

Egy fejlett béka a felső-kréta (santoni) Csehbányai Formációból (Iharkút, Bakony hegység)

SZENTESI Zoltán¹, VENCZEL Márton²

¹ELTE TTK, Őslénytani Tanszék; 1117 Budapest, Pázmány Péter sétány 1/c (crocutaster@gmail.com)

²Țării Crișurilor Museum, B-dul Dacia 1-3, RO-410468 Oradea, Romania (mvenczel@gmail.com)

An advanced anuran from the Upper Cretaceous (Santonian) Csehbánya Formation (Iharkút, Bakony Mountains)

Abstract

In this paper a new anuran genus and species is described, based on isolated ilia and tibio-fibulae from the Iharkút locality (Late Cretaceous, Santonian), Hungary, in the Csehbánya Formation. This distinctive ilium exhibits at least two autapomorphoses: (1) an iliac crest which is heavily built, extremely high, and sculptured laterally by longitudinal grooves and, posteriorly, anastomosing ridges and (2) an interiliac tubercle that is huge and medially bears on extensive sutural surface developed at the level of the proacetabular region. Details of the iliac crest and ilioischial junction suggest a type of frog which is a member of the Neobatrachia and possibly, closely related to ranoids. Based on its ilial features, this Hungarian frog can be interpreted as an aquatic form that descended from a more terrestrial, jumping ancestor. Assuming that its higher level affinities are correct, the new Hungarian frog indicates a significant temporal extension for neobatrachians in Europe from the late Palaeocene back into the Santonian.

Keywords: Amphibia, Anura, Upper Cretaceous, Santonian, Hungary, palaeobiogeography

Összefoglalás

Az iharkúti felső-kréta (santoni) gerinces lelőhelyről új béka genust és fajt sikerült kimutatni izolált hátsó függesztő-övek és lábszárcsontok alapján. A lelőhelyről leírt ilium legalább két fontos autapomorph bélyeget mutat. Az (1) erőteljes, és igen magas csípőtaréj, mely lateroventralisan hosszirányban elnyúló bordákkal és mély barázdákkal díszített, és (2) a preacetabularis régióba is elnyúló, medialisan is erőteljesen kiterjedő interiliaris tuberculum. Ezek a jellegzők arra utalnak, hogy az iharkúti lelőhelyről előkerült békaleletek a Neobatrachiák közé, és azokon belül is a Ranoidae családhoz sorolhatók. A hátsó függesztő-övek morfológiája alapján ezek a békák nagy valószínűséggel vízi életmódú formák voltak, és jó ugróképesekkel rendelkeztek, így ősei lehetnek a mai modern valódi békáknak. Az iharkúti lelőhelyről előkerült leletek nagy valószínűséggel a legidősebb Neobatrachiák Európában.

Tárgyszavak: Amphibia, Anura, felső-kréta, santoni, Magyarország, paleobiogeográfia

Bevezetés

A modern kétéltűek közül (Caudata, Anura és Gymnophyona) a békák (Anura), a taxonba tartozó több mint 5200 fajjal a legváltozatosabbak. A földrajzi elterjedése is ennek a csoportnak a legnagyobb, hiszen jelen vannak az összes kontinensen, kivéve az Antarktisz, sőt néhány sziget kivételével az óceáni szigeteken is megtalálhatóak. Az Anurák monophyletikus eredete számos morfológiai karakterrel bizonyított (FROST et al. 2006). A fosszilis leletek azt sugall-

ják, hogy a Batrachiák (Anura és Caudata) ága valószínűleg elvált a többi Lissamphibiától a középső-perm idején (ANDERSON et al. 2008). A kétéltűek közül az Anuráknak ismert legjobban a fosszilis elterjedése a Lissamphibiák közül, ennek ellenére igen ritka leletek számítanak. A legkorábbi fosszilis Proanura leletek Madagaszkár (*Triadobatrachus massinoti*) és Lengyelország (*Czatkobatrachus polonicus*) felső-triászából kerültek napvilágra (ROČEK & RAGE 2000). Az első valódi békák — *Prosalirus bitis* és *Vieraella herbsti* — az alsó-jurából váltak ismertté, mint

incertae sedis Anurák (SANCHÍZ 1998) vagy alaphelyzetű béka taxonok (GAO & WANG 2001, ROELANTS & BOSSUYT 2005). Az *Eodiscoglossus oxoniensis* a középső- és a felső-jurából a legidősebb ismert tagja az Archeobatrachiákhoz tartozó korongnyelvű (Discoglossidae) békáknak (EVANS et al. 1990). A molekuláris óra viszont a fosszilis leletekkel szemben azt mutatja, hogy a korona-csoporthoz tartozó békák már 55 millió évvel korábban, a triászban kialakultak (ROELANTS & BOSSUYT 2005). Ez hozzávetőlegesen Pangea feldarabolódásával esik egybe, amely jelentős hatást gyakorolhatott a békák biogeográfiai történetére.

Európában az eddig ismert összes kréta és jura korú fosszilis békalelet besorolható volt az Archeobatrachia vagy a Mesobatrachia alrendbe (FROST et al. 2006), de az alsó- és felső-kréta között hiány mutatkozott a fosszilis adatokban (ROČEK 2000). Az alsó-krétában ez a berriasi–barremi

emeletekre korlátozódik: az *Eodiscoglossus santonjae*, *Monsechobatrachus gaudryi* és a *Wealdenbatrachus jucarense* a Discoglossidae családba tartoznak (SANCHÍZ 1998, ROČEK 2000), valószínűleg ide tartozik a *Sunnybatrachus purbekensis* (EVANS & MCGOWAN 2002), és a minden bizonnyal a Mesobatrachiákhoz sorolható *Neusibatrachus wilferti* leletei is ebből az időszakból ismertek (GAO & CHEN 2004, BAEZ & SÁNCHEZ 2007). Csak Franciaország (Font-de-Benon) alsó-krétájából (alsó-cenoman) ismerünk izolált, eddig közelebről meg nem határozott békacsontokat (VULLO & NÉRAUDEAU 2008). A felső-kréta izolált Anura leletek jobbára a campani–maastrichti időszakra korlátozódnak (1. ábra). A franciaországi lelőhelyekről a következő leletek kerültek elő: egy Palaeobatrachidae Villeveyrac-ból (alsó-campani) (BUFFETAUT et al. 1996), pontosabban meg nem határozott Palaeobatrachidae és Discoglossidae fajok



1. ábra. A fosszilis békák előfordulása az európai felső-krétában
Figure 1. Occurrences of fossil frogs in the european Upper Cretaceous

valamint incertae sedis Anurák La Neuve-ből (középső-, felső-campani) (GARCIA et al. 2000) és Discoglossidae Cruzy-ből (?alsó-maastrichti) (BUFFETAUT et al. 1999). A spanyolországi Laño, Chera és La Solana lelőhelyekről is Palaeobatrachidae és Discoglossidae fajok valamint incertae sedis Anurák ismertek (ASTIBIA et al. 1990; DUFFAUD & RAGE 1999; COMPANY et al. 2009a, b). Az erdélyi Hátszegi-medencéből (maastrichti) is számos izolált béka-fosszília került elő, köztük Discoglossidae fajok, mint a *Paralatonia transylvanica*, cf. *Eodiscoglossus* sp. és cf. *Paradiscoglossus* sp. (GRIGORESCU et al. 1999, VENCZEL & CSIKI 2003, FOLIE & CODREA 2005) és insertae sedis Anurák beleértve a *Hatzegobatrachus grigorescui* is (VENCZEL & CSIKI 2003). Ezen kívül ROČEK (2000) említ közelebbiről meg nem határozott békacsontokat két maastrichti korú (Fontllonga és Molí Vell) spanyolországi lelőhelyről.

A harmadik fő Anura csoportba, a Neobatrachiákhoz tartozik a ma élő békák 96%-a, melyekről elmondható, hogy elterjedés szempontjából szinte teljesen kozmopolitáknak tekinthetők. A Neobatrachiák monophiletikus eredete megalapozott, de a csoporton belül kapcsolatok kevésbé megnyugtatóan vannak rendezve, beleértve a tradicionálisan a Neobatrachiákhoz sorolt családokat is (FORD & CANNATELLA 1993, SANCHÍZ 1998, HAAS 2003, FROST et al. 2006). A Neobatrachiák korai evolúciója úgy tűnik, hogy egybeesik Pangea feldarabolódásával (SAVAGE 1973, FELLER & HEDGES 1998, ROELANTS & BOSSUYT 2005). A csoporthoz tartozó legkorábbi fosszilis leleteket a felső-krétából ismerjük. Ide sorolható egy közel teljes hyloida csontváz Dél-Amerikából (apti) (BÁEZ et al. 2008) és izolált ranoida csontok Észak-Afrikából (albai–cenomán) (BÁEZ & WERNER 1996). Az eddig ismert legidősebb európai előfordulása a csoportnak néhány közelebbiről meg nem határozott, izolált varangy (Bufonidae) csontmaradványból áll, melyek Franciaország felső-paleocénjéből kerültek elő (RAGE 2003, RAGE & ROČEK 2003).

Ebben a munkában egy új Neobatrachia genust és fajt ismertetünk iliumok és os crurisok alapján a felső-kréta (santoni) Csehbányai Formációból (Iharkút, Bakony). Ez a magyarországi béka taxon jelen ismereteink szerint a legidősebb Neobatrachia Európában. A cikkben foglalkozunk az új békafaj mozgásmódjával, valamint részben új megvilágításba helyezzük a valódi békák paleobiográfiájának történetét is.

Anatómiai és taxonómiai konvenciók: Az anatómiai leírás során követtük a standard anatómiai orientációs rendszert, valamint a standard anatómiai elnevezéseket. A taxonómiai besorolásnál SANCHÍZ (1998) munkáját vettük alapul.

Intézményi rövidítések: MMP (Municipal Museum of Pásztó): Pásztói Múzeum, Pásztó; MTM: Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest; MTC (Țării Crișurilor Museum): Kőrösvidék Múzeum, Nagyvárad, Románia.

Rendszertani rész

Classis: Amphibia LINNÉ, 1758
 Superordo: Salientia LAURENTI, 1768
 Ordo: Anura FISCHER VON WALDHEIM, 1813
 Subordo: Neobatrachia REIG, 1958
 Familia: *incertae sedis*
 Genus: *Hungarobatrachus* SZENTESI et VENCZEL, 2010
 Típusfaj: *Hungarobatrachus szukacsi* SZENTESI et VENCZEL, 2010

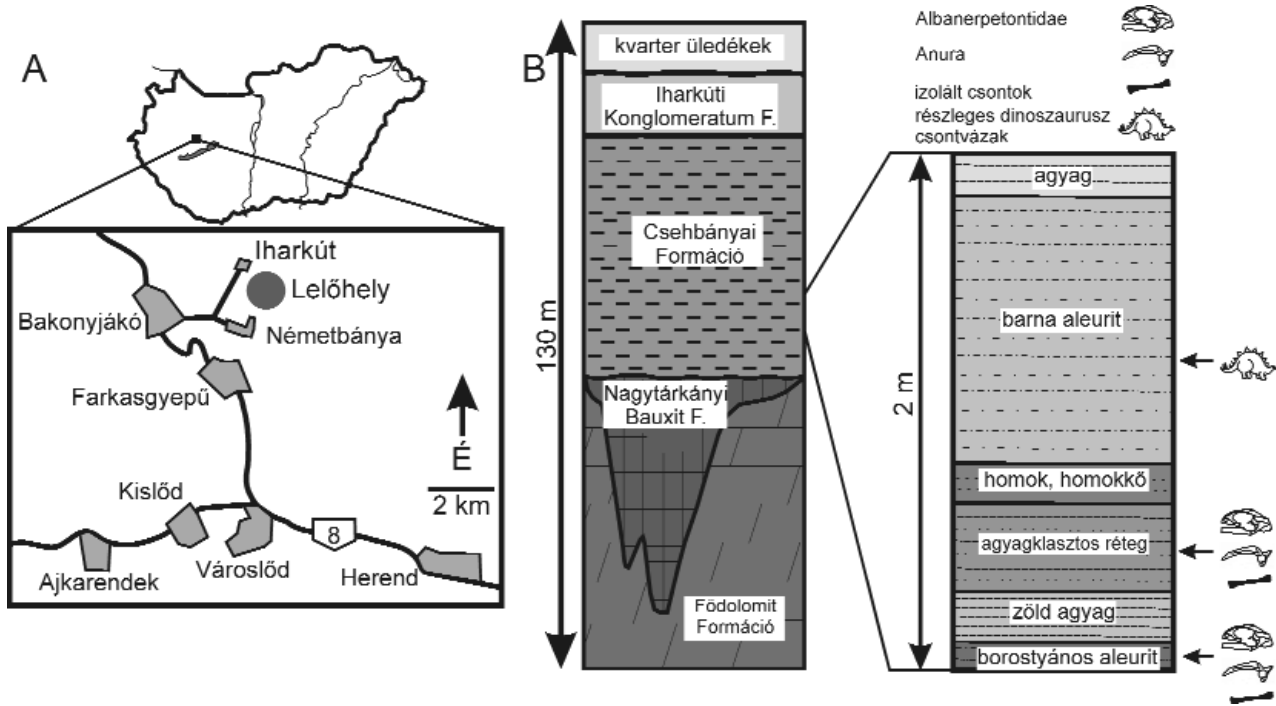
Diagnózis: Megegyezik a típusfajával.

Hungarobatrachus szukacsi
 SZENTESI et VENCZEL, 2010

Holotípus: MTM V 2008.16.1., nem teljes jobb hátsó függesztőv, melyről hiányzik a tuber superius dorsalis része, az ilium posterior vége, valamint a crista iliaca dorso-lateralis 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 (2. ábra, A). Az 50–60 méter vastagságban feltárt fossziliagazdag rétegek (2. ábra, B) a Csehbányai Formációba tartoznak, mely a felső-triász Földolmit karsztos töbreiben felhalmozódott bauxitot (Nagyvárkányi Bauxit Formáció) fedi. A Csehbányai Formáció kora a palinológiai és paleomágneses vizsgálatok alapján felső-kréta, santoni (KNAUER & SIEGL-FARKAS 1992, MÁRTONNÉ SZALAI 2005). A Csehbányai Formáció egy jellegzetes, ciklikus felépítésű folyóvízi-ártéri képződmény, mely igen változatos üledékekből épül fel. Főleg agyag-, tarkaagyag-, aleurolit-, homok- és homokkőrétegek alkotják (HAAS et al. 1977, JOCHA-EDELÉNYI 1988, JOCHA-EDELÉNYI & CSÁSZÁR 1997). A leletek legnagyobb része az agyagklastos réteg fossziliagazdag zsebszerű felhalmozódásaiból kerül elő (ÓSI et al. 2003), de a kétléltű leletek többségét egy magas szervesanyag-tartalmú borostyános réteg tartalmazza (SZENTESI 2007). A lelőhely diverz faunája a békákon kívül tartalmaz hal, albanerpetontida, teknős, squamata, krokodil, dinoszaurusz, pteroszaurusz és madár leleteket is (ÓSI et al. in press). A Csehbányai Formációra helyenként a nummuliteszes középső-eocén Szőci Mészke Formáció, vagy az ennek áthalmazott anyagából álló, szintén középső-eocén Iharkúti Konglomerátum Formáció települ. Előfordul azonban fedőképződményként az oligo-miocén Csatkai Formáció, és ritkábban kvarter képződmények is (GELLAI et al. 1985).

Paratípusok: 5 jobb hátsó függesztőv (MTM V 2008.12.1., 2008.13.1., 2008.15.1., 2008.17.1., 2008.18.1.), 1 bal hátsó függesztőv (MTM V 2008.14.1.); 1 os cruris (MTM V 2008.32.1.); 4 töredékes os cruris (MTM V 2008.19.1., 2008.21.1., 2008.33.1., 2008.34.1.)



2. ábra. A) Az iharkúti felső-kréta (santoni) gerinces lelőhely földrajzi elhelyezkedése (SZENTESI & VENCZEL 2010 nyomán módosítva) és B) a lelőhely szemantikus földtani szelvénye (MAKÁDI et al. 2006 nyomán módosítva)

Figure 2. A) Map showing geographic location of the Upper Cretaceous (Santonian) Iharkút locality (modified from SZENTESI & VENCZEL 2010) and B) generalized stratigraphic column of the locality (modified from MAKÁDI et al. 2006)

Elterjedés: csak a típuslelőhelyről ismert.

Diagnózis: Közepes méretű, melynek testhossza 50–60 mm között lehetett. Megkülönbözteti az összes többi Anurától az erőteljes, nagyon magas csípőtáráj (kb. 2,5-szer magasabb az iliumnál), amely lateralisan bordákkal és barázdákkal díszített, a medialis irányban erőteljesen kifejlesztett interiliaris tuberculum, mely a preacetabularis régióra is kiterjed.

A holotípus leírása

Lateralis nézetben az acetabularis fossa sekély, és majdnem kör alakú, anteroventralisan egy alacsony acetabularis peremmel van határolva (3. ábra). Nincs supraacetabularis fossa. A pars ascendens viszonylag kicsi, és posterodorsalis irányba mutat. A posterior vége enyhén sérült, de ép állapotban valószínűleg túlnyúlik az acetabulum posterior szegélyén. A pars descendens határozottan kisebb, mint a pars ascendens. A preacetabularis zóna anteroventralisan kiszélesedő, és medialisan csatlakozik az interiliaris tuberculumhoz. A tuber superius nagy része hiányzik, de így is jól láthatóan erősen kinyúlik lateralis irányban. A crista iliaca szokatlanul magas (kb. 2,5-szer magasabb az iliumnál), és a lateralis felszíne erőteljes bordákkal és barázdákkal díszített. A bordák és barázdák az acetabularis peremtől indulnak ki, és lateroventralisan sugárszerűen szétfutva beborítják a csípőtáráj egész felszínét.

Medialis nézetben az interiliaris tuberculum harang alakú, a medialis felülete sík, mely gödrökkel és barázdákkal borított. Ez a felszín azt sugallja, hogy a bal és jobb

ilium között szoros kapcsolat volt e szimfizis által. Az interiliaris tuberculum és a dorsalis acetabularis expansió között anteroposterior irányban egy hosszú, sekély barázda húzódik, mely egészen az interiliaris tuberculum dorsolaterális részéig nyúlik. Az ilium keresztmetszetben közel kör alakú, anterior irányban elvékonyodik és dorsalisán konvex lesz.

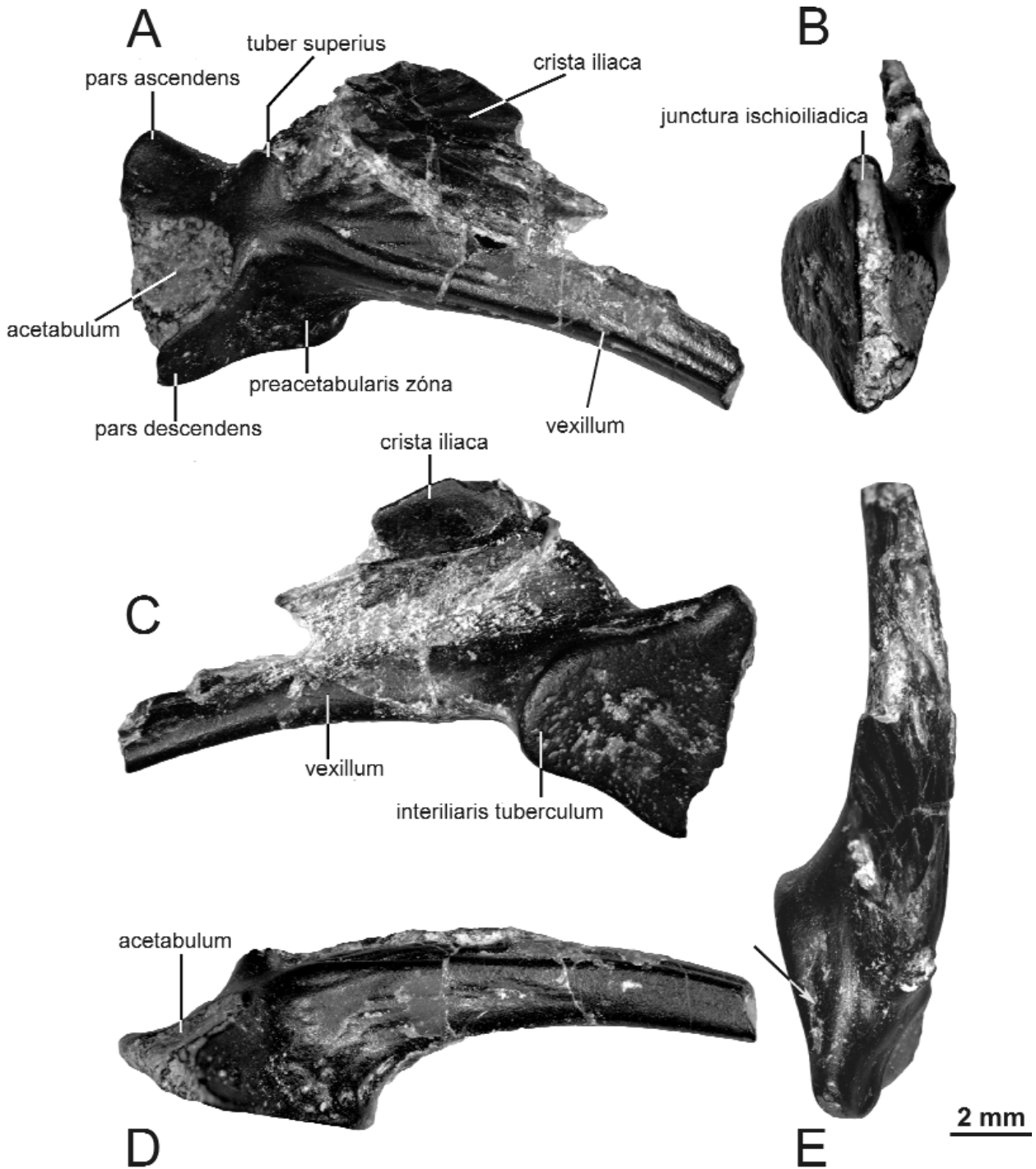
Dorsalis nézetben az interiliaris tuberculum anterior irányban kivastagodik és széles felületen kapcsolódik az iliumhoz. A crista iliaca lateralis felszíne enyhén konvex, a törött anterodorsalis felszíne jól mutatja, hogy a csípőtáráj viszonylag vastag mediolateralisan.

Ventralis nézetben az interiliaris tuberculum és az ilium szélesen összenőtt. Az ilium medialisán enyhén hajlított, és a ventrolaterális felszíne szabálytalan eloszlásban gödröcskékkel borított. A tuber superius erősen kiterjed lateralis irányban.

Posterior nézetben a junctura ischioiliadica ventralis része sérült, de a dorsalis része ép, és jól láthatóan vékony. Az acetabulum és az interiliaris tuberculum szögben kihajló, eredményezve egy ék alakú acetabularis régiót. A crista iliaca posterior nézetben magasabb, mint a pars ascendens.

A paratípusok leírása:

Ilium. Az összes vizsgált ilium nagyon hasonló a holotípushoz, de néhány apró allometrikus különbség és individuális variáció érzékelhető a leletek között. A hat paratípushoz tartozó iliumból kettőt ábrázoltunk és ezek rövid leírását közöljük az alábbiakban.



3. ábra. Jobb ilium (MTM V 2008.16.1.), a *Hungarobatrachus szukacsi* SZENTESI et VENCZEL, 2010 holotípusa

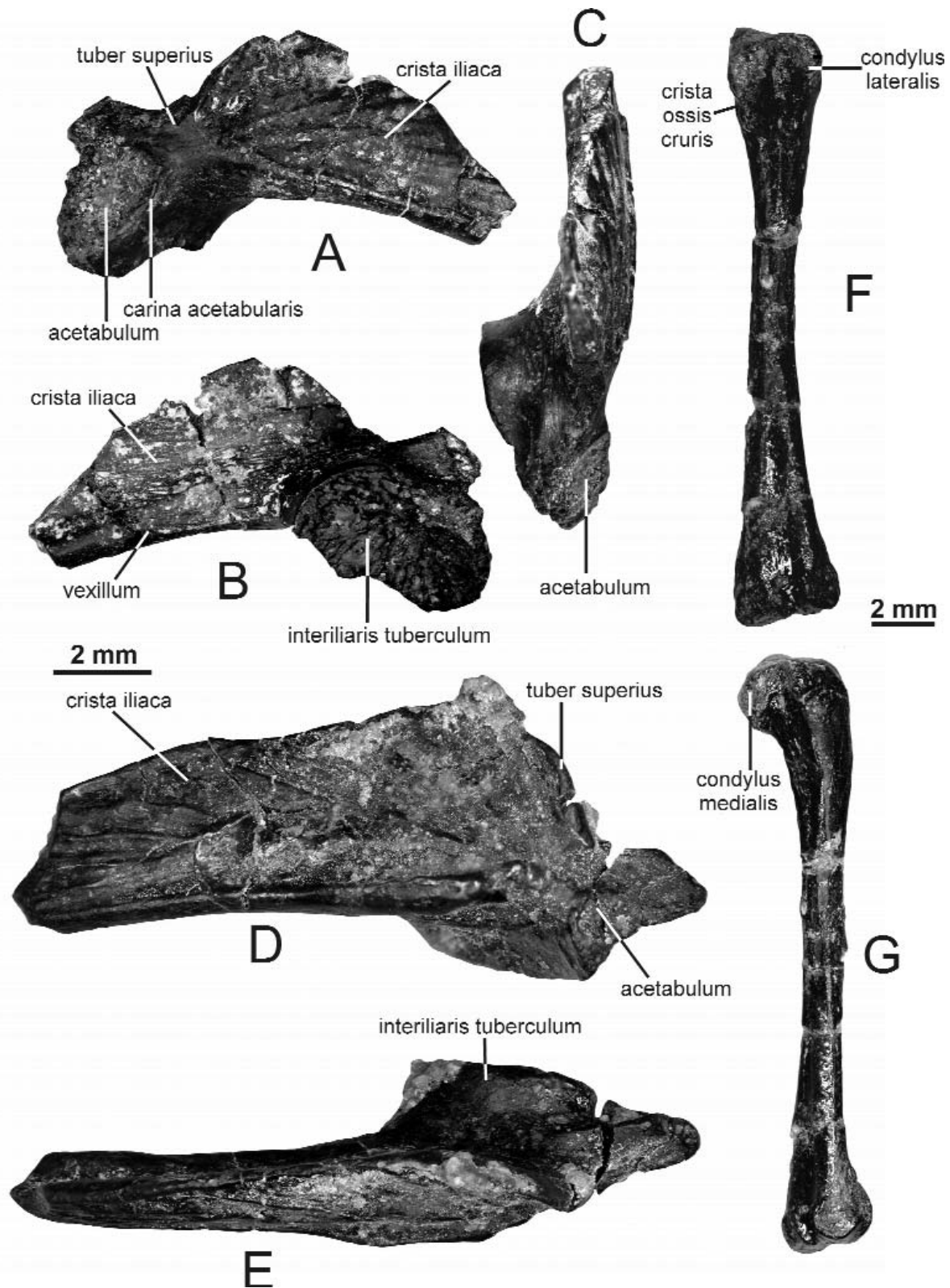
A) Lateralis, B) posterior, C) medialis, D) ventralis és E) dorsalis nézetben. A nyíl az interiliaris tuberculum és a pars ascendens között húzóódó árokra mutat

Figure 3. Holotype right ilium of *Hungarobatrachus szukacsi* SZENTESI et VENCZEL, 2010 (MTM V 2008.16.1.)

In A) lateral, B) posterior, C) medial, D) ventral and E) dorsal views. Arrow indicates the groove between the interiliac tubercle and the dorsal acetabular expansion

Az MTM V 2008.15.1. egy kisméretű jobb ilium (4. ábra, A–C), mely a holotípushoz hasonló megtartású. Ezen a példányon teljes mértékben megőrződött a tuber superius, mely lándzsaszerű és lateralisan kinyúlik. A crista iliaca megőrződött része hasonló morfológiájú a holotípuséhoz, de az acetabularis perem jóval erőteljesebb (a holotípusnál ez a rész kopott, vagy nem csontosodott el teljesen). A

holotípussal összehasonlítva az MTM V 2008.15.1. számú ilium esetében a tuber superius kevésbé terjed ki medialisra, az interiliaris tuberculum medialis felszíne jóval durvább (ez egy erősebb interiliaris kapcsolatot jelezhet) és jobban elszeparálódik a pars ascendenstől. Az MTM V 2008.14.1. bal ilium (4. ábra, D, E) egy kissé nagyobb példány, melyről hiányzik az acetabularis régió legnagyobb része. Lateralis



4. ábra. A-E) *Hungarobatrachus szukacsi* SZENTESI et VENCZEL, 2010 paratípus iliumok és F, G) os cruris
 A-C) Paratípus jobb ilium (MTM V 2008.15.1.), A) lateralis, B) medialis és C) dorsalis nézetben. D, E) paratípus bal ilium (MTM V 2008.14.1.) D) lateralis és E) dorsalis nézetben. F, G) Paratípus jobb os cruris (MTM V 2008.32.1.) F) ventralis és G) lateralis nézetben. A baloldali méretvonal az iliumokra, a jobboldali az os crurisra vonatkozik

Figure 4. Referred ilia (A-E) and tibio-fibula (F,G) of *Hungarobatrachus szukacsi* SZENTESI et VENCZEL, 2010
 A-C) Referred right ilium (MTM V 2008.15.1.), A) in lateral, B) in medial and C) in dorsal views. D, E) Referred left ilium (MTM V 2008.14.1.), D) in lateral and E) in dorsal views. F, G) referred right tibio-fibula (MTM V 2008.32.1.), F) in ventral and G) in lateral views. Left scale bar is for ilia and right scale bar is for tibio-fibula

nézetben ez az ilium egy erős bordát visel a crista iliaca lateroventralis felszíne mentén. A jól megőrződött tuber superius lándzsa alakú és lateralis kiterjedő. Dorsalis és ventralis nézetben az interiliaris tuberculum medialis felszíne széles és sima. Mindkét említett paratípus iliumnak jobban megőrződött az anterior része a crista iliaca is beleértve, mint a holotípusnak. A csípőtaréj, mely igen magas, hosszan követi az iliumot anterior irányban, medialis, valamint lateralis irányból nézve pedig aszimmetrikus és konvex. A crista iliaca posterior vége közel egy vonalban van, vagy egy kicsit előrébb, mint az acetabulum anterior szegélye. Anterior irányban ettől a ponttól a crista iliaca erősen íveltlen halad tovább, a legnagyobb íve az acetabularis régióval szemben van, majd innentől fokozatosan hajlik az iliumhoz. Nincs olyan ilium az eddig ismert fosszilis anyagban, melyen teljes mértékben megőrződött volna, de az ismert leletek alapján kijelenthető, hogy a csípőtaréj az ilium teljes hosszában végig húzódhatott.

Os cruris. A legjobban megőrződött MTM V 2008.32.1. példány (4. ábra, F, G) nagy valószínűséggel egy közepes méretű békától származik. A csont viszonylag hosszú, de nem túl vékony és lateralis enyhén hajlított. Az epifizisei teljesen elcsontosodtak, jelezve azt, hogy a lelet egy felnőtt példánytól származik. A condylus medialis nagyobb, mint a condylus lateralis és dorsalis kinyúló. A crista ossis cruris erőteljesebben fejlett a condylus medialishez közelebb eső végén.

Diszkusszió

A *Hungarobatrachus szukacsi* izolált iliumok és os crurisok által ismert. Az iliumokat egy fajhoz tartozónak tartjuk, mert ezen példányok mindegyike mutat két fontos autapomorph bélyeget: (1) az erőteljes felépítésű, igen magas crista iliaca, mely kb. 2,5-szer magasabb, mint az ilium, és a lateralis felszínét anteroposterior irányban elnyúló barázdák és bordák borítják, és (2) az igen erőteljes interiliaris tuberculumot, mely kiterjed a preacetabularis régióra is, medialis széles és erős kapcsolatot biztosítva a jobb és bal ilium között. A leletek alapján alkalmazva az ESTEBAN et al. (1995) metódust, a *Hungarobatrachus* testhosszát 50–60 mm-re becsüljük. Az os crurisok felépítésük alapján sorolhatóak a diagnosztikus iliumokkal egy csoportba. A teljesen kifejlett os cruris jól illeszkedik méretében is a területről leírt iliumokhoz.

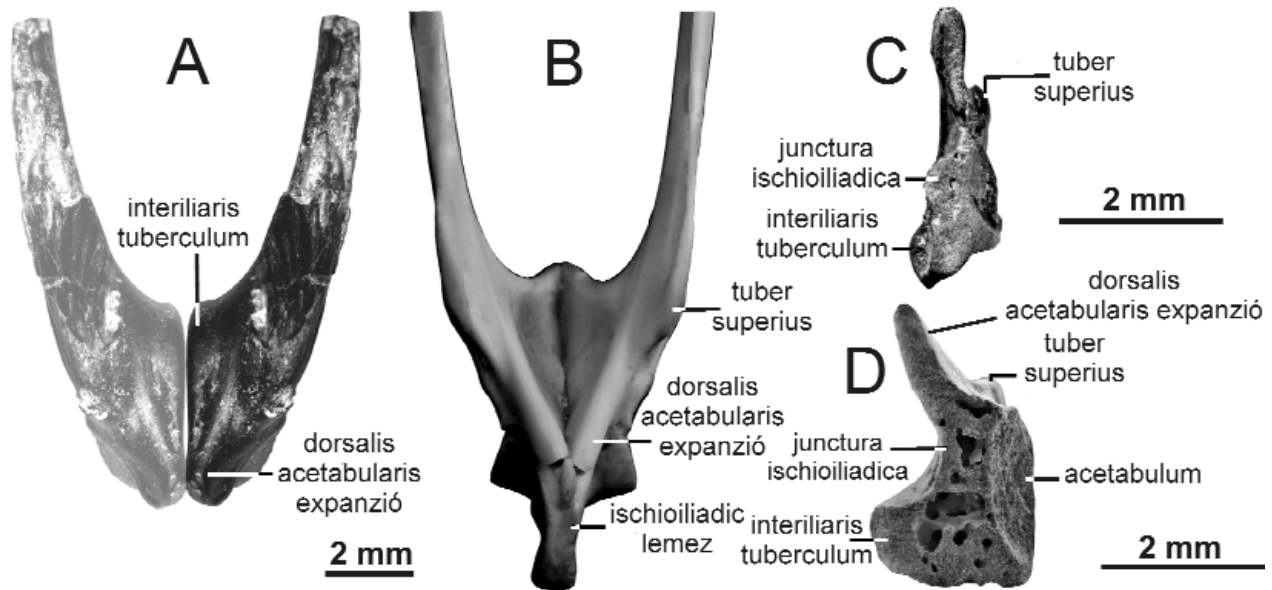
Csonttani bélyegek alapján az iharkúti leletek a jelenleg ismert Neobatrachiákhoz (FORD & CANNATELLA 1993, FROST et al. 2006) tartoznak, de a csoporton belül nem találhatóak ennyire speciális felépítésű csontokkal (mint ilium és os cruris) rendelkező taxonok, ezért a *Hungarobatrachus* nem lehet egyértelműen ide sorolni, bár az ilium felépítése ezt sugallja. Az extrém magas crista iliaca és vékony ilioischiac junctiona együttes kombinációja csak a Neobatrachiáknál jelenik meg, azok között is a ranoid típusú békáknál. Bár a csípőtaréj széleskörűen elterjedt a békák körében, jelen van az összes Pipidae fajnál, néhány Disco-

glossidae és Leptodactylidae, valamint a hemiphractin hylidáknál és a legtöbb Ranoidae fajnál (PRASAD & RAGE 2004), de a *Hungarobatrachus*nál megfigyelt extrém magas crista iliaca, csak néhány Ranoidae-re jellemző. A *Hungarobatrachus*nál a csípőtaréj maximális magassága kissé hátrébb esik, mint az acetabularis régió anterior része, mely jellemző a tipikusan jó ugró képességű békákra (pl. *Rana dalmatina*). Viszont a Ranidae fajokkal ellentétben a *Hungarobatrachus* csípőtaréja mediolateralis vastag [ez a felépítés megjelenik néhány leptodactylida formánál (HEYER 1969)] és lateralis erősen díszített. Ez a két vonás egyaránt azt mutatja, hogy a csípőtaréjhoz erős és nagyméretű izmok tapadtak, mégpedig az iliacus externus, a 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*, *Discoglossus*), a csípőtövis vastag, ovális vagy megnyúlt alakú, melynek soha nincs lateralis kiterjedése és a crista iliaca posterolateralis szegélyén helyezkedik el. A fosszilis *Wealdenbetrachus* (*Discoglossidae*) iliumok hasonlítanak a *Hungarobatrachus*hoz abban, hogy a tuber superius lateralis irányban is kiterjed és van magas csípőtaréjuk (FEY 1988; ROČEK 2008), de a *Hungarobatrachus* esetében sokkal hátrébb helyezkedik el a csípőtövis és különbözik lándzszerű alakjában, valamint a jóval erőteljesebb lateralis kiterjedésében is. A *Wealdenbetrachus* csípőtaréja jóval alacsonyabb, vékonyabb, és hiányzik róla az erőteljes bordák és barázdák is. A tuber superius lateralis kiterjedése megjelenik a szub-szaharai homokba beásó életmódú *Tomopternánál* (*Pyxicephalidae*) is, (CLARKE 1981, SCOTT 2005), de a csípőtövis acetabulumhoz viszonyított elhelyezkedése teljesen más (SAMPSON 2003), és a csípőtaréj is lényegesen alacsonyabb (SCOTT 2005), mint a *Hungarobatrachus* esetében.

A *Hungarobatrachus* mozgása

Az ugró és úszó mozgást a békáknál elősegítik a nagyméretű iliacus externus és iliofemoralis izmok, mivel mindegyik csípőhajlító izom (NAUWELAERTS et al. 2005). A musculus iliacus externus a csípőtaréj dorsolateralis felszínéhez tapad, vagy kétfelé oszlik néhány taxon esetében (PŘIKRYL et al. 2009), míg a musculus iliofemoralis a tuber superius posteroventralis felszínétől ered. A *Hungarobatrachus* erőteljes csípőtaréja és csípőtövis azt sugallja, hogy erős ugró vagy jó úszó lehetett, esetleg mindkettő.

A *Hungarobatrachus* interiliaris tuberculum egyedülállóan fejlett, csontos kitöltésként van jelen az acetabularis és preacetabularis régiók között, és egy nagyméretű symphyialis felületet alkot (5. ábra, A). Ez a széles és erős suturalis kapcsolat valószínűleg minimálisra redukálta a jobb és bal iliumok közötti elmozdulást az interiliaris ízületnél, így a csípőtaréjra tapadó feszítő izmok nagy erőt tudtak posterolateralis irányban kifejteni. Az interiliaris tuberculum kiterjed a preacetabularis régió elé, de az acetabularis régió posterior része vékony. Az acetabularis és



5. ábra. Néhány kiválasztott béka iliuma (A, C, D) és medencéje (B)

A) *Hungarobatrachus szukaesi* SZENTESI et VENCZEL, 2010 (Neobatrachia, familia incertae sedis) holotípus jobb ilium (MTM V 2008.16.1.) fotója dorsalis nézetben A baloldali világosszürke iliumot grafikus megoldással tükröztük a jobboldaliból. B) Recens *Pelophylax ridibunda* (nagy tavibéka, Neobatrachia, Ranidae) medence (Kőrösvidék Múzeum, Nagyvárad, Románia) dorsalis nézetben. C) Középső-miocén (MN 7/8) *Latonia gigantea* (Archeobatrachia, Discoglossidae) jobb ilium (Pásztói Múzeum, Magyarország), Felnémet 2/3, Magyarország. D) *Palaeobatrachus hiri* (Mesobatrachia, Palaeobatrachidae) jobb ilium (MMP.No. 96/4), középső-miocén (MN 7), Mátraszőlős 2 lelőhelyről, Magyarország

Figure 5. Ilium (A, C, D) and pelvis (B) of some selected anura

A) Graphic depiction of articulated holotype ilium (MTM V 2008.16.1.) of *Hungarobatrachus szukaesi* SZENTESI et VENCZEL, 2010 (Neobatrachia, familia incertae sedis.) in dorsal view. Right ilium is the photograph of the holotype; left ilium is shown light grey and is a mirror image of the holotype. B) Pelvis (MTC specimen) of recent *Pelophylax ridibunda* (Neobatrachia, Ranidae) in dorsal view. C) Right ilium (MMP specimen) of *Latonia gigantea* (Archeobatrachia, Discoglossidae) in posterior view, from the Middle Miocene (MN 7/8) of Felnémet 2/3, Hungary. D) Right ilium (MMP.No. 96/4) of *Palaeobatrachus hiri* (Mesobatrachia, Palaeobatrachidae) in posterior view, from the Middle Miocene (MN 7) of Mátraszőlős 2, Hungary

subacetabularis részek posterior irányú kivastagodása a békák közül a Bombinatoridae és a Discoglossidae családra jellemző (5. ábra, C), de ezeknél a csoportoknál az iliumok sohasem csontosodnak össze. A legtöbb békánál az iliumok a szeméremcsont-ülőcsont alkotta lemeznél kapcsolódnak össze (5. ábra, B), bár a Pipidae, Palaeobatrachidae fajknál és a *Hungarobatrachus*-nál a nagy interiliaris tuberculum a legfőbb kapcsolódási pont a subacetabularis régióban a bal és jobb ilium között (5. ábra, A, D). Összehasonlítva a *Hungarobatrachus*-sal, a preacetabularis zóna a Pipoidáknál (Pipidae + Palaeobatrachidae + Rhinophrynidae) redukált, és az összes Pipidae fajnak egy különleges módon csúszó medencéje van, melynél az ilium enyhén lapított dorso-ventralisan, a crista iliaca nagyon alacsony, és a csípőtaréj anterior vége pedig lateralisan eltolódott. A jól fejlett proximomedialis condylus a *Hungarobatrachus* os crurisan szintén emlékeztet a Palaeobatrachidae és a Pipidae fajokéra.

A Pipidae és a Palaeobatrachidae alrend fajai jól úszó, vízi életmódú formák, ezért az ezekbe a csoportokba tartozó békáknak nagy és speciális felépítésű interiliaris tuberculumuk van, a *Hungarobatrachus*-hoz hasonlóan. Éppen ezért valószínűsíthető, hogy ez utóbbi is kiváló úszó volt és hasonló életmódot folytathatott. A különbségek a *Hungarobatrachus*, a Pipidae valamint Palaeobatrachidae típusú iliumok között valószínűleg a taxonok eltérő evolúciós történetéből adódnak. A *Hungarobatrachus* egy másik csoport tagja (Neobatrachia kontra Pipoidae), ezért újszerű

karaktereket mutat a Pipoidákhoz képest. A jól fejlett crista iliaca alapján a *Hungarobatrachus* valószínűleg jó ugróképesű szárazföldi életmódú formától származik, és csak másodlagosan alkalmazkodott a vízi életmódhoz. Az úszóképesség kialakulását követhette az ilium robusztusabbá válása és a crista iliaca megerősödése, melyeket a szárazföldi őstől örökölt, majd a combizmok megnövekedése az úzás következményeként, elősegítve egyúttal a zsákmány elfogását és a többi ragadozó elől való menekülést.

Paleobiogeográfia következtetések

Ha a magasabb szintű besorolás korrekt, akkor a *Hungarobatrachus* jelenléte a santoniban azt jelzi, hogy a Neobatrachiák, sőt valószínűleg a Ranoidák már jóval korábban megjelentek Európában, mint ahogy azt eddig gondolták. FELLER & HEDGES (1998) szerint a Pangea szuperkontinens feldarabolódásának kezdetén a szalamandra-félék és az Archeobatrachiákhoz tartozó békák Lauráziában rekedtek, a Gymnophyonák és Neobatrachiák pedig Gondwanán. Széleskörűen elismert tény, hogy a Ranoideák Afrikában alakultak ki (SAVAGE 1973, FELLER & HEDGES 1998, BIU & BOSSUYT 2003) és a legkorábbi előfordulásuk Szudán albai-cenoman időszakára tehető (BÁEZ & WERNER 1996). A mezozoikum és a paleogén során a Tethys elválasztotta Afrikát Euráziától, míg a késő-

eocénben az afro-arábiai lemez össze nem ütközött az eurázsiai kontinenssel (VAN YPEREN et al. 2005). Valójában igazi földhídszerű kapcsolat Afrika és Eurázsia között először a kora-miocénben alakult ki (RÖGL 1999, RAGE & ROČEK 2003). A Tethys egy tengeri akadályt képezett a Neobatrachiák Európába vándorlása előtt, de még így is legalább két út létezhetett, melyen migrációjuk bekövetkezhetett. Az első lehetőség az úgynevezett „apuliai út” volt, mely egy nem folytonos szárazföldi összeköttetést biztosított a Mediterráneumban Afrika, Európa és Délnyugat-Ázsia között (RAGE 2002, RAGE & ROČEK 2003). A szigetek „lépőkövekként” szolgálhattak néhány szárazföldi és édesvízi gerinces csoport (Bothremydidák teknősök, Madtsoiida kígyók, Abelisaurida dinoszauruszok) számára vándorlásuk során Afrika és Európa között (PEREDA-SUBERBIOLA 2009). A Laurázsia és Gondwana közötti faunacserék fosszilis bizonyítékai eddig főleg csak a campanira és maastrichtira korlátozódtak (GHEERBRANT & RAGE 2006). Ha a Neobatrachiák az apuliai utat használták a Tethysen keresztül Európába, akkor a *Hungarobatrachus* jelenléte az iharkúti lelőhelyen azt jelezheti, hogy már a santoniban szárazföldi kapcsolat lehetett a két kontinens között, ha csak nem már korábban. A kétélűek más úton is eljuthattak Európába. Ilyen lehetőség például a madarak lábához tapadt petékkel való szállítódás, vagy a vízfelszínen sodródó növényi hulladékkal való „tutajozás”. A szigetek közvetlen környezetén esetlegesen alacsonyabb sótartalmú tengervíz is lehetővé teszi az átjutást. Jelenleg gyakori az is, hogy a kétélűeket a nagyobb viharok juttatják át a levegőben egyik szigetről a másikra (VENCES et al. 2003, 2004; MEASEY et al. 2007). Az Enantiornithines madarak és az Azhdarchoid pteroszauruszok egyaránt jelen vannak az iharkúti lelőhelyen (DYKE & ŐSI 2010), a békapetékek rátapadhattak a lábukra vagy a tollazatukra, bár a nagy távolságra való szállításhoz a peték könnyen kiszáradhatnak. Sokkal valószínűbb a peték, vagy már kifejtett békák lebegő növényeken való „tutajozása” és átjutása egyik szárazföldről a másikra.

ŐSI & RABI (2006) szerint a legtöbb iharkúti gerinces taxon euro-amerikai eredetű, és csak néhány endemikus taxon van jelen. A Bothremydidák teknősök és az Abelisauridae dinoszauruszok viszont gondwanai eredetűek lehetnek (ŐSI et al. 2007). Mint Neobatrachia, a *Hungarobatrachus* egy újabb taggal gazdagítja az Iharkútról előkerült gondwanai eredetű faunaelemek számát. A Neobatrachiák hiánya más felső-kréta európai lelőhelyeken adódhat a fosszilis leletek szegényes előfordulásából, vagy lehetséges az is, hogy ezek a modern békák Európát az Adriai mikrolemezen keresztül kolonizálták.

A modern kétélűek közötti diverzitás ROELANTS et al. (2007) molekuláris analízise alapján nagyon alacsony volt és stagnált a jura és a kora-kréta (~200–100 M év) időszakban, a késő-krétában kezdett el növekedni (~100–80 M év), és drámaian gyors növekedést mutat a kréta végén. A kétélűek gyors diverzifikációja a késő-krétában kezdődött, mely a környezet megváltozásával függhet össze. 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). A korai molekuláris filogenetikai tanulmányok (VAN DER MEIDEN et al. 2005) szerint a Ranoidea főcsalád nagyjából 90 M évvel ezelőtt alakulhatott ki, és fő radiációjuk Afrikában következhetett be 85,8–73 M évvel ezelőtt. Ezek a becslések azt sugallják, hogy a Ranoidea, beleértve a *Hungarobatrachus* őseit is, elég nagy populációt alkothattak ahhoz, hogy elterjedhessenek Afrikában, és legalább a santoniban, a Mediterráneumon keresztül eljuthattak Európába is.

Következtetések

A *Hungarobatrachus szukacsi*, a késő-kréta (santoni) béka, a Neobatrachiákhoz sorolható. A Neobatrachia jellegét ennek a békának a nagyon magas és erőteljes csípőtaréj és a viszonylag vékony junctura ischioiliadica adja. A meglévő fosszilis anyag (iliumok és os crurisok) alapján a *Hungarobatrachus* két autapomorph bélyeg alapján különíthető el: (1) az erőteljes felépítésű és nagyon magas crista iliaca, mely lateralisan longitudinalis árkokkal és bordákkal díszített és (2) a nagyméretű interiliaris tuberculum, széles medialis ízesülési felszínnel, mely elnyúlik a preacetabularis régióba is.

Az erőteljes csípőtaréj (mely tipikus a recens, jó ugró békáknál) és a nagyméretű interiliaris tuberculum általi széles interiliaris kapcsolat (mely hasonló felépítésű, mint a Pipidae és a Palaeobatrachidae fajoknál, melyek mindegyike jó úszó) szokatlan kombinációja, azt sugallja, hogy a *Hungarobatrachus* egy olyan vízi életmódú béka volt, melynek ősei szárazföldi eredetűek.

Amennyiben helytálló, hogy a *Hungarobatrachus* Neobatrachia, akkor a csoport Európában nem a paleocén végén, hanem már legalább a késő-krétában (santoni) jelent. A Neobatrachiák első hulláma Afrikából Európába a Tethysen keresztül érkezhettek, az időszakos apuliai utat használva, vagy áttutajozva a víz felszínén.

Köszönetnyilvánítás

A szerzők köszönik ŐSI Attilának (ELTE–MTA „Lendület” Dinoszaurusz Kutatócsoport), hogy lehetőséget adott az iharkúti lelőhely kétélű fossziliáinak tanulmányozására és hasznos információkkal szolgált a lelőhellyel kapcsolatban. Köszönjük James D. GARDNERnek (Royal Tyrrel Museum, Drumheller), hogy információkat nyújtott az eddig még publikálatlan észak-amerikai mezozoos békákkal kapcsolatban. Köszönjük Borja SANCHÍZNAK (Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid), Jean-Claude RAGENAK (Muséum National d’Histoire Naturelle, Paris) és Zbynek ROČEKNEK (Academy of Sciences and Charles University, Prága) a nehezen elérhető, de fontos publikációk megszerzésében nyújtott segítségét, valamint GÖRÖG ÁGNESNEK és GALÁCZ ANDRÁSNAK (ELTE Őslénytani

Tanszék) a felmerült egyéb problémákban nyújtott segítségükért. Külön köszönet illeti azokat akik a rendszeres ásatások során segítettek a csonttartalmú üledékek iszapolási munkálataiban. Köszönöm PAZONYI Piroskának (MTA-MTM Paleontológiai Kutatócsoport) és GASPARIK

Mihálynak (Magyar Természettudományi Múzeum) ezen cikk alapos, mindenre kiterjedő bírálatát és a hasznos tanácsokat. A kutatást támogatta az OTKA PD 75021 és NF 84193 pályázata, a Hantken Miksa Alapítvány, a Magyar Természettudományi Múzeum és a Jurassic Foundation.

Irodalom — References

- ANDERSON, J. S., REISZ, R. R., SCOTT, D., FRÖBISCH, N. B. & SUMIDA, S. S. 2008: A stem batrachian from the Early Permian of Texas and the origin of frogs and salamanders. — *Nature* **453**, 515–518.
- ASTIBIA, H., BUFFETAUT, E., BUSCALIONI, A. D., CAPPETTA, H., CORRAL, C., ESTES, R., GARCIA-GARMILLA, F., JAEGER, J. J., JIMENEZ-FUENTES, E., LE LOEUFF, J., MAZIN, J. M., ORUE-ÉTXEBARRIA, 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.
- BÁEZ, A. M., MOURA, G. J. B. & GÓMEZ, R. 2008: The diverse batrachofauna from the Aptian Crato Formation and its bearing on the main radiation of hyloid frogs. — Abstracts of Papers, 68th Annual Meeting, Society of Vertebrate Paleontology. Cleveland, Ohio, USA, 15–18 October 2008. *Journal of Vertebrate Paleontology* **28** (Supplement to no. 3), 47A.
- BÁEZ, A. M. & SANCHÍZ, B. 2007: A review of *Neusibatrachus wilfertii*, an Early Cretaceous frog from the Montsec Range, northeastern Spain. — *Acta Paleontologica Polonica* **52**, 477–487.
- BÁEZ, A. M. & WERNER, C. 1996: Presencia de anuros ranoideos en el Crétacico de Sudan. — *Ameghiniana* **33**, 1–460.
- BIJU, S. D. & BOSSUYT, F. 2003: New frog family from India reveals an ancient biogeographical link with the Seychelles. — *Nature* **425**, 711–714.
- 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.
- CLARKE, B. T. 1981: Comparative osteology and evolutionary relationships in the African Raninae (Anura, Ranidae). — *Monitore Zoologica Italica* (Suppl.) **15**, 285–331.
- COMPANY, J., SZENTESI Z. & MAKÁDI L. 2009a: Amphibians from the Latest Maastrichtian La Solana locality, Valencia Province, Spain. — *7th European Workshop of Vertebrate Paleontology Meeting, Berlin, Germany, 20–24 July 2009. (Abstract volume of the 7th Annual Meeting of the EAVP)*, p. 21.
- COMPANY, J., SZENTESI Z. & MAKÁDI L. 2009b: Amphibians and lizards from the Upper Cretaceous (Late Campanian Early Maastrichtian) Sierra Perenchisa Formation (Valencia Province, Spain). — *7th European Workshop of Vertebrate Paleontology Meeting, Berlin, Germany, 20–24 July 2009. (Abstract volume of the 7th Annual Meeting of the EAVP)*, p. 20.
- DUELMANN, W. E. & TRUEB, L. 1986: *Biology of Amphibians*. — McGraw Hill, New York, 670 p.
- 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.
- DYKE, G. J. & ÓSI, A. 2010: A review of Late Cretaceous fossil birds from Hungary. — *Geological Journal* **45**, 434–444.
- 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.
- 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. & MUSSET, F. 1990: A discoglossid frog from the Middle Jurassic of England. — *Palaeontology* **33**, 299–311.
- 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.
- FORD, L. S. & CANNATELLA, D. C. 1993: The major clades of frogs. — *Herpetological Monographs* **7**, 94–117.
- 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 archeobatrachian anuran clades. — *Journal of Vertebrate Paleontology* **21**, 460–476.

- GARCIA, G., DUFFAUD, S., FEIST, M., MARANDAT, B., TAMBÉREAU, 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.
- GAUPP, E. 1896: *Anatomie des Frosches I. Lehre vom Skelet und vom Muskelsystem*. — Friedrich Vieweg und Sohn, Braunschweig, 1–229.
- GELLAI, M., KNAUER, J., TÓTH, K. & SZANTNER, F. 1985: Az iharkúti bauxitterület rétegtani viszonyai. — *Földtani Közlöny* **115**, 23–44.
- GHEERBRANT, E. & RAGE, J.-C. 2006: Paleobiogeography of Africa: how distinct from Gondwana and Laurasia? — *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **241**, 224–246.
- 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.
- HAAS, A. 2003: Phylogeny of frogs as inferred from primary larval characters (Amphibia; Anura). — *Cladistics* **19**, 23–90.
- HAAS, J., JOCHA-EDELÉNYI, E. & CSÁSZÁR, G. 1977: Mezozoos formációk vizsgálata a Dunántúli-középhegységben. — *A Magyar Állami Földtani Intézet Évi Jelentése az 1975. évről*, 259–272.
- 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.
- 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*. 83–84.
- KNAUER, J. & SIEGL-FARKAS, Á. 1992: Palynostatigraphic position of the Senonien beds overlying the Upper Cretaceous bauxit Formations of the Bakony Mountains (A bakonyi felső-kréta bauxitformációk szenon fedőképződményeinek palynostatigráfiai helyzete). — *A Magyar Állami Földtani Intézet Évi Jelentése az 1990. évről*, 463–471.
- MAKÁDI, L., BOTFALVAI, G. & ÓSI, A. 2006: Egy késő-kréta kontinentális gerinces fauna a Bakonyból I.: halak, kétéltűek, teknősök, gyökök. — *Földtani Közlöny* **136/4**, 487–502.
- MÁRTONNÉ SZALAI E. 2005: Paleomágneses vizsgálatok Iharkúton. — *Kézirat*, ELTE TTK, Alkalmazott Földtani Tanszék, Budapest 1 p.
- 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., VENCES, M., DREWES, R. C., CHIARI, Y., MELO, M. & BOURLES, B. 2007: Freshwater paths across the ocean: molecular phylogeny of the frog *Ptychocheilus newtoni* gives insights into amphibian colonization of oceanic islands. — *Journal of Biogeography* **34**, 7–20.
- 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., STAMHUIS, E. J. & AERTS, P. 2005: Propulsive force calculations in swimming frogs I. A momentum-impulse approach. — *The Journal of Experimental Biology* **208**, 1435–1443.
- ÓSI, A. & RABI, M. 2006: Késő-kréta kontinentális gerinces fauna a Bakony-hegységből II: krokodilok, dinoszauruszok (Therapoda, Aves, Ornithischia), pteroszauruszok. — *Földtani Közlöny* **136**, 503–526.
- ÓSI, A., WEISHAMPEL, D. B. & JIANU, C.-M. 2003: Dinosaurs from the Upper Cretaceous of Hungary. — In: PETCULESCU, A. & ȘTIUCĂ, E. (Eds.): *Advances in Vertebrate Paleontology, Hen to Pantha*, 117–120. Bucharest.
- ÓSI, A., APESTEGUÍA, S., PABLO-GALLINA, P. A. & GALÁCZ, A. 2007: Gondwana-eredetű faunaelemek az iharkúti késő-kréta gerinces anyagban. — *10. Magyar Őslénytani Vándorgyűlés 2007. május 24–26. Budapest*, 31–32.
- ÓSI, A., RABI, M., MAKÁDI, L., SZENTESI, Z., BOTFALVAI, G. & GULYÁS, P. (in press): The Late Cretaceous continental vertebrate fauna from Iharkút (Western Hungary, Central Europe): A review. — GODEFROIT, P. (ed.): *Bernissart Dinosaurs and Early Cretaceous Terrestrial Ecosystems*. Indiana University Press
- 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.
- 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.
- PŘÍKRÝL, 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.
- RAGE, J.-C. 2002: The continental Late Cretaceous of Europe: toward a better understanding. — *Comptes Rendus Palevol* **1**, 257–258.
- RAGE, J.-C. 2003: The oldest Bufonidae (Amphibia, Anura) from the Old World: a bufonid from the Paleocene of France. — *Journal of Vertebrate Paleontology* **23**, 462–463.
- 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.
- ROČEK, Z. 2000: Mesozoic anurans. — In: HEATWOLE, H. & CARROLL, R. L. (eds): *Amphibian Biology, vol. 4, Paleontology: The Evolutionary History of Amphibians*. Sydney, Surrey Beatty & Sons, 1295–13331.
- ROČEK, Z. 2008: The Late Cretaceous frog *Gobiatia* from Central Asia: its evolutionary status and possible phylogenetic relationships. — *Cretaceous Research* **29**, 577–591.
- ROČEK, Z. & RAGE, J.-C. 2000: Proanuran stages. — In: HEATWOLE, H. & CARROLL, R. L. (eds): *Amphibian Biology, vol. 4, Paleontology: The Evolutionary History of Amphibians*, Sydney, Surrey Beatty & Sons, 1283–1294.
- 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: Archeobatrachian 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.
- SANCHÍZ, B. 1998: Salientia. — In: WELLNHOFER, P. (ed.): *Encyclopedia of Paleoherpetology*, part **4**, 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.
- SCHNEIDER, H., SCHUTTELPELZ, E., PRYER, K. M. CARNFILL, R., MAGALLÓN, S. & LUPIA, R. 2004: Ferns diversified in the shadow of angiosperms. — *Nature* **428**, 553–557.
- SCOTT, E. 2005: A phylogeny of ranid frogs (Anura: Ranoidea: Ranidae), based on a simultaneous of morphological and molecular data. — *Cladistics* **21**, 507–574.
- SZENTESI, Z. 2007: 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*, 61.
- SZENTESI, Z. & VENCZEL, M. 2010: An advanced anuran from the Late Cretaceous (Santonian) of Hungary. — *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie — Abhandlungen* **256/3**, 291–302.
- VAN DER MEIDEN, 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 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. & CSIKI, Z. 2003: New frogs from the latest Cretaceous of Hațeg Basin, Romania. — *Acta Paleontologica Polonica* **48**, 609–616.
- 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.
- Kézirat beérkezett: 2011. 03. 17.