, A.N., MONTI, R.J. & BIEWENER, A.A. 2003. *In vivo* and *in vitro* heterogeneity of segment length changes in the semimembranosus muscle of the toad.– *Journal of Physiology* 549(3): 877-888.
- ASTIBIA, H., BUFFETAUT, E., BUSCALIONI, A.D., CAPPETTA, H., CORRAL, C., ESTES, R., GARCIA-GARMILLA, F., JAEGER, J.J., JIMENEZ-FUENTES, E., LE LEOUFF, J., MAZIN, J.M., ORUE-ETXEBARRIA, X., PEREDA-SUPERBIOLA, J., POWELL, J.E., RAGE, J.-C., RODRIGUEZ-LAZARO, J., SANZ, J.L. & TONG, H. 1990. The fossil vertebrates from Laño (Basque Country); new evidence on the composition and affinities of the Late Cretaceous continental faunas of Europe.– *Terra Nova* 2: 460-466.
- AZIZI, E. & HORTON, J.M. 2004. Patterns of axial and appendicular movements during aquatic walking in the salamander *Siren lacertina*.– *Zoology* 107: 111-120.
- AZIZI, E., LANDBERG, T. & WASSERSUG, R.J. 2007. Vertebral function during tadpole locomotion.– *Zoology* 110: 290-297.
- AZIZI, E. & ROBERTS, T.J. 2010. Muscle performance during frog jumping: influence of elasticity on muscle operating lengths.– *Proceedings of the Royal Society B* 277: 1523-1530.
- BÁEZ, A.M., MOURA, G.J.B. & GÓMEZ, R.O. 2009. Anurans from the Lower Cretaceous Crato Formation of northeastern Brazil: implications for the early divergence of neobatrachians.– *Cretaceous Research* 30: 829-846.
- BÁEZ, A.M., MUZZOPAPA, P. & NICOLI, L. 2007. Anurans from the Candeleros Formation (?Cenomanian – Turonian) of west-central Argentina: new evidence for pipoid evolution.– *Cretaceous Research* 28: 1005-1016.
- BÁEZ, A.M. & SANCHIZ, B. 2007. A review of *Neusibatrachus wilfertii*, an Early Cretaceous frog from the Montsec Range, northeastern Spain.– *Acta Paleontologica Polonica* 52(3): 477-487.
- BÁEZ, A.M., TRUEB, L. & CALVO, J.O. 2000. The earliest known pipoid frog from South America: A new genus from the Middle Cretaceous of Argentina.– *Journal of Vertebrate Paleontology* 20(3): 490-500.
- BÁEZ, A.M. & WERNER, C. 1996. Presencia de anuros ranoideos en el Cretácico de Sudan.– *Ameghiniana* 33: 1-460.

- BAILON, S. 1999. Différenciation ostéologique des Anoures (Amphibia, Anura) de France.– In: Desse, J. & Desse-Berset, N. (eds.), *Fiches d'ostéologie animale pour l'archéologie* série C, Varia , Centre de Recherches Archéologiques du CNRS: 1-38.
- BASZIO, S. 2008. Information from Microvertebrate Localities: Potential and Limits. In: Vertebrate microfossil assemblages – Their role in paleoecology and paleobiogeography, SANKEY, J.T & BASZIO, S. (eds.), Indiana University Press: 3-8.
- BENTON, M.J., CSIKI Z., GRIGORESCU, D., REDELSTORFF, R., SANDER, P.M., STEIN, K. & WEISHAMPEL, D.B. 2010. Dinosaurs and the island rule: The dwarfed dinosaurs from Hațeg Island.– *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 293(3-4): 438-454.
- BIJU, S.D. & BOSSUYT, F. 2003. New frog family from India reveals an ancient biogeographical link with the Seychelles.– *Nature* 425: 711-714.
- BLAIN, H.-A., CANUDO, J.-I., CUENCA-BESCÓS, G. & LÓPEZ-MARTÍNEZ, N. 2010. Amphibians and squamata reptiles from the latest Maastrichtian (Upper Cretaceous) of Blasi 2 (Huesca, Spain).– *Cretaceous Research* 31(4): 433-446.
- BODOR, E. & BARANYI, V. 2009. Növényi mezo- és mikrofossziliák sztratigráfiai szerepe és taxonómiai kérdései a Csehbányai Formáció iharkúti előfordulásának példáján.– *XXIX OTDK, Fizika, Földtudományok, Matematika szekció*, Nyugat-magyarországi Egyetem Természettudományi- és Műszaki Kar, Szombathely, Összefoglalók: p. 204
- BODOR, E. & BARANYI, V. (in press) The Normapolles complex and related mesofossils from the Iharkút vertebrate site, Bakony Mountains (Hungary).– *Central European Geology*
- BODROGI, I., FOGARASI, A., YAZIKOVA, E.A., SZTANÓ, O. & BÁLDI-BEKE, M. 1996. Upper Cretaceous of the Bakony Mts. (Hungary): sedimentology, biostratigraphy, correlation.– *Zentralblatt Geologie Paläontologie* H.11(12): 1179-1194.
- BOJAR, A.-V., GRIGORESCU, D., OTTNER, F. & CSIKI Z. 2005. Palaeoenvironmental interpretations of dinosaur- and mammal-bearing continental Maastrichtian deposits, Hațeg Basin, Romania.– *Geological Quarterly* 49(2): 205-222.
- BORSUK-BIALYNICKA, M. 1978. *Eopelobates leptocolaptus* sp. n. – The first Upper Cretaceous pelobatid frog from Asia.– *Acta Paleontologica Polonica* 38: 57-63.

- BORSUK-BIALINICKA, M., MARYAŃSKA, T. & SHISHKIN, M.A. 2003. New data on the age of the bone breccia from the locality Czatkowice 1 (Cracow Upland, Poland).– *Acta Paleontologica Polonica* 48 (1): 153-155.
- BOSSUYT, F., BROWN, R.M., HILLIS, D.M., CANNATELLA, D.C. & MILINKOVITCH, M.C. 2006. Phylogeny and Biogeography of a Cosmopolitan Frog Radiation: Late Cretaceous Diversification Resulted in Continent-Scale Endemism in the Family Ranidae.– *Society of Systematic Biologists* 55(4): 579-594.
- BOTFALVAI, G. 2009. Az iharkúti késő-kréta kontinentális gerinces lelőhely tafonómiai vizsgálata.– Diplomamunka, ELTE TTK Őslénytani Tanszék, Budapest: 106 p.
- BOULANGER, G.A. 1896. The tailless batrachians of Europe, Part I.– Kessinger Publishing: 200 p.
- BÖHME, M., ILG, A., OSSIG, A. & KÜCHENHOFF, H. 2006. New method to estimate paleoprecipitation using fossil amphibians and reptiles and the middle and late Miocene precipitation gradients in Europe.– *Geology* 34: 425-428.
- BÖHME, W., ROČEK, Z. & ŠPINAR, Z.V. 1982. On *Pelobates decheni* TROSCHEL, 1861, and *Zaphrissa eurytelis* COPE, 1866 (Amphibia: Salientia: Pelobatidae) from the Early Miocene of Rott near Bonn, West Germany.– *Journal of Vertebrate Paleontology* 2(1): 1-7.
- BUFFETAUT, E. 2005. Late Cretaceous vertebrates from the Saint-Chinian area (southern-France): a review of previous research and an update on recent finds.– *Acta Palaeontologica Romaniae* 5: 39-48.
- BUFFETAUT, E., COSTA, G., LE LOEUFF, J., MARTIN, M., RAGE, J.-C., VALENTIN, X. & TONG, H. 1996. An early Campanian vertebrate fauna from the Villeveyrac Basin (Hérault, Southern France).– *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 1996: 1-16.
- BUFFETAUT, E., LE LOEUFF, J., TONG, H., DUFFAUD, S., CAVIN, L., GARCIA, G., WARD, D. & L'ASSOCIATION CULTURELLE, ARCHÉOLOGIQUE ET PALÉONTOLOGIQUE DE CRUZY 1999. Un nouveau gisement de vertébrés du Crétacé supérieur à Cruzy (Hérault, Sud de la France).– *Comptes Rendus de l'Académie de Sciences de Paris, Sciences de la Terre et des Planètes* 328: 203-208.
- BUOTOIS, L.A., MÁNGANO, M.G., FREGENAL-MARTÍNEZ, M.A. & DE GIBERT, J.M. 2000. Short-term colonization trace-fossil assemblages in a carbonate lacustrine

- Konservat-Lagerstätte (Las Hoyas fossil site, Lower Cretaceous, Cuenca, Central Spain).– *Facies* 43: 145-156.
- BUSCALIONI, A.D., FREGENAL, M.A., BRAVO, A., POYATO-ARIZA, F.J., SANCHÍZ, B., BÁEZ, A.M., CAMBRA MOO, O., MARTÍN CLOSAS, C., EVANS, S.E. & MARUGÁN LOBÓN, J. 2008. The vertebrate assemblage of Buenache de la Sierra (Upper Barremian of Serrania de Cuenca, Spain) with insights into its taphonomy and palaeoecology.– *Cretaceous Research* 29: 687-710.
- CANDEIRO, C.R.A., MARTINELLI, A.G., AVILLA, L.S. & RICH, T.H. 2006. Tetrapods from the Upper Cretaceous (Turonian–Maastrichtian) Bauru Group of Brazil: a reappraisal.– *Cretaceous Research* 27: 923-946.
- CLARKE, B. T. 1981. Comparative osteology and evolutionary relationships in the African Raninae (Anura, Ranidae).– *Monitore Zoologica Italica* (Suppl.) 15: 285-331.
- CODREA, V., SMITH, T., DICA, P., FOLIE, A., GARCIA, G., GODEFROIT, P., VAN ITTERBECK, J. 2002. Dinosaur egg nests, mammals and other vertebrates from a new Maastrichtian site of the Hațeg Basin (Romania).– *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paleovol.* 1: 173-180.
- CODREA, V., VREMIR, M., JIPA, C., GODEFROIT, P., CSIKI Z., SMITH, T. & FĂRÇAȘ, C. 2010. More than just Nopcsa's Transylvanian dinosaurs: A look outside the Hațeg Basin.– *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 293: 391-405.
- COMBES, D., MERRYWEST, S.D., SIMMERS, J. & SILLAR, K.T. 2004. Developmental segregation of spinal networks driving axial and hindlimb based locomotion in metamorphosing *Xenopus laevis*.– *Journal of Physiology* 559: 17-24.
- COMPANY RODRÍGUEZ, J. 2004. Vertebrados continentales del Cretácico Superior (Campaniense-Maastrichtiense) de Valencia.– Tesis doctoral, Universitat de València, Facultad de Ciencias Biológicas: 410p.
- COMPANY, J. & SZENTESI, Z. 2012. Amphibians from the Late Cretaceous Sierra Perenchiza Formation of the Chera Basin, Valencia Province, Spain.– *Cretaceous Research* 37: 240-245.
- COMPANY, J., SZENTESI, Z. & MAKÁDI, L. 2009a. Amphibians from the latest Maastrichtian La Solana locality, Valencia Province, Spain.– *Abstract Volume of the 7th Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Paleontologists, Berlin, Germany*: p. 21

- COMPANY, J., SZENTESI, Z. & MAKÁDI, L. 2009b. Amphibians and lizards from the Upper Cretaceous (Late Campanian – Early Maastrichtian) Sierra Perenchiza Formation (Valencia Province, Spain).– *Abstract Volume of the 7th Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Paleontologists, Berlin, Germany*: p. 20
- CSIKI, Z., GRIGORESCU, D., CODREA, V. & THERRIEN, F. 2010. Taphonomic modes in the Maastrichtian continental deposits of Hațeg Basin, Romania, Palaeoecological and palaeobiological inferences.– *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 293: 375-390.
- CSIKI, Z., IONESCU, A. & GRIGORESCU, D. 2008. The Budurone microvertebrate site from the Maastrichtian of the Hațeg Basin – Flora, fauna, taphonomy and paleoenvironment.–*Acta Paleontologica Romaniae* 6: 49-66.
- DE GIBERT, J.M., BUATOIS, L.A., FREGENAL-MARTÍNEZ, M.A., MÁNGANO, M.G., ORTEGA, F., POYATO-ARIZA, F.J. & WENZ, S. 1999. The fish trace fossil *Undichna* from the Cretaceous of Spain.–*Paleontology* 42(3): 409-427.
- DELFINO, M. & SALA, B. 2007. Late Pliocene Albanerpetontidae (Lissamphibia) from Italy.– *Journal of Vertebrate Paleontology* 27(3): 716-719.
- DREWES, R.C., HEDRICK, M.S., HILLMAN, S.S. & WITHERS, P.C. 2007. Unique role of skeletal muscle contraction in vertical lymph movement in anurans.– *The Journal of Experimental Biology* 210: 3931-3939.
- DUELLMANN, W.E. & TRUEB, L. 1986. *Biology of Amphibians*.– McGraw Hill, New York, 670 p.
- DUFFAUD, S. 1995. A Batrachosauroididae (Amphibia, Caudata) from the late Cretaceous of Champ-Garimond (Southern France).– In: *First European Workshop on Vertebrate Paleontology*. Geological Society of Denmark, DGF on Line Series 1. elérhető: http://2dggf.dk/publikationer/dgf_on_line/vol_1/duffaud.html
- DUFFAUD, S. 2000. Les faunes d'amphibiens du Crétacé supérieur à l'Oligocène inférieur en Europe: paléobiodiversité, évolution, mise en place.– PhD tézis, *Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris*: 1: 1-221.
- DUFFAUD, S. & RAGE, J.-C. 1999. Amphibians from the Upper Cretaceous of Laño (Basque Country, Spain).– *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Alava* 14: 111-120.

- DULEBA, M. 2008. Felső-kréta növények az iharkúti lelőhelyről (Csehbányai Formáció, Bakony).– Diplomamunka, ELTE TTK, Őslénytani Tanszék, Budapest: 70 p.
- DYKE, G.J. & ŐSI, A. 2010. A review of Late Cretaceous fossil birds from Hungary.– *Geological Journal* 45(4): 434-444.
- EMERSON, S.B. 1982. Frog postcranial morphology: Identification of a functional complex.– *Copeia* 1982(3): 603-613.
- ENSOM, P.C. 1988. Excavations at Sunnydown Farm, Langton Matravers, Dorset: amphibians discovered in the Purbeck Limestone Formation– *Proceedings of the Dorset Natural History and Archeology Society* 109: 148-150.
- ESSNER, R.L., SUFFIAN JR., D.J., BISHOP, P.J. & REILLY, S.M. 2010. Landing in basal frogs: evidence of saltational patterns in the evolution of anuran locomotion.– *Naturwissenschaften* 97: 935-939.
- ESTEBAN, M., CASTANET, J. & SANCHÍZ, B. 1995. Size inferences based on skeletal fragments of the common European frog (*Rana temporaria* L.).– *Herpetological Journal* 5: 229-235.
- ESTES, R. 1981. Gymnophyona, Caudata.– In.: KUHN, O., WELLNHOFER, P. & APPLEBY, R.M. (eds.), *Encyclopedia of Paleoherpétology* 2, Stuttgart: 1-115.
- ESTES, R. & HOFSTETTER, R. 1976. Les urodéles du Miocène de la Grive-St. Alban (Isère, France).– *Bulletin du Musee d'Histoire Naturelle de Paris* (Sci. Terr.) 57: 298-343.
- ESTES, R. & SANCHÍZ, B. 1982. Early Cretaceous lower vertebrates from Galve (Teruel), Spain.– *Journal of Vertebrate Paleontology* 2(1): 21-39.
- EVANS, S.E. & BORSUK-BIALYNICKA, M. 1998. A stem-group frog from the Early Triassic of Poland.– *Acta Palaeontologica Polonica* 43(4): 573–580.
- EVANS, S.E. & BORSUK-BIALYNICKA, M. 2009. The early triassic stem-frog *Czatkobatrachus* from Poland.– *Acta Paleontologica Polonica* 65: 79-105.
- EVANS, B.J., BROWN, R.M., MCGUIRE, J.A.; SUPRIATNA, J., ANDAYANI, N., DIEMOS, A. & ISKANDAR, D. 2003. Phylogenetics of fanged frogs: Testing biogeographical hypothesis at interface of the Asian and Australian faunal zones.– *Systematic Biology* 52: 794-819.
- EVANS, S.E., JONES, M.E.H. & KRAUSE, D.W. 2008. A giant frog with South American affinities from the Late Cretaceous of Madagascar.– *PNAS* 105(8): 2951-2956.

- EVANS, S.E. & MCGOWAN, G.J. 2002. Lissamphibian remains from the Purbeck Limestone Group, southern England.– *Special Papers in Palaeontology* 68: 103-119.
- EVANS, S.E. & MILNER, A.R. 1994. Middle Jurassic microvertebrate assemblages from the British Isles.– In: FRASER, N.C. & SUES, H.-D. (eds.), *In the Shadow of the Dinosaurs: Early Mesozoic Tetrapods*, Cambridge University Press, New York: 303-321.
- EVANS, S.E. & MILNER, A.R. 1996. A metamorphosed salamander from the Early Cretaceous of Las Hoyas, Spain.– *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 351: 627-646.
- EVANS, S.E., MILNER, A.R. & MUSSET, F. 1990. A discoglossid frog from the Middle Jurassic of England.– *Palaeontology* 33: 299-311.
- EVANS, S.E., MILNER, A.R. & WERNER, C. 1996. Sirenid salamanders and a gymnophionan amphibian from the Cretaceous of the Sudan.– *Paleontology* 39: 77-95.
- FEI, L., YE, C. & HUANG, Y. 1991. Description of two new species of the genus *Megophrys*, Pelobatidae (Amphibia: Anura) from China.– *Key to Chinese Amphibia*, Chongqing, Editions of Sciences and Techniques, „1990“(1-4): 12-20.
- FEJÉRVÁRY, G.GY. 1921. Kritische Bemerkungen zur Osteologie, Phylogenie und Systematik der Anuren.–*Archiv Naturgeschichte* 87: 1-30.
- FELLER, A.E. & HEDGES, B.S. 1998. Molecular evidence for the early history of living amphibians.– *Molecular Phylogenetics and Evolution* 9: 509-516.
- FEY, B. 1988. Die Anurenfauna aus der Unterkreide von Uña (Ostspanien).– *Berliner geowissenschaftliche Abhandlungen (A)* 103: 1-99.
- FOLIE, A. & CODREA, V. 2005. New lissamphibians and squamates from the Maastrichtian of Hațeg Basin, Romania.– *Acta Paleontologica Polonica* 50: 57-71.
- FOLIE, A., CODREA, V., DICA, P., GARCIA, G., GODEFROIT, P., SMITH, T. & VAN IITERBECK, J. 2002. Late Cretaceous amphibians and lacertilians from Pui (Hațeg Basin, Romania).– *Abstracts Volume and Excursions Field Guide, 7th European Workshop of Vertebrate Paleontology, Sibiu, Romania*: p. 11

- FORD, L.S. & CANNATELLA, D.C. 1993. The major clades of frogs.– *Herpetological Monographs* 7: 94-117.
- FÓZY, I. 2004. A Kárpát-medence dinoszauruszai.– Focus Kiadó, Budapest: 176 p.
- FREEMAN, E.F. 2010. The large-scale extraction of microvertebrate fossils from sediment residues using Interfacial Methods.– *Proceedings of the Geologists' Association* 121: 4-12.
- FROST, D.R., GRANT, T., FAIVOVICH, J., BAIN, R.H., HAAS, A., HADDAD, C.F.B., DE SÁ, R.O., CHANNING, A., WILKINSON, M., DONELLAN, S.C., RAXWORTHY, C.J., CAMPBELL, J.A., BLOTTO, B.L., MOLER, P., DREWES, R.C., NUSSBAUM, R.A., LYNCH, J.D., GREEN, D.M. & WHEELER, W.C. 2006. The Amphibian tree of life.– *Bulletin of the American Museum of Natural History* 297: 1-370.
- GAO, K.Q. & CHEN, S. 2004. A new frog (Amphibia: Anura) from the Lower Cretaceous of Western Liaoning, China.– *Cretaceous Research* 25: 761-769.
- GAO, K.Q. & WANG, Y. 2001. Mesozoic anurans from Liaoning Province, China, and phylogenetic relationships of archaeobatrachian anuran clades.– *Journal of Vertebrate Paleontology* 21: 460-476.
- GARCIA, G., DUFFAUD, S., FEIST, M., MARANDAT, B., TAMBEREAU, Y., VILLATE, J. & SIGÉ, B. 2000. La Neuve, gisement à plantes, invertébrés et vertébrés du Bégudien (Sénonien supérieur continental) du bassin d'Aix-en-Provence.– *Geodiversitas* 22: 325-348.
- GARDNER, J.D. 1999a. Redescription of the geologically youngest albanerpetontid (?Lissamphibia): *Albanerpeton inexpectatum* Estes and Hoffstetter, 1976, from the Miocene of France.– *Annales de Paléontologie* 85(1): 57-84.
- GARDNER, J.D. 1999b. New albanerpetontid Amphibians from the Albian to Coniacian of Utah, USA – Bridging the Gap.– *Journal of Vertebrate Paleontology* 19 (4): 632-638.
- GARDNER, J.D. 1999c. The amphibian *Albanerpeton arthridion* and the Aptian – Albian biogeography of albanerpetontids.– *Palaeontology* 42(3): 529-544.
- GARDNER, J.D. 2000. Albanerpetontid amphibians from the Upper Cretaceous (Campanian and Maastrichtian) of North America.– *Geodiversitas* 22 (3):349-388.

- GARDNER, J.D. 2002. Monophyly and intra-generic relationships of *Albanerpeton* (Lissamphibia; Albanerpetontidae).– *Journal of Vertebrate Paleontology* 22(1): 12-22.
- GARDNER, J.D. 2008. New information on frogs (Lissamphibia: Anura) from the Lance Formation (Late Maastrichtian) and Bug Creek Anthills (Late Maastrichtian and Early Paleocene), Hell Creek Formation, USA.– In: Vertebrate microfossil assemblages – In: SANKEY, J.T & BASZIO, S. (eds.), Their role in paleoecology and paleobiogeography, Indiana University Press: 219-249.
- GARDNER, J.D. & AVERIANOV, A.O. 1998. Albanerpetontid amphibians from the Upper Cretaceous of Middle Asia.– *Acta Palaeontologica Polonica* 43(3): 453-467.
- GARDNER, J.D. & BÖHME, M. 2008. Review of the Albanerpetontidae (Lissamphibia), with Comments on the paleoecological Preferences of European Tertiary Albanerpetontids.– In: SANKEY, J.T & BASZIO, S. (eds.), Vertebrate microfossil assemblages – Their role in paleoecology and paleobiogeography, Indiana University Press: 178-218.
- GARDNER, J.D., EVANS, S.E. & SIGOGNEAU-RUSSEL, D. 2003. New albanerpetontid amphibians from the Early Cretaceous of Morocco and Middle Jurassic of England.– *Acta Palaeontologica Polonica* 48(2): 301-319.
- GAUPP, E. 1896. Anatomie des Frosches I. Lehre vom Skelet und vom Muskelsystem.–von Friedrich Vieweg und Sohn, Braunschweig: 229 p.
- GAYET, M., MARSHALL, L.G., SEMPERE, T., MEUNIER, F.J., CAPPETTA, H. & RAGE, J.-C. 2001. Middle Maastrichtian vertebrates (fishes, amphibians, dinosaurs and other reptiles, mammals) from Pajcha Pata (Bolivia). Biostratigraphic, palaeoecologic and palaeobiographic implications.– *Palaeobiography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 169: 39-68.
- GELLAI, M., KNAUER, J., TÓTH, K. & SZANTNER, F. 1985. Az iharkúti bauxitterület rétegtani viszonyai.– *Földtani Közöny* 115: 23-44.
- GHEERBRANT, E., ABRIAL, C. & CAPPETTA, H. 1997. Nouveaux sites microvertébrés continentaux du Crétacé terminal des Petites Pyrénées (Haute-Garonne et Ariège, France).– *Geobios* 20: 257-269.
- GHEERBRANT, E. & RAGE, J.-C. 2006. Paleobiogeography of Africa: how distinct from Gondwana and Laurasia?– *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 241: 224-246.

- GILLIS, G.B. 2007. The role of hind limb flexor muscles during swimming in the toad, *Bufo marinus*.– *Zoology* 110: 28-40.
- GILLIS, G.B. & BIEWENER, A.A. 2000. Hindlimb extensor muscle function during jumping and swimming in the toad (*Bufo marinus*).– *The Journal of Experimental Biology* 203: 3547-3563.
- GRIGORESCU, D. 2010. The Latest Cretaceous fauna with dinosaurs and mammals from Hațeg Basin – A historical overview.– *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 293: 271-282.
- GRIGORESCU, D., VENCZEL, M., CSIKI, Z. & LIMBEREA, R. 1999. New latest Cretaceous microvertebrate fossil assemblages from the Hațeg Basin (Romania).– *Geologie en Mijnbouw* 78: 301-314.
- GULYÁS, P. 2009. The fish fauna of the Late Cretaceous (Santonian) continental vertebrate locality of Iharkút (Bakony Mountains, Hungary).–Abstract Volume of 69th Annual Meeting Society of Vertebrate Paleontology and the 57th Symposium of Vertebrate Paleontology and Comparative Anatomy (SVPCA), *Journal of Vertebrate Paleontology* 29(3): 66-77.
- HAAS, J., JOCHA-EDELÉNYI, E. & CSÁSZÁR, G. 1977: Mezozoós Formációk vizsgálata a Dunántúli-középhegységben.– *A Magyar Állami Földtani Intézet Évi Jelentése az 1975. évről* 259-272.
- HAAS, J. & JOCHA-EDELÉNYI, E. 1979. A dunántúli-középhegységi felsőkréta üledékciklus ösföldrajzi elemzése– *A Magyar állami Földtani Intézet Évi Jelentése az 1977. évről*: 217-223.
- HAAS, J., JOCHÁNE EDELÉNYI, E., GIDAI, L., KAISER, M., KRETZOI, M. & ORAVECZ, J. 1984. Sümeg és környékének földtani felépítése.– *Geologica Hungarica Series Geologica* 20: 96-163.
- HECHT, M.K. 1970. The morphology of *Eodiscoglossus*, a complete Jurassic frog.– *American Museum Novitates* 2424: 1-17.
- HEYER, W.R. 1969. Studies on the genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae) III. A redefinition of the genus *Leptodactylus* and a description of a new genus of leptodactylid frogs.– *Los Angeles County Museum Contributions in Science* 155: 1-14.

- HOEGG, S., VENCES, M., BRINKMANN, H. & MEYER, A. 2004. Phylogeny and comparative substitution rates of frogs inferred from sequences of three nuclear genes.– *Molecular Biology and Evolution* 21(7): 1188-1200.
- HOGART, C.M. 1969. The Eggs and Hatchlings of the Mexican Leptodactylid frog *Eleutherodactylus decoratus* Taylor.–*American Museum Novitates* 2376: 1-10.
- HUDSON, N.J., BENNETT, M.B. & FRANKLIN, C.E. 2004. Effect of aestivation on long bone mechanical properties in the green striped burrowing-frog, *Cyclorana alboguttata*.– *The Journal of Experimental Biology* 207: 475-482.
- JAMES, R.S. & WILSON, R.S. 2008. Explosive jumping: Extreme morphological and physiological specialitation of Australian rocket frogs (*Litoria nasuta*).– *Physiological and Biochemical Zoology* 81(2): 176-185.
- JI, S. & JI, Q. 1998. The first Mesozoic frog from China (Amphibia: Anura), *Liaobatrachus grabau* gen. et sp. nov.– *Chinese Geology (Zhong Guo Di Zhi)*: 39-49.
- JOCHA-EDELÉNYI, E. 1988: History of evolution of the Upper Cretaceous basin in the Bakony Mts at the time of the terrestrial Csehbánya Formation.– *Acta Geologica Hungarica* 31(1-2): 19-31.
- JOCHA-EDELÉNYI, E. & CSÁSZÁR, G. 1997: Csehbányai Formáció.– In CSÁSZÁR, G. (ed.), Magyarország litosztratigráfiai alapegységei, Budapest, 83-84.
- JOHANSSON, L.C. & LAUDER, G.V. 2004. Hydrodynamics of surface swimming in leopard frogs (*Rana pipiens*).– *The Journal of Experimental Biology* 207: 3945-3958.
- KARGO, W.J., NELSON, F. & ROME, L.C. 2002. Jumping in frogs: assessing the design of skeletal system by anatomically realistic modelling and forward dynamic simulation.– *The Journal of Experimental Biology* 205: 1683-1702.
- KARGO, W.J. & ROME, L.C. 2002. Functional morphology of proximal hindlimb muscles in the frog *Rana pipiens*.– *The Journal of Experimental Biology* 205: 1987-2004.
- KATZ, U. 1975. NaCl adaptation in *Rana ridibunda* and a comparison with the euryhalin toad *Bufo viridis*.– *Journal of Experimental Biology* 63: 763-773.
- KATZ, U. 1981. The effect of salt adaptation and amiloride on the vivo acid-base status of the euryhaline toad *Bufo viridis*.– *Journal of Experimental Biology* 93: 93-99.

- KNAUER, J. & SIEGL-FARKAS, Á. 1992: Palynostratigraphic position of the Senonian beds overlying the Upper Cretaceous bauxit Formations of the Bakony Mountains (A bakonyi felső-kréta bauxitformációk szenon fedőképződményeinek palynosztatigráfiai helyzete).– *Annual Report of the Hungarian Geological Institute of 1990*: 463-471.
- KOC SIS, L., ŐSI, A., VENNEMANN, T., TRUEMAN, C.V. & PALMER, M.R. 2009. Geochemical study of vertebrate fossils from the Upper Cretaceous (Santonian) Csehbánya Formation (Hungary): Evidence for a freshwater habitat of mosasaurs and pycnodont fish.– *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 280: 532-542.
- KORDOS, L. 1983. Fontosabb szórványleletek a MÁFI gerinces-gyűjteményében (8. közlemény), Dinosaurius lábnyomok (*Komlosaurus carbonis* n. g. n. sp.) a mecseki liászból.– *A Magyar Állami Földtani Intézet Évi Jelentése az 1981. évről*: 503-511.
- KOVALENKO, E.E. 1999. The structure of the sacrourostyl region in the family Pipidae (Anura, Amphibia).– *Russian Journal of Zoology* 3(1): 32-42.
- KRAUS, F. & ALLISON, A. 2009. A remarkable ontogenetic change in color pattern a new species of *Oreophrynae* (Anura: Mycrohylidae) from Papua New Guinea.– *Copeia* 2009(4): 690-697.
- KRETZOI, M. & NOSZKY, J. 1951. Saurius-fog a bakonyi bauxitképződményből.– *Földtani Közlemény* 81(7-9): p.333
- KRISHNAMURTHY, S.V. & SHAKUNTALA, K. 1999. Sexual dimorphism in *Rana curtipes* (Jerdon).– *Zoos' Print Journal* 14(5): 21-22.
- LAURENT, Y., BILOTTE, M. & LE LOEUFF, J. 2002. Late Maastrichtian continental vertebrates from southwestern France: correlation with marine fauna.– *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 187: 121-135.
- LÓPEZ-MARTINEZ, N., FERNÁNDEZ-MARRÓN, M.T. & VALLE, M.F. 1999. The succession of vertebrates and plants across the Cretaceous-Tertiary Boundary in the Tremp Formation, Ager Valle (South-Central Pyrenes, Spain).– *Geobios* 32: 617-626.
- MACARTHUR, R. & WILSON, E.O. 1967. The theory of island biogeography.– Princeton University Press: 224 p.

- MAKÁDI, L. 2007. *Bicuspidon* aff. *hatzeiensis* (Squamata: Scincomorpha: Teiidae) from the Upper Cretaceous Csehbánya Formation (Hungary, Bakony Mts).– *Acta Geologica Hungarica* 49(4): 373-385.
- MAKÁDI, L., BOTFALVAI, G. & ŐSI, A. 2006. Egy késő-kréta kontinentális gerinces fauna a Bakonyból I.: halak, kétélűtek, teknősök, gyíkok.– *Földtani Közlöny* 136(4): 487-502.
- MALASHICHEV, Y.B. 2006. One-sided limb preference is linked to alternating-limb locomotion in anuran amphibians.– *Journal of Comparative Psychology* 120(4): 401-410.
- MÁRTONNÉ SZALAI, E. 2005: Paleomágneses vizsgálatok Iharkúton.– kézirat, ELTE, Alkalmazott Földtani Tanszék, Budapest, 1 p.
- MCGOWAN, G.J. 2002. Albanerpetontid amphibians from the Lower Cretaceous of Spain and Italy: A description and reconsideration of their systematics.– *Zoological Journal of the Linnean Society* 135: 1-32.
- MCGOWAN, G.J. & EVANS, S.E. 1995. Albanerpetontid amphibians from the Cretaceous of Spain.– *Nature* 373: 143-145.
- MCKENNA, D.D. & FARREL, B.D. 2006. Tropical forests are both evolutionary cradles and museums of leaf beetle diversity.– *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103: 10947-10951.
- MEASEY, G.J. 1998. Terrestrial prey capture in *Xenopus laevis*.– *Copeia* 3: 787-791.
- MEASEY, G.J., VENCES, M., DREWES, R.C., CHIARI, Y., MELO, M. & BOURLES, B. 2007. Freshwater paths across the ocean: molecular phylogeny of the frog *Ptychoadena newtoni* gives insights into amphibian colonization of oceanic islands.– *Journal of Biogeography* 34: 7-20.
- METCALF, S.J., VAUGHAN, R.F., BENTON, M.J., COLE, J., SIMMS, M.J. & DARTNALL, D.L. 1992. A new Bathonian (Middle Jurassic) microvertebrate site, within the Chipping Norton Limestone Formation at Hornsleasow Quarry, Gloucestershire.– *Proceedings of the Geologists' Association* 4: 321-342.
- MINDSZENTY, A., KNAUER, J. & SZANTNER, F. 1984. Az iharkúti bauxit üledékföldtani jellegei és felhalmozódási körülményei.– *Földtani Közlöny* 114: 19-48.
- MOREAU, C.S., BELL, C.D., VILA, R., ARCHIBALD, S.B. & PIERCE, N.E. 2006. Phylogeny of the ants: diversification in the age of angiosperms.– *Science* 312: 101-104.

- NAUWELAERTS, S. & AERTS, P. 2002. Two distinct gait types in swimming frogs.– *Journal of Zoology* 258: 183-188.
- NAUWELAERTS, S. & AERTS, P. 2003. Propulsive impulse as a covarying performance measure in the comparison of the kinematics of swimming and jumping frogs.– *The Journal of Experimental Biology* 206: 4341-4351.
- NAUWELAERTS, S. & AERTS, P. 2006. Take-off and landing forces in jumping frogs.– *The Journal of Experimental Biology* 209: 66-77.
- NAUWELAERTS, S., RAMSAY, J. & AERTS, P. 2007. Morphological correlates of aquatic and terrestrial locomotion in a semi-aquatic frog, *Rana esculenta*: no evidence for a design conflict.– *Journal of Anatomy* 210: 304-317.
- NAUWELAERTS, S., STAMHUIS, E. & AERTS, P. 2005a. Swimming and jumping in a semi-aquatic frog.– *Animal Biology* 55(1): 3-15.
- NAUWELAERTS, S., STAMHUIS, E.J. & AERTS, P. 2005b. Propulsive force calculations in swimming frogs I. A momentum-impulse approach.– *The Journal of Experimental Biology* 208: 1435-1443.
- NAVAS, C.A., JAMES, R.S., WAKELING, J.M., KEMP, K.M. & JHONSTON, I.A. 1999. An integrative study of temperature dependence of whole animal and muscle performance during jumping and swimming in the frog *Rana temporaria*.– *Journal of Comparative Physiology* 169: 588-596.
- NOBLE, G.K. 1922. The phylogeny of the Salientia – I. The osteology and thigh musculature; Their bearing on classification and phylogeny.– *Bulletin of the American Museum of Natural History* 46: 2-87.
- NOBLE, G.K. 1924. New spadefoot toad from the Oligocene of Mongolia with a summary of the evolution of the Pelobatidae.– *American Museum Novitates* 132: 1-16.
- NOSZKY J. 1951. Jelentés az 1950. évben Magyarországon az É-i Bakony középső és Ny-i részén Alsópere-Zirc-Bakonybél-Ugod és Bakonyjákó térségében végzett bauxitkutató munkálatokról.– I-II BKV-Kézirat, 297 p.
- O'REILLY, J.C., SUMMERS, A.P. & RITTER, D.A. 2000. The evolution of the functional role of trunk muscles during locomotion in adult amphibians.– *American Society of Zoologists* 40: 123-135.
- ŐSI, A. 2003. A magyarországi késő-kréta dinoszaurusz fauna vizsgálata.– Diplomamunka, ELTE TTK Őslénytani Tanszék, Budapest: 66p.

- ŐSI, A. 2005. *Hungarosaurus tormai*, a new ankylosaur (Dinosauria) from the Upper Cretaceous of Hungary.– *Journal of Vertebrate Paleontology* 25(2): 370-383.
- ŐSI, A. 2006. Koponyaanatómiai, izom és morfo-funkcionális vizsgálatok egy magyarországi késő-kréta heterodont krokodilon és összehasonlítása más heterodont krokodilokkal.– Publikálatlan PhD tézis. Eötvös Loránd Tudományegyetem, Őslénytani Tanszék. 151p.
- ŐSI, A., APESTEGUÍA, S. & KOWALEWSKI, M. 2010a. Non-avian theropod dinosaurs from the early Late Cretaceous of Central Europe.– *Cretaceous Research* 31(3): 304-320.
- ŐSI, A., APESTEGUÍA, S., PABLO-GALLINA, P.A. & GALÁ CZ, A. 2007a. Gondwanaredetű faunaelemek az iharkúti késő-kréta gerinces anyagban.– 10. Magyar Őslénytani Vándorgyűlés 2007. május 24-26. Budapest, absztrakt kötet: 31-32.
- ŐSI, A., BUTLER, R.J. & WEISHAMPEL, D.B. 2010b. A Late Cretaceous ceratopsian dinosaur from Europe with Asian affinities.– *Nature* 465: 466-468.
- ŐSI, A., CLARK, J.M. & WEISHAMPEL, D.B. 2007b. First report on a new basal eusuchian crocodyloform with multicuspid teeth from the Upper Cretaceous (Santonian) of Hungary.– *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 243(2): 169-177.
- ŐSI, A. & MAKÁDI, L. 2009. New remains of *Hungarosaurus tormai* (Ankylosauria, Dinosauria) from the Upper Cretaceous of Hungary: skeletal reconstruction and body mass estimation.– *Paläontologie Zeitschrift* 83: 227-245.
- ŐSI, A. & MINDSZENTY, A. 2009. Iharkút, Dinosaur-bearing alluvial complex of the Csehbánya Formation.– In: CSÁSZÁR, G., HAAS J., MINDSZENTY, A., ŐSI, A., PALOTAI, M., POCSAI, T., SASVÁRI, Á., SZIVES, O. (eds.), Cretaceous sediments of the Transdanubian Range, kirándulásvezető: 51-63.
- ŐSI, A., PÁLFY, J., MAKÁDI, L., SZENTESI, Z., GULYÁS, P., RABI, M., BOTFALVAI, G. & HIPS, K. 2011. Hettangian (Early Jurassic) Dinosaur Tracksites from the Mecsek Mountains, Hungary.– *Ichnos* 18(2): 79-94.
- ŐSI, A. & RABI, M. 2006. Késő-kréta kontinentális gerinces fauna a Bakony-hegységből II: krokodilok, dinoszauruszok (Therapoda, Aves, Ornithischia), pteroszauruszok.– *Földtani Közlemények* 136: 503-526.
- ŐSI, A. & RABI, M., KORDOS, L. & FITOS, A. 2010c. A gerecei krokodil: A legteljesebb *Stenosaurus* (Thalattosuchia: Teleosauridae) maradvány az alpi

- liászból.– 13. Magyar Őslénytani Vándorgyűlés, Program, Előadáskivonatok, Kirándulásvezető: 20-21.
- ŐSI, A., RABI, M., MAKÁDI, L., SZENTESI, Z., BOTFALVAI, G. & GULYÁS, P. 2012: The Late Cretaceous continental vertebrate fauna from Iharkút (Western Hungary, Central Europe): A review.– In: FARLOW, J. O. (ed.), *Life of the Past Tribute to Charles Darwin and the Bernissart Iguanodonts: new perspectives of vertebrate evolution and Early Cretaceous ecosystems.*– Indiana University Press, Bloomington, Indiana. 533-570.
- ŐSI, A., WEISHAMPEL, D.B. & JIANU, C.-M. 2003. Dinosaurs from the Upper Cretaceous of Hungary.– In: PETCULESCU, A. & ŞTIUCĂ, E. (Eds.): *Advances in Vertebrate Paleontology, Hen to Pantha*: 117-120; Bukarest.
- ŐSI, A., WEISHAMPEL, D.B. & JIANU, C.-M. 2005. First evidence of azdarchid pterosaurs from the Late Cretaceous of Hungary.– *Acta Paleontologica Polonica* 50(4): 777-787.
- PAL, G.P., ROTAL, R.V. & BHAGWAT, S.S. 1985. Anatomical symmetry in the hind limbs and spinal motoneurons in frogs.– *Journal of Anatomy* 143: 71-74.
- PARSONS, D.S. & WADE, S.A. 1982. Sodium movements across the vascularly perfused anuran small intestine and colon.– *Experimental Physiology* 67: 121-131.
- PEREDA-SUBERBIOLA, X. 2009. Biogeographical affinities of Late Cretaceous continental tetrapods of Europe: a review.– *Bulletin de la Société géologique de France* 180: 57-71.
- PETERSON, D.R., RASSIER, D.E. & HERZOG, W. 2004. Force enhancement in single skeletal muscle fibres on the ascending limb of the force-length relationship.– *The Journal of Experimental Biology* 207: 2787-2791.
- PINTO LLONA, A.C. & ANDREWS, P.J. 1999. Amphibian taphonomy and its application to the fossil record of Dolina (middle Pleistocene, Atapuerca, Spain).– *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 149: 411-429.
- PONSSA, M.L. 2008. Cladistic analysis and osteological descriptions of the frog species in the *Leptodactylus fuscus* species group (Anura, Leptodactylidae).– *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 46(3): 249-266.
- PRASAD, G.V.R. & RAGE, J.-C. 2004. Fossil frogs (Amphibia, Anura) from the Upper Cretaceous intertrappen beds of Naskal, Andhra Pradesh, India.– *Revue de Paléobiologie* 23: 99-116.

- PŘIKRYL, T., AERTS, P., HAVELKOVÁ, P., HERREL, A. & ROČEK, Z. 2009. Pelvic and thigh musculature in frogs (Anura) and origin of anuran jumping locomotion.– *Journal of Anatomy* 214: 100-139.
- QUAMMEN, D. 1996. The song of the Dodo.– Pimlico: 702 p.
- RABI, M. 2009. Presence of sebesuchian crocodyliforms in the Late Cretaceous of Europe.– In: GODEFROIT, P., LAMBERT, O. (eds.), *Tribute to Charles Darwin and Bernissart Iguanodons: New perspectives on Vertebrate Evolution and Early Cretaceous Ecosystems*. Belgium, Brüssel: p. 83
- RABI, M., TONG, H. & BOTFALVAI, G. 2011. A new species of the side-necked turtle *Foxemys* (Pelomedusoides: Bothremydidae) from the Late Cretaceous of Hungary and the historical biogeography of the Bothremydini.– *Geological Magazine*, doi: 10.1017/S0016756811000756, 1-13.
- RAGE, J.-C. 1988. Le gisement du Bretou (Phosphorites du Quercy, Tarn-et-Garonne, France) et sa faune de vertébrés de l'Eocène supérieur – I. Amphibiens et reptiles.–*Palaeontographica A* 205 (1-6): 3-27.
- RAGE, J.-C. 2002. The continental Late Cretaceous of Europe: toward a better understanding.– *Comptes Rendus de l'Académie de Sciences* 1: 257-258.
- RAGE, J.-C. 2006. *Triadobatrachus* (Salientia, Amphibia), yesterday and today.– *Annales de Paléontologie* 92: 165-174.
- RAGE, J.-C., MARSHALL, L.G. & GAYET, M. 1993. Enigmatic Caudata (Amphibia) from the Upper Cretaceous of Gondwana.– *Geobios* 26: 515-519.
- RAGE, J.-C. & ROČEK, Z. 1989. Redescription of *Triadobatrachus massinoti* (Piveteau, 1936) an anuran amphibian from the Early Triassic.– *Palaeontographica* 206A 1(3): 1-16.
- RAGE, J.-C. & ROČEK, Z. 2003. Evolution of anuran assemblages in the Tertiary and Quaternary of Europe, in the context of palaeoclimate and palaeogeography – *Amphibia-Reptilia* 24: 133-167.
- RAGE, J.-C. & ROČEK, Z. 2007. A new species of *Thaumatosauros* (Amphibia: Anura) from the Eocene of Europe.– *Journal of Vertebrate Paleontology* 27(2): 329-336.
- RÁLISCHNÉ FELGENHAUER, E. & TÖRÖK, Á. 1993. Mészhegyi Formáció.– In: HAAS J. (ed.), *Magyarország litosztratigráfiai alapegységei, Triász kötet*: 255-257.

- RICHARDS, C.T. 2010. Kinematics and hydrodynamics analysis of swimming anurans reveals striking interspecific differences in the mechanism for producing thrust.– *The Journal of Experimental Biology* 213: 621-634.
- ROBERTS, T.J. & MARSH, R.L. 2003. Probing limits to muscle-powered accelerations: lessons from jumping bullfrogs.– *The Journal of Experimental Biology* 206: 2567-2580.
- ROČEK, Z. 1981. Cranial anatomy of frogs of the family Pelobatidae Stannius, 1856, with outlines of their phylogeny and systematics.– *Acta Universitatis Carolinae–Biologica* 1980(3): 1-164.
- ROČEK, Z. 1982. *Macropelobates osborni* NOBLE, 1924 – Redescription and reassignment.– *Acta Universitatis Carolinae– Geologica, Pokorný*(4): 421-438.
- ROČEK, Z. 1994a. Taxonomy and distribution of Tertiary discoglossids (Anura) of the genus *Latonia* V. MEYER, 1883.– *Geobios* 27(6): 717-751.
- ROČEK, Z. 1994b. A review of the fossil Caudata of Europe.– *Abhandlungen und Berichte für Naturkunde* 17: 51-56.
- ROČEK, Z. 2000. Mesozoic anurans.– In: HEATWOLE, H. & CARROLL, R.L. (Eds.): *Amphibian Biology*, vol. 4, Paleontology: *The Evolutionary History of Amphibians*, 1295-13331; Sydney (Surrey Beatty & Sons).
- ROČEK, Z. 2008. The Late Cretaceous frog *Gobiates* from Central Asia: its evolutionary status and possible phylogenetic relationships.– *Cretaceous Research* 29: 577-591.
- ROČEK, Z., EATON, J.G., GARDNER, J. & PŘIKRYL, T. 2010. Evolution of anuran assemblages in the Late Cretaceous of Utah, USA.– *Palaeobiology and Palaeoenvironment* 90(4): 341-393.
- ROČEK, Z. & LAMAUD, P. 1995. *Thaumastosaurus bottii* DE STEFANO, 1903, an anuran with Gondwanan affinities from the Eocene of Europe.– *Journal of Vertebrate Paleontology* 15(3): 506-515.
- ROČEK, Z. & NESSOV, L.A. 1993. Cretaceous anurans from Central Asia.– *Palaeontographica Abteilung. A* 226 (1-3): 1-54.
- ROČEK, Z. & WUTTKE, M. 2010. Amphibia of Enspel (Late Oligocene, Germany).– *Palaeobiology and Palaeoenvironment* 90: 321-340.
- ROČKOVÁ, H. & ROČEK, Z. 2005. Development of the pelvis and posterior part of the vertebral column in the Anura.– *Journal of Anatomy* 206: 17-35.

- ROELANTS, K. & BOSSUYT, F. 2005. Archaeobatrachian paraphyly and Pangean diversification of crown-group frogs.– *Systematic Biology* 54: 116-126.
- ROELANTS, K., GOWER, D.J., WILKINSON, M., LOADER, S.P., BIJU, S.D., GUILLAUME, K., MORIAU, L. & BOSSUYT, F. 2007. Global patterns of diversification in the history of modern amphibians.– *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 887-892.
- RÖGL, F. 1999. Mediterranean and Paratethys. Facts and hypotheses of an Oligocene to Miocene paleogeography (short overview).– *Geologica Carpathica* 50: 339-349.
- SAMPSON, C.G. 2003. Amphibians from the Acheulian site at Duinefontein 2 (Western Cape, South Africa).– *Journal of Archaeological Science* 30: 547-557.
- SÁNCHEZ-HERNÁNDEZ, B., BENTON, M.J. & NAISH, D. 2007. Dinosaurs and other fossil vertebrates from the Late Jurassic and Early Cretaceous of the Galve area, NE Spain.– *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 249: 180-215.
- SANCHÍZ, B. 1998. Salientia.– In: WELNHOFER, P. & PFEIL, F. (eds.), *Encyclopedia of Paleoherpitology*, Part 4, München: 275 p.
- SAVAGE, J. 1973. The geographic distribution of frogs: patterns and predictions.– In: VIAL, J.L. (ed.), *Evolutionary biology of the Anurans: contemporary research on major problems*, University of Missouri Press, Columbia, MO, USA: 351-445.
- SCALERA, G. 2007. Fossils, frogs, floating islands and expanding Earth in changing-radius cartography – A comment a discussion on *Journal of Biogeography*.– *Annals of Geophysics* 50(6): 789-798.
- SCHAEFFER, B. 1949. Anurans from the Early Tertiary of Patagonia.– *Bulletin of the American Museum of Natural History* 93(2): 45-68.
- SCHMIDT-NIELSEN, K. & LEE, P. 1962. Kidney function on the crab-eating frog (*Rana cancrivora*).–*Journal of Experimental Biology* 39: 167-177.
- SCHNEIDER, H., SCHUTTELPPELZ, E., PRYER, K.M. CARNFILL, R., MAGALLÓN, S. & LUPIA, R. 2004. Ferns diversified in the shadow of angiosperms.– *Nature* 428: 553-557.
- SCHOENER, A. & SCHOENER, T.W. 1984. Experiments on dispersal: Short-term floatation of insular anoles, with a review of similar abilities in other terrestrial animals.– *Oecologia* 63: 289-294.
- SCOTT, E. 2005. A phylogeny of ranid frogs (Anura: Ranoidea: Ranidae), based on a simultaneous of morphological and molecular data.– *Cladistics* 21: 507-574.

- SEIFERT, J. 1969. Sternalelement (Omosternum) eines mitteljurrassischen Anuren von SE-Aveyron/ Südfrankreich.– *Zeitschr. F. zool. Syst. U. Evolutionforsch.* 2: 145-154.
- SEIFFERT, J. 1973. Upper Jurrassic lizards from Central Portugal.– In: KRUSAT, G. (ed.) Contribuicao para o conhecimento da Fauna do Kimeridgiano da Mina de Lignito Guimarota (Liria Portugal); III. Parte.– *Servicos Geologicos de Portugal*, Memoria 22 (Nova Series): 1-88.
- SEPPÄ, P. & LAURILA, A. 1999. Genetic structure of island populations of the anurans *Rana temporaria* and *Bufo bufo*.– *Heredity* 82: 309-317.
- SIGÉ, B., BUSCALIONI, A.D., DUFFAUD, S., GAYET, M., ORTH, B., RAGE, J.-C. & SANZ, J.L. 1997. Etat des données sur le gisement crétacé supérieur continental de Champ-Garimond (Gard, Sud de la France).– *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen A* 34: 111-130.
- SKUTCHAS, P.P. 2007. New specimens of albanerpetontid amphibians from the Upper Cretaceous of Uzbekistan.– *Acta Palaeotologica Polonica* 52(4): 819-821.
- SMITH, T., CODREA, V.A., SĂSĂRAN, E., VAN ITTERBECK, J., BULTYNCK, P., CSIKI Z., DICA, P., FĂRCAȘ, C., FOLIE, A., GARCIA, G. & GODEFROIT, P. 2002. A new exceptional vertebrate site from the Late Cretaceous of Hațeg Basin (Romania).– *Studia Universitatis Babeș-Bolyai, Geologia*, Special Issu 1: 321-330.
- ŠPINAR, Z.V. & ROČEK, Z. 1984. The discovery of the impression of the ventral side of *Eopelobates anthracinus* Parker, 1929 holotype.– *Amphibia–Reptilia* 5: 87-95.
- ŠPINAR, Z.V. & TATARINOV, L.P. 1986. A new genus and species of discoglossid frog from the Upper Cretaceous of the Gobi Desert.– *Journal of Vertebrate Paleontology* 6(2): 113-122.
- SWEETMANN, S.C. & GARDNER, J.D. in press. A new albanerpetontid amphibian from the Early Cretaceous (Barremian) Wessex Formation of the Isle of Wight, southern England.– *Acta Paleontologica Polonica*, doi:10.4202/app.2011.0109
- SZENTESI, Z. 2006a. Késő-kréta kétéltűiek a Csehbányai Formációból (Iharkút, Bakony).– 9. Magyar Őslénytani Vándorgyűlés, Ajka, Előadaskivonatok és kirándulásvezető: 20-21.
- SZENTESI, Z. 2006b. New Late Cretaceous amphibians from the Csehbánya Formation of Hungary (Iharkút, Bakony Mountains).– *Hantkeniana* 5 (Abstract Volume of

- 4th Annual Meeting of the European Association Vertebrate Palaeontologists, Budapest): p. 108
- SZENTESI, Z. 2006c. Késő-kréta kétéltűiek a Csehbányai Formációból (Iharkút, Bakony).– TDK dolgozat, ELTE TTK, Őslénytani Tanszék, Budapest:1-32.
- SZENTESI, Z. 2007a. New Late Cretaceous frogs from the Csehbánya Formation of Hungary (Iharkút, Bakony Mountains).– 5th Meeting of European Association of Vertebrate Palaeontologists, 12th European Workshop of Vertebrate Palaeontology, Carcassone, Espéraza, Abstract Volume: p. 61
- SZENTESI, Z. 2007b. Késő-kréta kétéltűiek a Csehbányai Formációból (Iharkút, Bakony).–10. Magyar Őslénytani Vándorgyűlés, Budapest, Előadáskivonatok és kirándulásvezető: p 34.
- SZENTESI, Z. 2008. Az iharkúti késő-kréta kétéltű fauna vizsgálata.– szakdolgozat, ELTE Őslénytani Tanszék, 74 p.
- SZENTESI, Z. 2009. Iharkút mint felső-kréta (santoni) mikrogerinces lelőhely (Csehbányai Formáció, Bakony hegység).– 12. Magyar Őslénytani Vándorgyűlés, Sopron, Előadáskivonatok és kirándulásvezető: 33-34.
- SZENTESI, Z. 2010. *Hungarobatrachus szukacsi* és egyéb békamaradványok a felső-kréta iharkúti gerinces lelőhelyről.– 13. Magyar Őslénytani Vándorgyűlés, Csákvár, Előadáskivonatok és kirándulásvezető: 26-27.
- SZENTESI, Z., GARDNER, J.D. & VENCZEL, M. in press. Albanerpetontid amphibians from the Late Cretaceous (Santonian) of Iharkút, Hungary.– *Canadian Journal of Earth Sciences*
- SZENTESI, Z. & VENCZEL, M. 2010. An advanced anuran from the Late Cretaceous (Santonian) of Hungary.– *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 256(3): 291-302.
- SZENTESI, Z. & VENCZEL, M. 2012. A new discoglossid frog from the Late Cretaceous (Santonian) of Hungary.– *Cretaceous Research* 34: 327-333.
- THERRIEN, F. 2005. Palaeoenvironments of the Latest Cretaceous (Maastrichtian) dinosaurs from Romania: Insights from fluvial deposits and paleosols of the Transylvanian and Hațeg Basins.– *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 293: 271-282.
- TRAUTH, S.E. & NEAL, R.G. 2004. Geographic range expansion and feeding response by leech *Macrobella diploertia* (Annelida: Hirudinea) to wood frog and spotted

- salamander egg masses.– *Journal of the Arkansas Academy of Science* 58: 139-141.
- TRUEB, L. & HANKEN, J. 1992. Skeletal development in *Xenopus laevis* (Anura: Pipidae).– *Journal of Morphology* 214: 1-41.
- TRUEB, L., ROSS, C.F. & SMITH, R. 2005. A new pipoid anuran from the Late Cretaceous of South Africa.– *Journal of Vertebrate Paleontology* 25(3): 533-547.
- TUBA, GY. KISS, P., PÓSFAL, M. & MINDSZENTY, A. 2006. Diagenesis-történeti vizsgálatok a bakonyi felső-kréta dinoszaurusz lelőhely csontanyagán.– *Földtani Közlöny* 136 (1): 1-24.
- TYLER, M.J. 1989. A new species of *Lechriodus* (Anura: Leptodactylidae) from the Tertiary of Queensland, with a redefinition of the ilial characteristics of the genus.– *Transactions of the Royal Society of South Australia* 113: 15-21.
- VAN DER MEIJDEN, A., VENCES, M., HOEGG, S. & MEYER, A. 2005. A previously unrecognized radiation of ranid frogs in Southern Africa revealed by nuclear and mitochondrial DNA sequences.– *Molecular and Phylogenetic Evolution* 37: 674-685.
- VAN DIJK, D.E. 2002. Longitudinal sliding articulations in pipid frogs.– *South African Journal of Science* 98: 555-556.
- VAN YPEREN, G.C.N., MEIJER, P.TH. & WORTEL, M-J.R. 2005. Rifting in a continental collision setting: The separation of Arabia from Africa.– *Geophysical Research Abstracts* 7: 07396.
- VENCES, M., VIEITES, D.R., GLAW, F., BRINKMANN, H., KOSUCH, J., VEITH, M. & MEYER, A. 2003. Multiple overseas dispersal in amphibians.– *Proceedings of the Royal Society of London series B, Biological Sciences* 270: 2435-2442.
- VENCES, M., KOSUCH, J., RÖDEL, M.-O., LÖTTERS, S., CHANNING, A., GLAW, F. & BÖHME, W. 2004. Phylogeography of *Ptychadena mascareniensis* suggests transoceanic dispersal in a widespread Africa–Malagasy frog lineage.– *Journal of Biogeography* 31: 593-601.
- VENCZEL, M. 2004. Middle Miocene anurans from the Carpathian Basin.– *Palaeontographica Abteilung A* 271(5-6): 151-174.
- VENCZEL, M. 2007. Late Middle Miocene amphibians and reptiles from Subpiatră (Bihar district, Romania).– *Nymphaea* 34: 39-66.

- VENCZEL, M. & CSIKI, Z. 2003. New frogs from the latest Cretaceous of Hațeg Basin, Romania.– *Acta Paleontologica Polonica* 48: 609-616.
- VENCZEL, M. & GARDNER, J.D. 2005. The geologically youngest albanerpetontid Amphibian from the Lower Pliocene of Hungary.– *Palaeontology* 48: 1273-1300.
- VENCZEL, M. & SZENTESI, Z. 2012. Locomotory techniques in Upper Cretaceous frogs (Iharkút, Hungary).– *Hantkeniana* 7: 19-25.
- VIDAL, L.M. 1902. Nota sobre la presencia del tramo kimeridgense en el Montsech (Lérida) y el halazgo de un batracio en sus hiladas.– *Memorias Real Academia Ciencias Artes Barcelona* 4: 263-267.
- VULLO, R. & NÉRAUDEAU, D. 2008. Cenomanian vertebrate assemblages from southwestern France: a new insight into the European mid-Cretaceous continental fauna.– *Cretaceous Research* 29: 930-935.
- VULLO, R., RAGE, J.-C. & NÉRAUDEAU, D. 2011. Anuran and squamate remains from the Cenomanian (Late Cretaceous) of Charantes, western France.– *Journal of Vertebrate Paleontology* 31(2): 279-291.
- WANG, M., ZANG, X., FAN, J. & ZHAO, J. 2008. Biological jumping mechanism analysis and modeling for frog robot.– *Journal of Bionic Engineering* 5: 181-188.
- WU, Z., LI, Y. & MURRAY, B.R. 2006. Insular shifts in body size of rice frogs in the Zhoushan Archipelago, China.– *Journal of Animal Ecology* 75: 1071-1080.
- WUTTKE, M. 1996. Die eozänen Frösche von Messel.– *Kataloge des Oberösterreichischen Landesmuseums N.F.* 107: 227-232.
- WIEHMANN 2003. Albanerpetontidae (Lissamphibia) aus dem Mesozoikum der Iberischen Halbinsel und dem Neogen von Süddeutschland.– Inaugural-Dissertation zur Erlangung des Grades eines Doktors am Institut für Geologische Wissenschaften – Fachrichtung Paläontologie der Freien Universität Berlin: 160 p.
- YIMING, L., NIEMELÄ, J. & DIANMO, L. 1998. Nested distribution of amphibians in the Zhoushan Archipelago, China: Can selective extinction cause nested subsets of species?– *Oecologia* 113: 557-564.
- YUAN, W., KEQIN, G. & XING, X. 2000. Early evolution of discoglossid frogs: new evidence from the Mesozoic of China.– *Naturwissenschaften* 87: 417-420.

- ZUG, G.R. 1978. Anuran locomotion – Structure and function, 2: Jumping performance of semiaquatic, terrestrial, and arboreal frogs.– *Smithsonian Contributions to Zoology* 276: 1-31.
- ZUG, G.R. & ALTIG, R. 1978. Anuran locomotion – Structure and function: The jumping forces of frogs.– *Journal of Washington Academy Science* 68(4): 144-147.
- ZWEIFEL, R.G. 1956. Two pelobatid frogs from the Tertiary of North America and their relationships to fossil and recent forms.– *American Museum Novitates* 1762: 1-45.