

A valódi Jurassic Park: a *Komlosaurus* mecseki otthona

BARBACKA MARIA¹ – BODOR EMESE^{2,3}

¹Magyar Természettudományi Múzeum Növénytára
1087 Budapest, Könyves Kálmán körút 40.
E-mail: barbacka@nhmus.hu

²MTA Csillagászati és Földtani és Geokémiai Intézet, Csillagászati és Földtudományi
Kutatóközpont, Eötvös Loránd Kutatási Hálózat Földtudományi Kutatóközpont Földtani és Geokémiai Intézet
1112 Budapest, Budaörsi út 45.
E-mail: bodor.emese@csfk.org

³Eötvös Loránd Tudományegyetem, Őslénytani Tanszék
1111 Budapest, Pázmány Péter sétány 1/C.

Bevezetés

A Mecsek csodás hegyvidékén járva, a sok különféle növény között sokszor páfrányokkal is találkozhatunk. Ezek a földtörténeti értelemben is igen régóta létező növények mai leszármazottai leggyakrabban hűvösebb völgyekben - például a Lámpási-patak partján - a bükkfák árnyékában nőnek. Nehéz elképzelni, de hogyha kb. 200 millió évet visszautazhatnánk az időben, teljesen más táj, klíma és élőlények fogadnának bennünket. A Mecsek-hegység azonban bőven rejt „időkapszulákat”, a szénbányászat pedig ablakot nyitott erre a mintegy 200 millió évvel ezelőtti, alsó-jura időszaki világra.

A széntelegek meddőjében megőrződött ősmaradványok jóvoltából egy folyó deltáján növő buja, trópusi mocsárerdő és a fák árnyékában futkározó dinoszauruszok képe rajzolódott ki a kutatók előtt a képződmény több mint 150 évre visszanyúló vizsgálata során. 1808-ban már a híres botanikus, Kitaibel Pál is megemlítette a pécsi, vasasi és mázai kőszénkibúvásokat, ám a szénteleges összlet felépítéséről szóló első ismertetés, illetve a Mecsek-hegységet is ábrázoló első földtani térkép a neves francia geológustól, BEUDANT-tól (1823) származik. A XX. század elején a Pécs-Szászvár közti terület különböző pontjain már több fúrás jelezte a későbbi aknák, illetve külfejtések helyét. A kőszén-összlet kora az alsó jura időszak hettangi-alsó szinemuri emeletre, azaz nagyjából 201-196 millió évre tehető.

A kőszén pontos korára több módszer segítségével is következtettek, melyeket összefoglaló néven időrétegtannak (kronoztratigráfia) hívunk. Ezek közül különösen érdekes a különböző növény- és állatcsoportok megjelenésének sorrendjén alapuló, ún. őslénytani időrétegtan. A szén korát ennek megfelelően a benne található apró pollen- és spóraszemcsék is segítettek meghatározni.

A mecseki feketekőszén összlete nem egyforma vastagságú: Pécs mellett a 900 m-t is eléri, majd Szászvár felé haladva elvékonyodik, vastagsága 200 m-re csökken (NAGY 1969). A kőszén leggyakrabban mocsári képződmény: dús mocsárerdőkben a kidőlő fák és elpusztuló növények oxigénszegény környezetben temetődnek be, így a korhadás és lebomlás helyett lassú szénülési folyamat indul el, és fokozatosan felhalmozódik a rengeteg szerves anyag. Milyen hihetetlenül sok növény kellett vajon ahhoz, hogy közel kilométeres vastagságú széntelegeket hozzon létre?

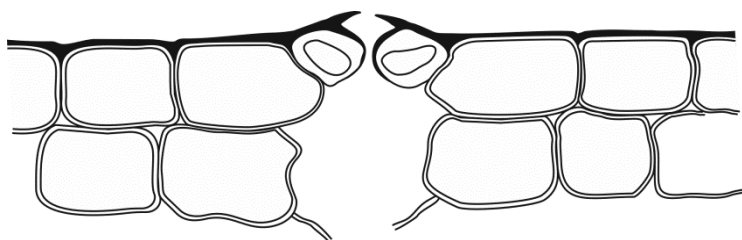
Tudományos módszerek az egykori világ megismerésének szolgálatában

Hogy is képzelhetjük el ezt a világot? A kutatókat számos módszer segíti abban, hogy minél pontosabban megismerhessék a földtörténeti múlt eseményeit és öskörnyezetét. Geokémia, geofizika, ásványtan, kőzettan, üledékföldtan, ősföldrajz és őslénytan összehangolt kutatása segítette a Mecseki Kőszén Formáció képződési körülményeinek megismerését is. Ebben a történetben azonban a legfontosabb szerepet a szén fő tömegét alkotó növények játszották. A kőszénben a növényi elegyrészek vizsgálata a betemetődés- és érés történetét segítenek megismerni. Ezek a részecskék rendszerint már annyira szénültek, hogy az anyanövény, amelyből képződtek legtöbbször nem felismerhető. A kőszéntelepek között azonban bányászati szempontból ugyan meddő, ám őslénytani szempontból nagyon fontos agyagkövek (aleurolitok) találhatók, melyekben a növények lenyomatai is megőrződtek.

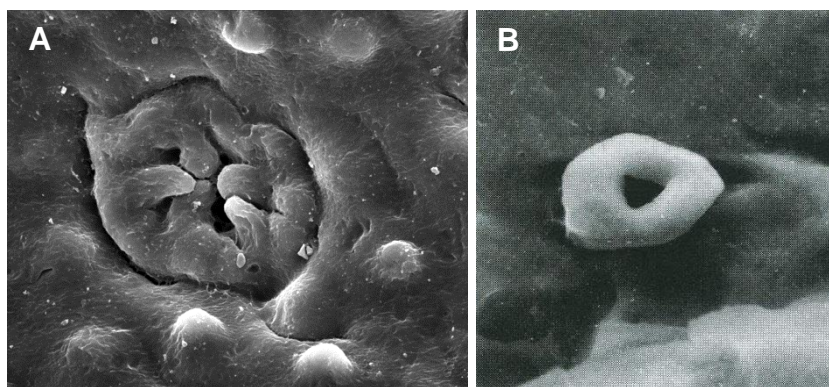
A lenyomatok egy részénél szénülten ugyan, de az eredeti szerves anyag is megmaradt a közetrétegek között, akár egy préselt herbáriumi levél. Az így megmaradt példányok azért különlegesen értékesek a tudomány számára, mert sok esetben a levél bőrszövetét borító védőréteg (kutikula) is megőrződik (**1. ábra**). Ez a vékony, mikroszkóppal vizsgálható hártya a legértékesebb rész a kutatók számára, ugyanis a sejtek lefutása, alakja, sőt a gázcserenyílások (sztómák) is tanulmányozhatók rajta.

A gázcserenyílások vizsgálata a klímakutatás fontos módszere, mert a növény ezek felépítésével az egykori légkör CO₂-szintjére reagált - éppúgy, mint a mai növények. A kutikula a levelek legkülső viaszzerű rétege, amit az epidermisz sejtek termelnek a sugárzás, mechanikai rongálás és klimatikus változások elleni védekezés céljából. Mivel szorosan kapcsolódik a levél felületéhez, az epidermisz összes részletének (sejtek, gázcserenyílások, szőrök és mirigyek) a formáját is megőrzi. A kutikula nagyon ellenálló anyag, így a fosszilizáció és a növény szerves anyagának elpusztulása után is gyakran megmarad és megfelelő kezelés után mikroszkópos vizsgálatra is alkalmas lehet.

A kutikula tulajdonságai alapján tehát fontos



1. ábra: A levél epidermiszének vázlatos rajza, mely mutatja, hogyan illeszkedik a kutikula-réteg a sejtek falához (a levél mindkét felületén hasonlóan). Fosszilizációkor a sejtek általában megsemmisülnek és csak a kutikula marad meg, amely megőrzi az epidermiszre jellemző struktúrák lenyomatát.



2. ábra: Gázcserenyílások Scanning elektronmikroszkópos (SEM) képei: **A)** Egy fenyőféle papillákkal védett gázcserenyílása. A papillák szűkítik a sztóma nyílását, megakadályozva ezzel a nagyobb mértékű vízvesztést. **B)** Magvaspáfrány (*Ctenozamites cycadea*) kutikulája. A sztóma vastagodott gyűrűje tartósan szűkíti a légrést. Ez a szárazságtűrés egyik anatómiai jellemzője (Fotó: Bóka Károly)

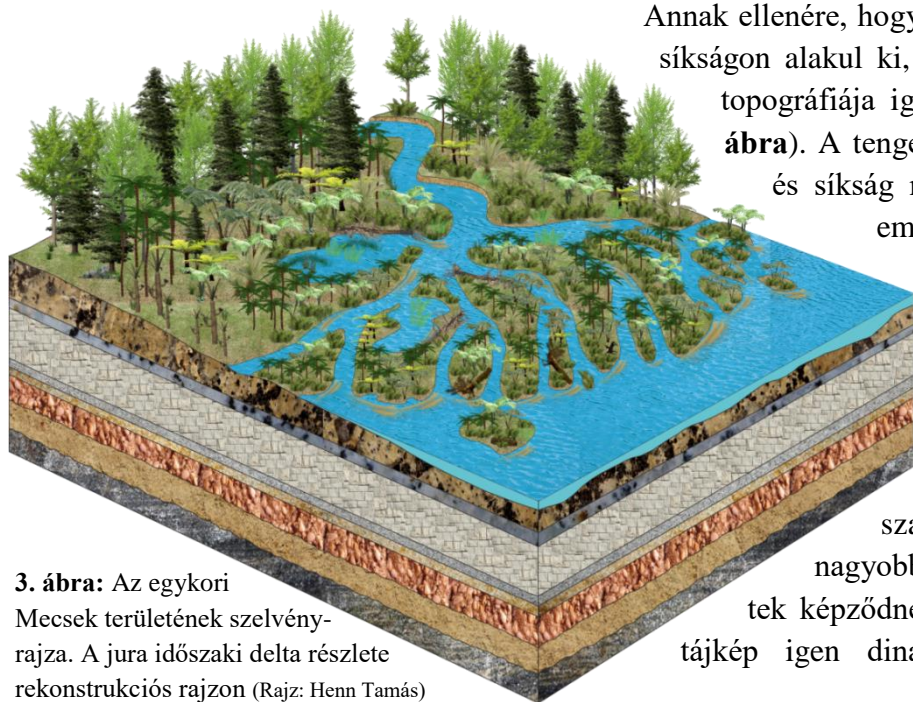
információkhoz lehet jutni arról a klímáról és környezetről, amelyből a növény származik. A vastag kutikula erős védelmet jelent, ami azt jelezheti, hogy a növény olyan helyen nőtt, ahol a szerveit védenie kellett a kiszáradástól. Ez egyaránt lehetett napos, szeles, vagy éppen vízhiányos (száraz vagy sós talaj) hely. Ezzel szemben a vékony kutikula árnyékos, párás, nyugalmas élőhelyet jelez.

A sztómák mérete, sűrűsége és védettsége, illetve az elhelyezkedésük is hasonlóan sok információval szolgálhat. A sűrűbben álló, apróbb sztómák a napos élőhelyek növényeire jellemzőek, míg a nagyméretűek és ritkán állók inkább nedves, árnyékos élőhelyek növényei esetében jellemzőek. Ahol fokozott (állandó vagy periodikus) vízvesztés lehetősége áll fenn, ott a sztómák nyílását általában külön szerkezetek (vastagodott kutikula gyűrűje vagy mozgó papillák) szabályozzák (**2. ábra**). A szőrök vízcseppeket tartva maguk között szintén a kiszáradástól védenek, a kibocsájtó mirigyek pedig segítenek eltávolítani a káros anyagokat (pl. sót) vagy a víztöbbletet.

Az egyes növénycsoportok jelenléte is jó indikátora lehet a klímának, a növények pontos meghatározásához azonban sok vizsgálat szükséges. Az apró részletek, a sejtek tanulmányozásához rendszerint fluoreszcens- és elektronmikroszkópot is használunk. Összességében tehát ezen módszerek segítségével rajzolódik ki előttünk a letűnt világ egyre pontosabb képe.

A folyódelta síkján

A korabeli topográfia rekonstrukciójában az üledékföldtan és a rétegek ismétlődésének vizsgálata (szekvenciasztratigráfia) vannak segítségünkre. Ezek alapján tudjuk, hogy a mai Mecsek-hegység helyén a jura időszakban egy folyó deltatorkolata terült el. A deltavidék a sok álló- és folyóvízzel, mocsárral és szárazfölddel különösen jó viszonyokat biztosított a növények számára, bár e környezet bizonyos részei a vízelöntések miatt meglehetősen gyorsan és rendszeresen pusztultak (BARBACKA 2011).



3. ábra: Az egykori Mecsek területének szelvényrajza. A jura időszaiki delta részlete rekonstrukciós rajzon (Rajz: Henn Tamás)

Annak ellenére, hogy deltatorkolat általában síkságon alakul ki, egy átlagos folyódelta topográfiája igen változatos lehet (**3. ábra**). A tengerbe nyíló folyótorcolat és síkság mellett dűnék és gátak emelkednek ki, de ugyanígy akár meszes szirtetek is lehetnek. A síkságot folyóágak, holtágak, mocsarak, ártéri területek, tavak és szárazföld-nyelvek szabdalják, a tavakon és nagyobb vízfelületeken szigetek képződnek. Ahol víz van, ott a tájkép igen dinamikusán változik. A

tengerszint ingadozása (emelkedés - transzgresszió, illetve visszahúzódás - regresszió) erősen befolyásolja továbbá a folyó viselkedését is. A transzgresszió és a tengervíz előretörése a meder változását is okozza: mélyülés, sekély területek elöntése, föld és homok ráhordása vagy a partok alámosása. Új szigetek, földnyelvek jöhetnek létre, a régiek pedig eltűnhetnek. Mindez igen változatos élőhelyet teremt rengeteg élőlény számára, de legerősebben a növényzetet befolyásolja, mivel a növények a talajhoz vannak kötve. A talaj lepusztulása egyben a növények pusztulását is jelenti, míg az enyhébb változások, mint pl. a kiszáradás vagy az elmocsarasodás egyes fajok pusztulását és más fajok megjelenését idézheti elő. A növények méretük változásával, leveleik méretével, illetve a levelek külső és belső felépítésével képesek alkalmazkodni a környezetükhöz. Ahol az alkalmazkodási mechanizmusok nem elegendőek, ott bizonyos fajok nem képesek hosszabb távon megmaradni, helyettük azonban más fajok jelenhetnek meg. A maihoz hasonlóképpen zajlott ez a jura időszaki Mecsekben is.

Az egykori növényzet

A korabeli növények megismeréshez először gyűjtésre volt szükség. A Mecsek esetében az ősnövény-maradványok a szénbányák (4. ábra) és a hozzájuk tartozó meddőhányók területén kerültek napvilágra. A begyűjthető anyagot főként a megmaradt fosszilis levelek, fadarabok, tobozok, magok és egyéb szaporítóképletek alkották. A mecseki jura flóra feldolgozáshoz szükséges ősnövény-maradványokat az 1989 és 2004 közötti rendszeres, évenkénti gyűjtés biztosította. Ennek eredményeként közel 5000 példány került a Magyar Természettudományi Múzeum Növénytárába, ahol a paleobotanikai gyűjteményt gazdagítják. Ennek a flórának a tudományos feldolgozása és a mecseki jura időszaki táj rekonstrukciója mintegy 30 éve kezdődött és még napjainkban is tart.

Az egykori növényzet megismeréséhez a fosszilis levelek szolgáltatják a legtöbb információt, azonban a növények közti rokonságra, a rendszertani (taxonómiai) hovatartozásukra és az evolúcióra vonatkozó ismereteket elsősorban a szaporítóképletek vizsgálatával nyerhetjük. A növényfajok közti taxonómiai különbségek a levelek formájában, méretében és erezetében, valamint a kutikula szerkezetében is felismerhetők.

A jelenlegi tudásunk szerint a mecseki folyódelta területén a jura időszakban csaknem 50 (46) növényfaj élt. Ezek között egy moha/májmoshaféle (BARBACKA et al. 2019), 4 zsurló- (BARBACKA 2009), 14 páfrány- (BARBACKA et al. 2018, BARBACKA & BODOR 2008), 3



4. ábra: A pécsbányai Karolina-külfejtés 1998-ban. A feketeszen intenzív kitermelésének és az ősnövények gyűjtésének ideje (Fotó: Barbacka Maria)

magvaspáfrány- (BARBACKA 1992, 1994), 6 szágópálma- (BARBACKA 2001), 2 bennettitesz- (BARBACKA 2000), valamint 5 *Ginkgo*-féle (BARBACKA 2002), 10 fenyőféle, és 1 ismeretlen hovatartozású faj került azonosításra. Ezek az ún. „levélfajokon” kívül 16 „szaporítószerv-fajt” különítettünk el az előkerült magtartó kupulák (BARBACKA & BÓKA 2000, 2014), nő- és hímnemű tobozok, valamint a magok és pikkelyek alapján (BODOR 2015). Ez a taxonszám kiemelkedőnek tekinthető, s az európai jura időszaki flórák egyik leggazdagabbjának bizonyult (BARBACKA et al. 2014).



5. ábra: Az *Equisetites* sp. zsurló alakja és élőhelye hasonlított a mai zsurlókra, de sokkal nagyobb termetű volt, akár 4 m magasra is nőhetett (Fotó: Barbacka Maria; rajz: Budai Éva, Henn Tamás)

E növények többségének ma is élnek távoli rokonai, ezek azonban sokszor más nemzetségekbe, más fajokba tartoznak és gyakran a formájuk is más. Bár a zsurlók általános felépítése ugyanaz maradt, a jurában ezek akár 4-6 m magasra is megnőhettek és a mai formáknál sokkal jobban szétágaztak (**5. ábra**).

A mecseki jura páfrányok többségének óriási, pálmyszerű, összetett levelei voltak és közülük sok fatermetűre nőtt (**6-10. ábra**). Ilyen formák jelenleg inkább a trópusi övezetben találhatóak, de a pálmyszerű levelek ott sem jellemzőek a recens fajokra.

Szágópálmák (cikászok) kis fajszaiban most is élnek a trópusi és szubtrópusi övezetekben. A jura időszaki



6. ábra: A *Clathropteris meniscioides* páfrány feltehetően fatermetű, óriási legyező alakú levelekkel rendelkezett, nagyon gyakori volt a jura időszakban (Fotó: Barbacka Maria; rajz: Budai Éva, Henn Tamás)

formák között volt egy óriási, banánhoz hasonló levelekkel rendelkező faj is (**11. ábra**), amelyhez hasonló fajokkal napjainkban már nem találkozhatunk. Más szágópálmák nemzetségei esetében a levelek másképpen, csokrosan (rövidhajtások) nőttek ki az ágakból, ami szintén különbözik a ma élő fajoktól (**12. ábra**).

A páfrányfenyők (*Ginkgo*-félék) a jurában

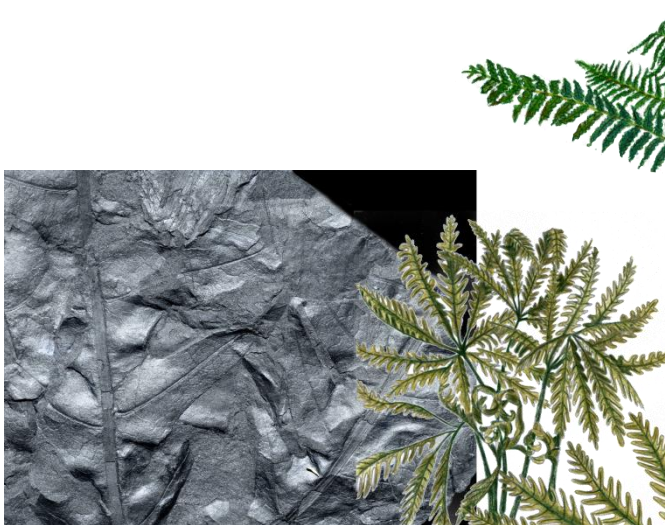
élték egyik virágkorukat, ekkor számos nemzetségük és sok fajuk létezett. A jura időszakból ismert levelek általában végig szabdaltak voltak, és a karéjok cérvékonytól egészen szélesig változtak a különböző taxonoknál. A mai *Ginkgo biloba*-hoz (amely az egyetlen megmaradt



7. ábra: A *Thaumatopteris brauniana* lágyszárú páfrány gyakori kolonizáló növény volt. A jurában sok páfrány legyező alakú leveleket viselt (Fotó: Barbacka Maria; rajz: Budai Éva, Henn Tamás)



8. ábra: A *Marattiopsis hoerensis* páfrány a mai trópusi *Marattia* páfrányok távoli rokona, ami a jellemző levélformából is látható (Fotó: Barbacka Maria; rajz: Agnieszka Sojka)



9. ábra: A *Dictyophyllum nilssonii* páfránynak szép és nagy, legyező alakú levelei voltak, valószínűleg fatermetű lehetett (Fotó: Barbacka Maria; rajz: Agnieszka Sojka)



10. ábra: A *Todites goeppertianus* páfrány fatermetű volt és szárnyasan összetett leveleivel a mai trópusi páfrányfákra hasonlított (Fotó: Barbacka Maria; rajz: Budai Éva, Henn Tamás)



11. ábra: *Bjuvia simplex*, szágópálma. A mai trópusokon élő szágópálmáknak összetett levelei vannak, a jura időszi *Bjuviának* viszont a mai banánhoz hasonló levelei voltak (Fotó: Barbacka Maria; rajz: Budai Éva, Henn Tamás)



12. ábra: A *Nilssonia obtusa* szágópálma formája nem hasonlít a mai szágópálmákéra: kis bokor formájú volt, jellegzetesen elhelyezkedő levelekkel (Fotó: Barbacka Maria; rajz: Agnieszka Sojka)



13. ábra: *Pagiophyllum* sp. fenyőfélének a mai tujához hasonló ágai és levelei voltak, és valószínűleg a fa alakja is hasonló lehetett (Fotó: Barbacka Maria; rajz: Agnieszka Sojka)

faj, valódi élő kövület) hasonló, teljes vagy csak két részre hasadt levéllemez ritka volt. A fenyőfélék ágai, levelei nem sokat változtak a jura időszak óta (**13-15. ábra**). Nagyon elterjedtek voltak közöttük a mai tujához hasonlító formák, de a tűlevelű fajok is gyakran számítottak, akár csak napjainkban is.

A jura időszaki növényzetben mindezek mellett két olyan növénycsoport dominált,



14. ábra: A *Podozamites* sp. fenyőfélének lágy és finom felépítésű levelei voltak, a nedves környezetre volt jellemző (Fotó: Barbacka Maria; rajz: Agnieszka Sojka)

15. ábra: Az *Elatocladus* sp. mocsári fenyő finom, lágy tűlevelű, a ma élő mocsári fenyőre emlékeztetett (Fotó: Barbacka Maria; rajz: Agnieszka Sojka)

melyek mára teljesen kipusztultak: ezek a magvaspáfrányok és a bennettiteszek. Ezeknek a növényeknek egyáltalán nem maradtak leszármazottaik (mindkét csoport kihalt a mezozoikum végére, de mindkettőnek maradt egy-egy faja, amely túlélte a következő korszak, a kainozoikum elejéig). A magvaspáfrányok, ahogy a nevük is mutatja, a páfrányokhoz hasonló megjelenésűek voltak (főként a több mint 300 millió éves paleozoikumi formák), de a valódi páfrányokkal ellentétben nem spórákkal, hanem magokkal szaporodtak. Idővel megváltozott a formájuk és a tipikus, szárnyasan összetett, nagyméretű levelek helyett kisebb és változatosabb formájú levelek jelentek meg. A mezozoikumban már a lóherére vagy a kőrésre hasonlító leveleket találunk, s a növények habitusa is egyre inkább a mai zárvatermő fákra emlékeztetett. Ugyanígy változott a magok formája is, amelyek a paleozoikumban kisebb vagy nagyméretűek is lehettek, a levéllemezen alakultak ki, a magkezdemények pedig védtelenek, csupaszok voltak. A beporzás eleinte szél által történt, a pollen közvetlenül a magkezdemény nyílásába került, ezért a csoportot először a nyitvatermők közé sorolták be.

Idővel, a levelek átalakulásával párhuzamosan, a magkezdemények egyre jobb védelmet kaptak, kialakultak az ún. kupulák, egy- vagy többretegű borítók, amelyek csésze-szerűen foglaltak magukba egy vagy több magkezdeményt. A mezozoikumban ezek a kupulák egyre jobban körülvették a magkezdeményeket, a magok egyre kisebb méretűek lettek, de egyre nagyobb számban jelentek meg. A később kialakuló zárvatermőknél a magok már teljesen elzárt és magasan specializálódott termőben fejlődtek, a beporzás pedig a virágok és a beporzó állatok közötti komplikált interakcióval valósult meg. A Mecsekben a magvaspáfrányok tömegesnek számítottak, a diverzitásuk ugyanakkor nem volt nagy, mindössze 4 fajuk került eddig elő. Ezek közül egy dominálta az egész mecseki növényzetet, a *Komlopteris nordenskiöldii* (**16. ábra**), mely nemzetség (*Komlopteris*) Komló városa után kapta a nevét, mivel a mecseki lelőhelyek közül ott volt a leggyakoribb az előfordulása.

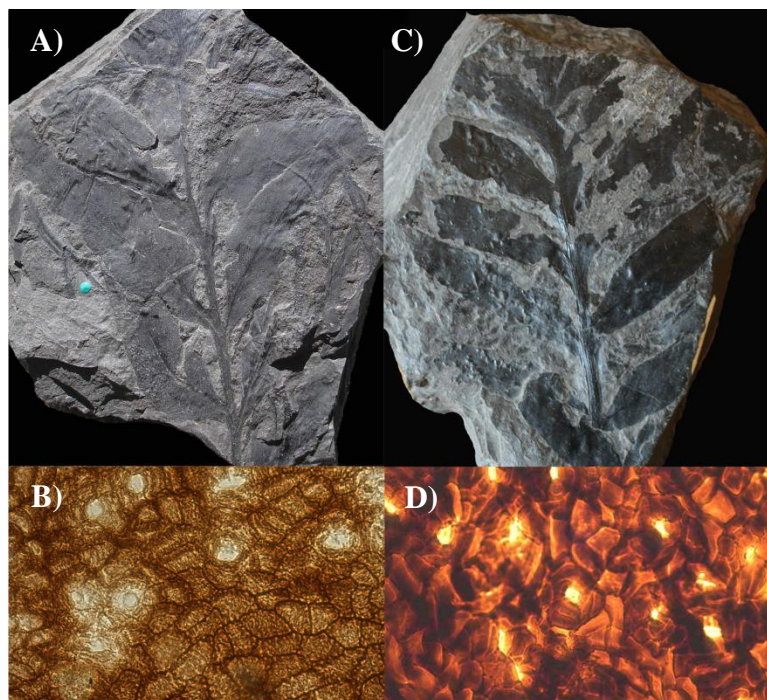
A *Komlopteris* több száz példánya került a budapesti Magyar Természettudományi Múzeum Növénytarának ősnövény gyűjteményébe, ami aztán sokoldalú és érdekes vizsgálatokat tett lehetővé. Először is, meg lehetett győződni arról, hogy a levélforma mennyire változatosan alakulhatott egy fajon belül is. Ránézésre ugyanis legalább öt különböző levélforma létezett, melyek eléggé különböztek ahhoz, hogy akár külön fajokként is le lehetett volna írni őket. A kutikulájuk különbözősége is ezt erősítette. Az alapos vizsgálat azonban ahhoz az eredményhez vezetett, hogy ezek mind egy fajhoz tartoztak, amely ugyanolyan változékony lehetett, akár a ma élő növények. Mi több, ez a diverzitás részben a környezeti tényezők befolyásának volt köszönhető, a levelek ugyanis a fény- és árnyéklevelek (*heterofillia*) jelenségét mutatták. Ez a mechanizmus

akkor figyelhető meg a legjobban, ha a növény viszonylag jól fejlett koronával rendelkezik, azaz fatermetű. Ekkor azok a levelek, amelyek napsugárzásnak és erősebb szélnek vannak kitéve, azaz a korona perifériális zónájában nőnek, kisebb mérettel és vastagabb kutikulával védekeznek a kiszáradás ellen. A gázcserenyílások kisebbek és vastagodottak, hogy csökkenthessék a párologtatást, amit cserébe a nagyobb sűrűséggel kompenzálnak. Az árnyéklevelek esetében mindez fordítva van. Mivel a korona belsejében nőnek, védve vannak a szél- és napsugárzástól, állandóbb a páratartalom körülöttük, így a levelek nagyobb méretűek, puhábbak, a kutikulájuk vékonyabb, a gázcserenyílások pedig ritkábbak és jóval nagyobbak (**17. ábra**). Ez a mai zárvatermőknél mindennapos jelenség, de az ősnövényeknél



16. ábra: A *Komlopteris nordenskiöldii* magvaspáfrány egy kihalt csoport képviselője. Az eddig ismert egyetlen magvaspáfrány nemzetség, mely túlélte a kréta végi kihálási eseményt és még az eocénben is élt Tasmániában. Figyelemre méltó, hogy ezek a mezozoikumi formák hasonlítottak a ma élő fákra. A Mecsekben nagyon gyakori volt (Rajz: Budai Éva, Henn Tamás, Agnieszka Sojka)

csakis a *Komlopteris* nagy példányszámának köszönhetően volt megfigyelhető és publikálható (BARBACKA & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT 1998). Ez a felfedezés azért is volt

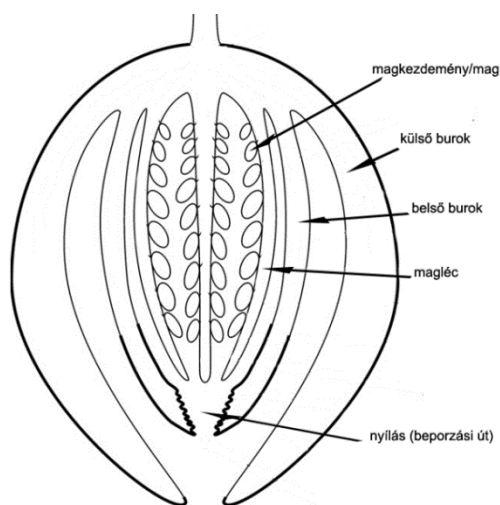


17. ábra: A *Komlopteris nordenskiöldii* magvaspáfrány árnyék- (A, B) és fénylevelei (C, D) és a kutikulájuk. A két forma között különbségek látszanak a levélalakban és a kutikula struktúrájában. A mai zárvatermőknél ez a típusú alkalmazkodás a dús koronájú fákra jellemző. Érdekes, hogy az evolúció során bizonyos mechanizmusok megismétlődnek a különböző növénycsoportoknál (a magvaspáfrányok nyitvatermők voltak, mint pl. a mai fenyők)

(Fotó: Barbacka Maria).

kupulát (**18. ábra**), amely a legjobban védi a magkezdeményeket. Maga a kupula nem nagy, kb. $1,5 \times 1$ cm, ovális, bordázott külső borítóval, mely érett állapotban több helyen felrepedezik és nyílik, lehetővé téve, hogy a magok kiessenek. A kupula belsejében komplex membránrendszer található, ami rekeszekre osztja a magkamrát. A rekeszekben a számos (több tíz) apró (kb. 0,8 mm hosszú) magból álló fürtöket emellett még külön „zacskók” is körülveszik. Mindezek ellenére azonban a kupula aljában még egy kis nyílás is megtalálható, ami miatt ez még mindig nyitvatermő növénynek tekinthető. Összességében véve azonban ez a legbonyolultabb struktúra, ami a fosszilis nyitvatermőknél megjelent.

Mindez azt mutatja, hogy a magvaspáfrányok egyáltalán nem voltak primitívek, sőt, már olyan tulajdonságokat is kifejlesztettek, amelyek utána a zárvatermőknél jelentek meg. Fontos azonban azt is leszögezni, hogy bármennyire haladt is az evolú-



18. ábra: A *Komlopteris nordenskiöldii* magtartó kupulája. (Rajz: Budai Éva, BARBACKA ÉS BÓKA 2014 nyomán)

ciójuk a zárwatermők felé, nincs bizonyíték, hogy közülük származna a zárwatermők őse, inkább egyfajta zsákutcát képeznek a fejlődéstörténeti rendszerben.

A *Komlopterisen* kívül további három magvaspáfrány nemzetség fajai voltak jelen a mecseki leletek között. Egy bájos, lóherére emlékeztető, összetett levelű, liánszerű növény, a *Sagenopteris* (**19. ábra**), mely szintén magasan állt a zárwatermők felé haladó evolúciós „létrán”, a *Pachypteris* és a kemény levelű *Ctenozamites* (**20. ábra**), melynek levélstruktúrája erős szárazságtűrést mutatott. A vastag kutikulán kívül ez utóbbi gázcserenyílásai külön védettséget is kaptak egy kis vastag gyűrű által, amely kívülről szűkítette a nyílást a pórus felé (**2. ábra**).

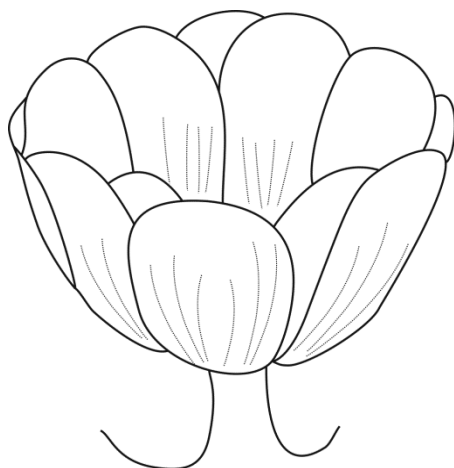


19. ábra: A *Sagenopteris nilssoniana* magvaspáfrány árnyékos és párás helyekre volt jellemző. Ez a növény - ugyanúgy, mint a *Komlopteris* - evolúciósan fejlett volt, sok vonatkozásban már a zárwatermőkre emlékeztetett (Fotó: Barbacka Maria; rajz: Budai Éva, Henn Tamás)



20. ábra: A *Ctenozamites cycadea* magvaspáfrány a szárazabb helyekhez alkalmazkodott, nagyobb bokor méretű lehetett (Fotó: Barbacka Maria; Rajz: Agnieszka Sojka)

A másik kihalt, de rendkívül érdekes növénycsoport képviselői, melyek a Mecseki Kőszén Formációban is gyakran megtalálhatók, a bennettiteszek. Ezek a kistermetű, bokorszerű növények olyan érdekes tobozokat növesztettek, amelyek már a mai virágokra

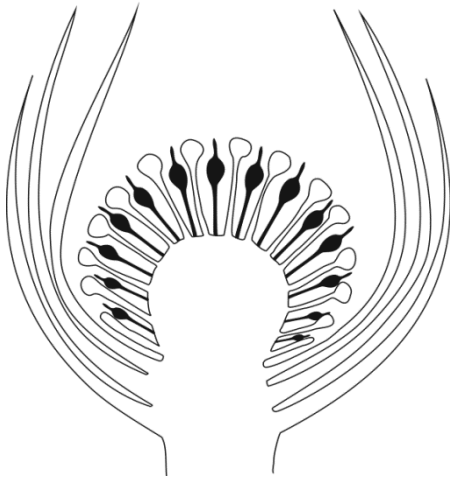


21. ábra: A bennettiteszek női toboza. A „szirmok” valójában pikkelyek és semmi köztük a mai virágok szirmjaihoz (Rajz: Agnieszka Sojka, WATSON & SINCOCK 1992 alapján)

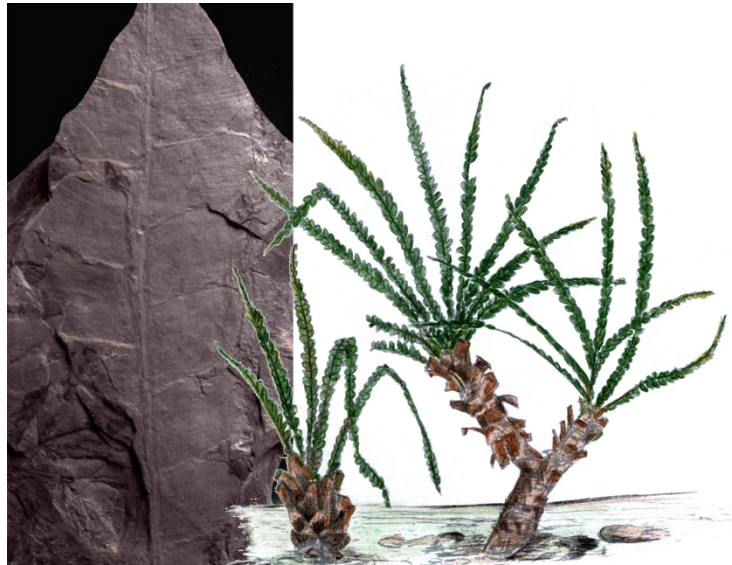
hasonlítottak (**21. ábra**). A „virág szirmjai” hosszúkás pikkelyek voltak, melyek spirálisan, több sorban állva vették körül a kúp vagy gömb alakú termőtájat, melynek felületét a sündisznó tuskéihez hasonló, kis szög alakú pikkelyek borították. Egy magkezdeményt a csúcsán viselő pikkelyt minden esetben néhány szög alakú meddő „fejes” pikkely vett körül úgy, hogy közülük csak a magkezdemény kinyúló csúcsa állt ki. Ily módon a „szögfejek” egy természetes védőpajzsként működtek (**22. ábra**). A „szirmokon” gázcserenyílások voltak, tehát valószínűleg zöld színűek lehettek és fotoszintetizálhattak.

Ennek a csoportnak két faja élt a Mecsekben, a *Pterophyllum subaequale* és az *Anomozamites marginatus* (**23. ábra**), amelyekhez tartozó leveleket, pikkelyeket („szirmokat”) és magokat is találtunk.

Mindazonáltal ez tulajdonképpen csekély számú leletnek számít, hiszen sok jura lelőhelyen, pl. a romániai Resita-szénmedencében (POPA 2014), vagy az angliai Yorkshire lelőhelyen (HARRIS 1969) a bennettiteszek igen számos és változatos formákban kerültek elő, ugyanis a jura időszak volt a legfőbb virágkoruk.



22. ábra: A bennettiteszek női tobozának keresztmetszete. A rajz mutatja, hogyan helyezkedtek el a meddő- és a magkezdeményt tartó pikkelyek a „virág” közepében (Rajz: Agnieszka Sojka, WATSON & SINCOCK 1992 alapján)



23. ábra: Az *Anomozamites marginatus* egy másik kihalt csoport, a bennettiteszek képviselője. Kis növésű, jellegzetes formájú bokor lehetett, a Mecsekben ritka volt közepében (Fotó: Barbacka Maria; rajz: Agnieszka Sojka)

Komplex őskörnyezeti vizsgálatok

A mecseki növénymaradványok ún. autochton/paraautochton jellegűek, azaz ugyanazon a helyen fosszilizálódtak, ahol eredetileg is éltek, esetleg kis távú és lassú szállítás érte őket. Erre utal ugyanis a maradványok állapota: sok a viszonylag nagyméretű példány és az összetett levélmaradvány, illetve még a vékony és törékeny példányok is igen szép állapotban őrződtek meg. Egyes kivételes esetekben teljes, tobozokat viselő ágak is előfordultak és a zsurlók földalatti, finom gyökereket viselő rizómái is megőrződtek.

Ennek az állapotnak és a fossziliák nagy mennyiségének köszönhető, hogy nem csak a növényeket, hanem az őskörnyezetüket is megismerhettük. Ez azért is érdekes, mert a Mecsekben dinoszaurusz lábnyomokat is találtak és hipotetikus rekonstrukció is készült a *Komlosaurus carbonis* névre keresztelt, két lábon járó állatról (KORDOS 1983). A delta területén nyilván több állatfaj is élt, de a környezet jellege nem kedvezett a gerinces maradványok megőrződésének. Biztos azonban, hogy a dús növényzet jó búvóhelyet és elegendő élelmet biztosított a különféle állatok számára.

A mecseki őserdő kb. 3 millió évig létezett, amíg a nagy transzgresszió véglegesen el nem öntötte az egész delta területét, és elpusztított minden ottani élőlényt. Bizonyára, ahogy manapság is, az egyes növényfajok társulásokat képezve eloszlottak a tájban és elfoglalták a számukra legkedvezőbb élőhelyeket. A különböző fajok más-más körülményekhez alkalmazkodtak és versenyeztek a megfelelő talajért, a megfelelő fény- és vízellátásért. Mindezek tudatában érdekes volt válaszokat keresni a különböző paleoökológiai kérdésekre. Milyenek voltak az egyes fajok alkalmazkodási mechanizmusai? Milyen társulásokat

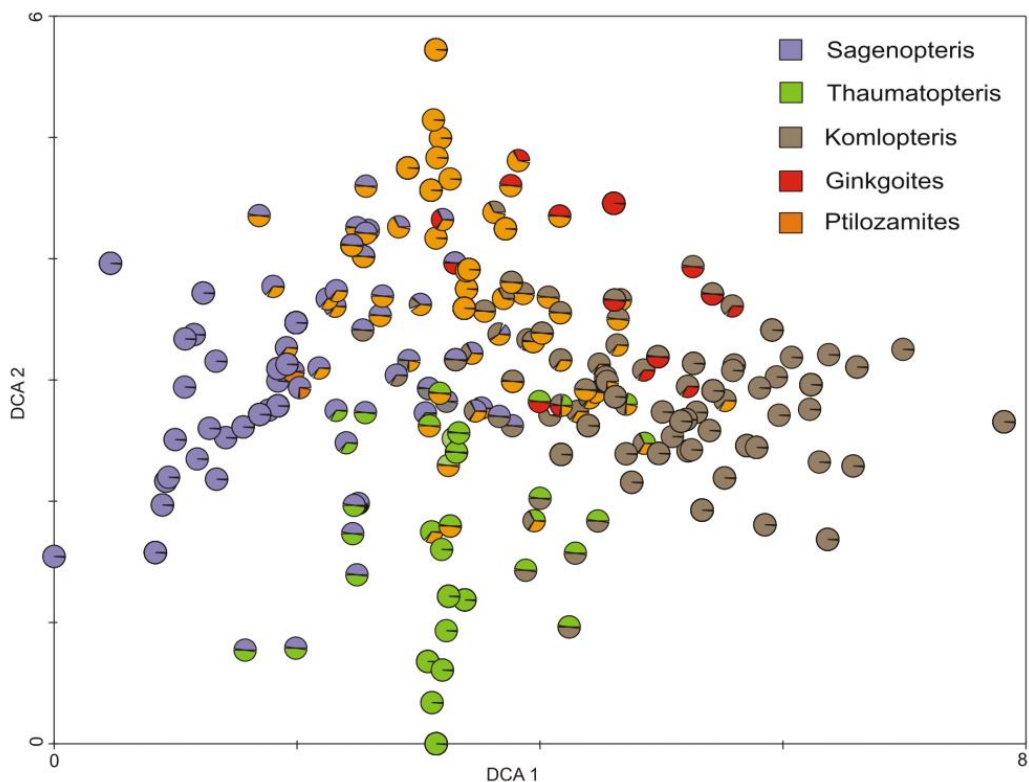
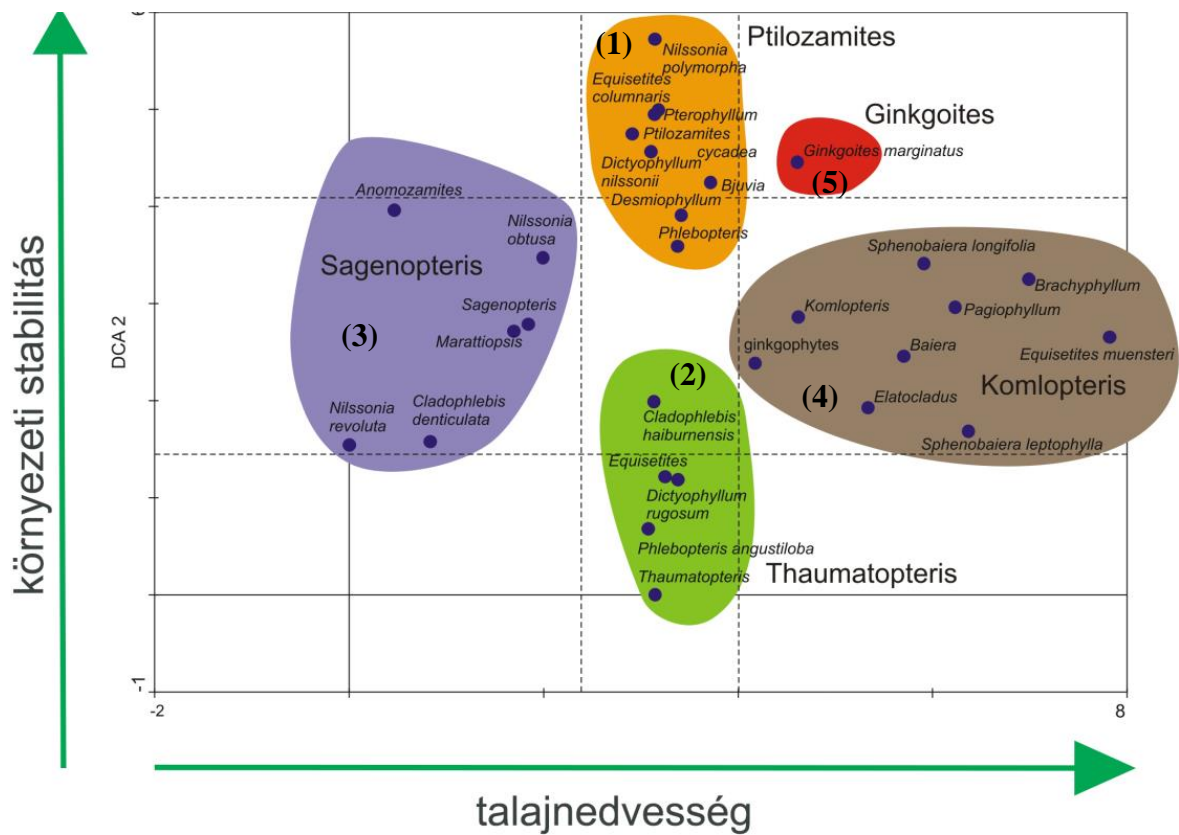
képeztek, esetleg milyen tájegységet kedveltek az egyes növényfajok? Mennyire lehettek szűk- vagy tágtűrűsűek a növényfajok? Hogy változott a fajösszetétel egy adott helyen, amikor a táj különféle természetes átalakulásokon esett át?

A paleoökológiai kérdésekre vonatkozó válaszokat mindig csak közvetve lehet keresni, hiszen a régmúltról van szó. Mivel a növénymaradványok nagyjából ott fosszilizálódtak, ahol nőttek, valószínű, hogy az egy kőzetlapon levő fajok egymáshoz közel éltek. Elkészült tehát egy adatbázis azokról a kődarabokról, amelyek mérete meghaladta a 15 cm-t, és amelyeken több mint egy fajhoz tartozó növénymaradvány volt. Ezt követően az egész adatbázison (1246 adat) statisztikai elemzést végeztünk. Az összes elemzett kődarabon feljegyzett fajkombinációk a DCA-elemzés (detrendált korrespondencia-elemzés) során 5 csoportra oszlottak szét, melyeket ökcsoportoknak nevezünk (**24. ábra**). Ezek az ökcsoportok a környezeti tényezőktől függően a grafikonon különböző pozícióban helyezkedtek el. A deltavidéken az ökcsoportok kialakulását legfajszúlyosabban befolyásoló tényezők a talajvíz mennyisége és az élőhely zavartsága voltak.

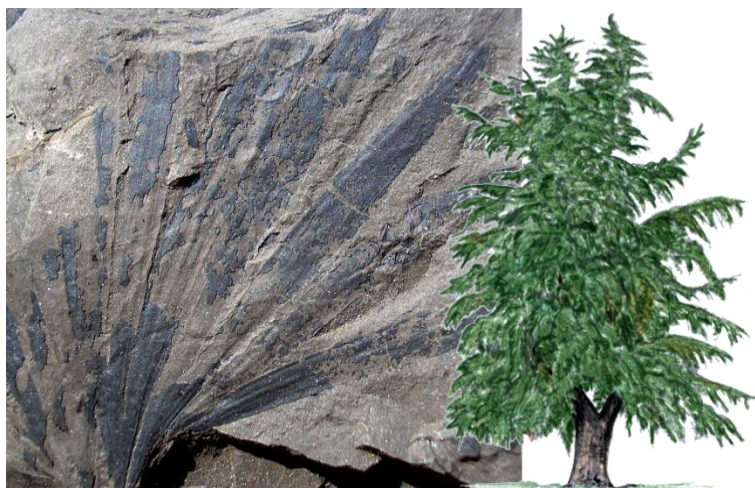
Az ökcsoportok fajtartalom-vizsgálata azt a (különböző környezetekre jellemző) potenciális fajösszetételt adta meg, amelyet az egyes csoportok diagramon elfoglalt pozíciója alapján a csoportok kialakulását befolyásoló környezeti tényezők szabtak meg. Ez alapján az elemzés a következő ökcsoportokat különítette el:

- (1) kevésbé nedves, kevésbé zavart;
- (2) közepesen nedves, zavart;
- (3) közepesen nedves, kevésbé zavart;
- (4) nedves, közepesen zavart és
- (5) nedves, kevésbé zavart élőhely.

Ez azt jelenti, hogy egy jelenleg is létező folyódelta területén ezeket a különböző típusú élőhelyeket be lehet helyettesíteni a deltára jellemző térszínek helyére. Ehhez a Duna deltáját vettünk alapul, mely esetében a kevésbé nedves, kevésbé zavart környezet (1) a kimagasló, természetes gátaknak feleltethető meg, ahol a fatermetű páfrányok, szágópálmák, magvaspáfrányok és bennettiteszek optimális életkörülményeket találtak. A közepesen nedves, zavart környezet (2), a víz által ráhordott talajnak feleltethető meg, mely élőhely a legkevésbé kedvező a fejlett növényzet számára. Ezek a területek általában rövid életűek: a folyóvíz gyorsan alkot, de gyorsan pusztít is, tehát nincs elegendő idő a fejlett szukcesszió kialakulására. Az ilyen területeket a jurában leginkább a lágyszárú páfrányok és kistermetű zsurlók kolonizálták, csakúgy, mint az úszó szigeteket is. A közepesen nedves, kevésbé zavart helyek (3) a magasabb szirteknek vagy deltakörüli területeknek felelnek meg. Az ilyen helyeken fejlettebb szukcesszió is kialakulhat, optimális élettér a fatermetű páfrányok, szágópálmák, bennettiteszek és a szárazságtűrő magvaspáfrányok számára. A nedves, közepesen zavart környezet (4) a tipikus ártéri területeknek felel meg, mely néha elmocsárosodhatott, gyakran elöntötte a víz, de nem pusztította le. A mecseki őserdőben az ilyen helyeket kedvelték a zsurlók és a nagy, fatermetű növények, pl. a *Komlopteris* faj. Néhány hasonló élőhelyen a *Ginkgo*-félékhez tartozó *Ginkgoites marginatus* (**25. ábra**) uralkodott. Mivel kevés növényvel fordult elő együtt (sőt, egy különálló ökcsoportot képezett, 5), feltételezhető, hogy ennek a fának a levelei a mai *Ginkgo*-hoz hasonlóan olyan speciális anyagokat tartalmazhattak, amelyek gátolták más növények fejlődését a fák közeli szomszédságában.



24. ábra: A DCA-analízis eredményeként 5 ökcsoport vált szét, a csoportok nevei a domináns növénytől származnak. A felső ábrán az elhatárolt csoportok vannak, ahol az adott növényi együttesek az előfordulásuk maximumát érték el. Az ábra alsó részén elterjedésük azt mutatja, hogyan keveredhettek a csoportok különböző elemei. A csoportok a környezeti típusok szerint oszlottak szét (BARBACKA 2011 nyomán).



25. ábra: A *Ginkgoites marginatus*, a mai *Ginkgo biloba* távoli rokona. A mezozoikumban még tagolt levelei voltak, de a fa alakja hasonló lehetett a mai *Ginkgo*-hoz (Fotó: Barbacka Maria; rajz: Agnieszka Sojka)

A DCA-analízis minden faj esetében külön-külön megmutatta azok előfordulási gyakoriságát valamennyi típusú környezetben, ami egyben az egyes fajok különböző környezetekhez való alkalmazkodási képességét is jelezte. Ennek eredményeképp megtudtuk, hogy a magvaspáfrányok, mint pl. a lóheréhez hasonló levelű *Sagenopteris* és a már említett *Komlopteris* a legtöbb környezeti típusban előfordultak (széles toleranciájúak voltak), viszont a különböző *Ginkgo*-félék és a tujára emlé-

keztető fenyőfélék csak egy környezeti típushoz alkalmazkodtak, tehát szűk toleranciájúak voltak (BARBACKA 2011).

Egy másik érdekes kutatási irány a flóra időbeli változásainak vizsgálata volt, ugyanezen a kijelölt kis területen, de változó körülmények között. A szénkutatáshoz egykor számos fúrást mélyítettek a Mecsekben. Ezek között volt néhány olyan nyersanyagkutatósi szempontból kiemelkedően jelentős terület, ahol fúrási rácsot jelöltek ki és szabályos távolságokban - mint egy rács metszéspontjain - fúrást mélyítettek. Mivel ezek a fúrások nyersanyagkutatósi célúak voltak, így mindegyik fúrás esetében szabályos méterközönként ugyanazokat a részletes geokémiai, közetfizikai és őslénytani vizsgálatokat végezték el. Ez azért nagyon fontos, mert a későbbi őskörnyezeti és paleotopográfiai modellekhez mindenhol rendelkezésre álltak az adatok. Az így elkészült topográfiai modellekhez csatlakoztak az ősnövénytan eredményei is, ugyanis egyes fúrásokban itt-ott növénymaradványokra is bukkantak. Ezeknek a segítségével az egykori domborzat modelljét be is lehetett „ültetni” növényekkel. Így fokozatosan kiderült, hogy mely növénycsoportok éltek vízparton, melyek nőttek a domboldalakon, míg végül egy igazán élő tájkép rajzolódott ki a kutatók előtt.

De milyenek is lettek ezek az eredmények a gyakorlatban? A vizsgált terület „Máza-Dél” környéke - kb. 10 km² - ahonnan összesen 60 teljes magfúrás származott (1000-1500 m mélységből, 40 cm-ként elemezve). A munka alapját elsősorban a karotázsgörbék korrelációja, a mélyfúrás-geofizikai adatok, a kőszéntelepek vastagsága, a hamu- és kéntartalom adták. Ezeknek az adatoknak a komplex kiértékelése nagyban hozzájárult az egykori növényborítás megismeréséhez. A vizsgált mintaterületen a rétegtani azonosítás részben a soktelepes szénrétegek miatt, részben a térség tektonikai tagoltsága miatt meglehetősen nehézkes volt.

Az ezekből vett minták alapján a hamu- és kéntartalom elemezve volt. A kapott adatokból a Surfer programban topográfiai kontúrtérképek készültek, lineáris kriegeléssel. A hamutartalom szilíciumban gazdag (pl. homokos) üledékekből származik, amely bemosódott

az emelkedőkről (barrier rendszer). Minél magasabb volt az emelkedő, annál magasabb lett a hamutartalom is.

A teljes kéntartalom és a szerves szulfid arányát főként az elsődleges felhalmozódási környezet határozza meg, mert a kéntartalom fontos forrása a tengervízben oldott szulfát. Magas kéntartalom ennek megfelelően a transzgresszív (tenger-előretörési) rendszer-egységekben figyelhető meg. A transzgresszió kezdeti szakasza általában vékony széntelepekkel jellemezhető (előntés következtében csökkenő növényborítottság). Alacsony kéntartalom a vastag széntelepeknél fordul elő és késői transzgresszív rendszeregységekhez köthető (csökkenő tengerszint, növekvő növényborítottság). Tehát a széntelepek vastagsága információt ad a növények sűrűségéről (növekedési intenzitásról) is.

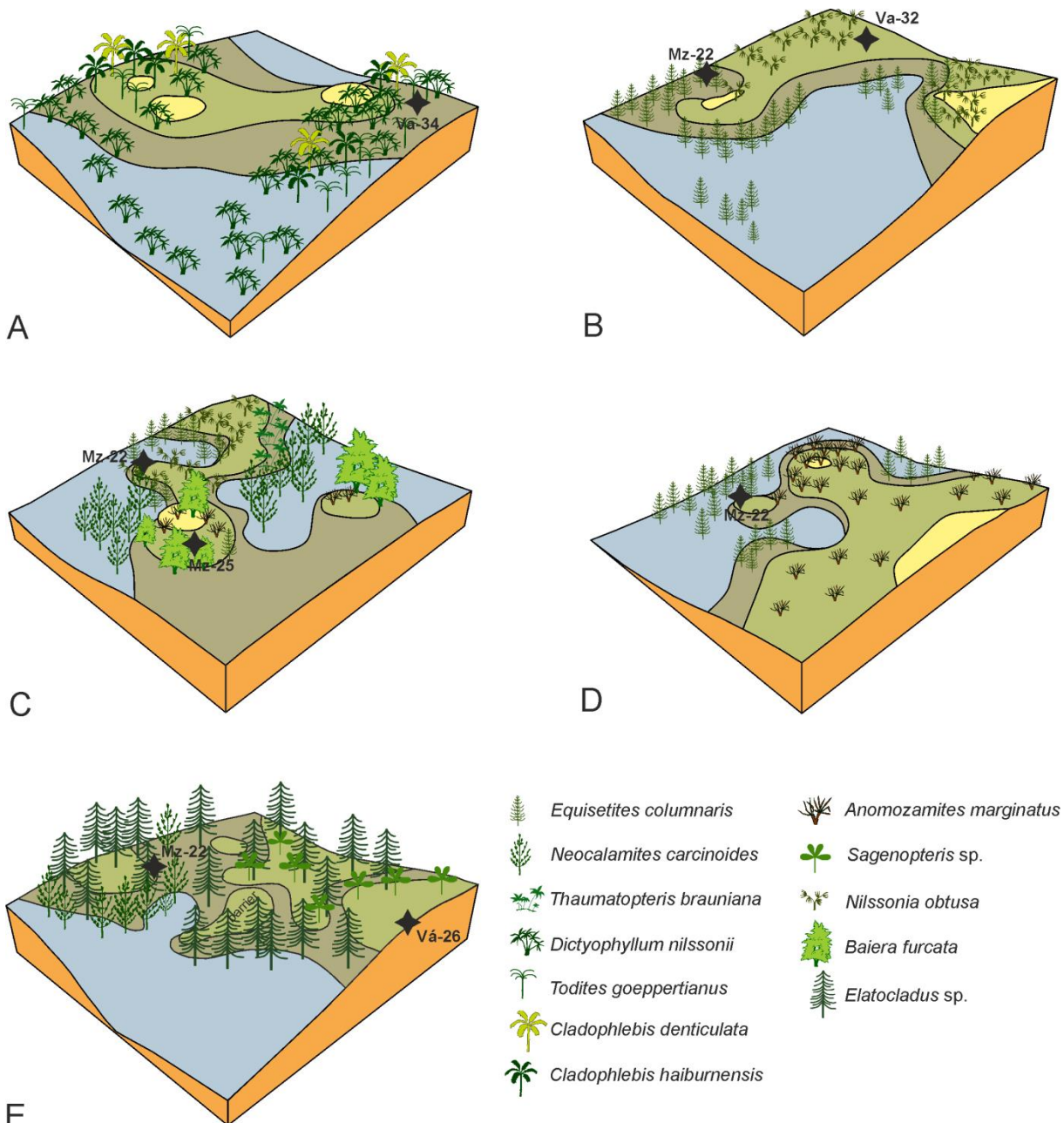
Az isopach-(vastagságmodell-) térképek ezen adatok alapján jelenítik meg a vizsgált terület paleotopográfiáját. A megfelelő megtartású növényi fossziliákat tartalmazó fúrások részben a mocsárparti területeket, részben a barrierék oldalát vagy hátát érintették.

A téma feldolgozásához az egyes szintekről karotázis-korrelációs szelvények készültek, majd olyan terepmodellek, amelyekbe behelyeztük a megfelelő rétegekből származó növénymaradványokat. Ennek során az egymásra következő szintekből - melyek valójában időhorizontokat jelentettek - kirajzolódott a változó növényborítottság, így lehetővé vált a terület időbeli változásainak rekonstrukciója (**26. ábra**).

Mindezek alapján „Máza-Dél” térségében négy üledékes szekvenciát különböztettünk meg:

- 1A. Transzgressziós lagúna.** A növények a lagúna partján, a dűnén vagy lejtőn nőttek, tipikus kolonizáló zsurló-páfrány együttest alkottak, ami az erősen zavart környezetre volt jellemző.
- 1B. Transzgresszió későbbi stádiuma, nyitott lagúnával.** A növényzet a megmaradt dűnákra és lagúnák partjára szorult. A parti részen zsurlók, a dűnéken kis növésű szágópálmák voltak jelen.
- 2.** Ennek a szekvenciának jellemzője a csatornát kísérő *folyóhátak* jelenléte és a *gátszakadások üledékei*, az emelkedők között *magas talajvízállású területekkel*. Itt gazdagabb és diverzebb növényzet volt, zsurlókkal és páfrányokkal az öböl partján, valamint kis növésű szágópálmákkal és bennettiteszekkel a magasabb térszíneken. A fatermetű *Ginkgo*-félékhez tartozó fossziliák megjelenése kissé stabilabb környezetről tanúskodik.
- 3.** Kissé eltérő topográfia és növényzet, csatorna parti zsurlókkal és szárazabb területekre jellemző bennettiteszekkel a *gátszakadások üledékein*. Számos gyökérlelet bizonyítja a sűrű növényzetet.
- 4. Elmocsarasodás,** zsurlókkal és mocsári fenyővel. A magasabb területeken fenyő és magvaspáfrány vegetációval.

Minden módszernek vannak sajátosságai, melyek speciális körülményeket kívánnak. A mecseki jura lelőhely jellege nem engedett direkt gyűjtést a rétegekből. A külfejtésekben ugyan lehetett gyűjteni, de a növénymaradványokat tartalmazó meddőkőzetek a robbantások következtében sokszor eltávolodtak az eredeti pozíciójuktól. A mélyszinti termelés esetében pedig a meddőkőzetet a bennük levő fossziliákkal a meddőhányókra vitték, ezért csak azok a statisztikai módszerek voltak alkalmasak, amelyek az adott körülmények esetében is használ-



26. ábra: Máza-Szászvár környékének topográfiai modellje rekonstruált növényzettel (Rajz: Agnieszka Sojka BARBACKA et al. 2015 nyomán, módosított)

A növénymaradványok a megjelölt fúrásokból kerültek elő (Má – Máza, Vá – Váralja). A modell négy szekvenciát (SQ) ábrázol:

- A – SQ-1A, **transzgressziós lagúna**. A növények a lagúna partján, dűnén vagy lejtőn nőttek. Tipikus kolonizáló zsurló-páfrány együttessé alkottak, ami az erősen zavart környezetre jellemző.
- B – SQ-1B, **a transzgresszió későbbi stádiumát képezi, nyitott lagúnával**. A növényzet a megmaradt dűnákra és a lagúna partjára szorult. A parti részen zsurlók, a dűnén kis növésű szágópálmák voltak jelen.
- C - SQ-2, jellemzője a csatornát kísérő **folyóhátak** jelenléte és a **gátszakadások üledékei**, az emelkedők között **magas talajvízállású területekkel**. Gazdagabb és változatosabb növényzet volt zsurlókkal és páfrányokkal az öböl partján, valamint kis növésű szágópálmákkal és bennettiteszekkel a magasabb helyeken. Megjelentek fatermetű ginkgófélék is, ami valamivel stabilabb környezetről tanúskodik.
- D – SQ-3, kissé eltérő topográfiát és növényzetet mutat, csatorna parti zsurlókkal és szárazabb területekre jellemző bennettiteszekkel a **gátszakadások üledékein**. Számos gyökér lelet bizonyítja a sűrű növényzetet.
- E – SQ-4, **elmocsarasodást** mutat, zsurlókkal és mocsári fenyőkkel. A magasabb területeken fenyők és magvaspáfrányok uralkodtak.

hatóak voltak. A statisztikai elemzéshez a megfelelő megtartású (a pontos meghatározáshoz), mennyiségű (hogy szignifikáns legyen az eredmény) és jellegű (autochton/paraautochton) növénymaradványok voltak szükségesek. Fontos volt a rendszeres gyűjtés és a precíz dokumentáció (a lelőhely adatai) is. Ez sajnos nem minden esetben valósulhatott meg, így a régi kollektciók erre nem voltak alkalmasak, mivel a taxonok nem voltak elegendő példányban képviselve az anyagban.

A fúrások gazdag és fontos információt adtak az időbeli változásokról, viszont korlátozottabb volt a növénymaradványok száma és esedékesebb a begyűjtött fajösszetétel. Ez a módszer kiválóan használható volt a környezeti változások követésére, de mivel a fúrások nagyon költségesek voltak, lehetetlen lett volna bevezetni egy nagyobb területen.

Mindezek alapján több mint 200 év tudományos munkájával kirajzolódik előttünk egy 200 millió éves folyódelta, meleg, párás, szubtrópusi környezetben élő, kisebb tengerelöntésekhez alkalmazkodó, nagy tengerszint-emelkedés által eltűnt mocsárerdejével (27. ábra), amit soha nem ismerhettünk volna meg, ha a területen nem folyik szénbányászat, ami a felszínre hozta ezeket a csodálatos ősmaradványokat.



27. ábra: A mecseki jura időszaki erdő rekonstrukciója (Rajz: Budai Éva, Henn Tamás)

Köszönetnyilvánítás:

A szerzők köszönetüket fejezik ki Gál Miklósnak a gyűjtések során nyújtott sokoldalú segítségéért, valamint a Pécsi Erőmű Zrt-nek. A kutatást az OTKA támogatta.

Irodalomjegyzék:

- BARBACKA M. (1992): The Liassic seed ferns of the Mecsek Mountains (S. Hungary) *In*: KOVAR-EDER, J. (ed.): *Palaeovegetational Development in Europe and Regions Relevant to its Palaeofloristic Evolution: Proceedings of the Pan-European Palaeobotanical Conference*. Vienna, 19-23 September 1991. pp: 257-263.
- BARBACKA M. (1994): *Komlopteris* Barbacka nov. gen., a segregate from *Pachypteris* Brongniart. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **83**: 339-349.
- BARBACKA M. (2000): Bennettiales from the Mecsek Mountains Liassic, Hungary. *Acta Palaeobotanica*, **40**(2): 111-127.
- BARBACKA M. & BÓKA K. (2000): A new Early Liassic fructification of the Caytoniales from Hungary. *Acta Palaeobotanica* **40**(2): 83-109.
- BARBACKA M. (2001): The cycads of Hungarian Liassic. *Revue de Paléobiologie*, **20**(2): 525-541.
- BARBACKA M. (2002): The Liassic Ginkgoales from the Mecsek Mountains, Hungary. *Revue de Paléobiologie* **21**(2): 697-715.
- BARBACKA M. (2009): Sphenophyta from the Early Jurassic of the Mecsek Mts., Hungary. *Acta Palaeobotanica*, **49**(2): 221-231.
- BARBACKA M. (2011) Biodiversity and the reconstruction of Early Jurassic flora from the Mecsek Mountains (S. Hungary). *Acta Palaeobotanica*, **51**(2): 127-179.
- BARBACKA M. & BODOR E. (2008): Systematic and palaeoenvironmental investigations of fossil ferns *Cladophlebis* and *Todites* from the Liassic of Hungary. *Acta Palaeobotanica*, **48**(2): 133-149.
- BARBACKA M. & BÓKA K. (2014): Ovule-containing cupules belonging to the Early Jurassic pteridosperm, *Komlopteris nordenskiöldii* (Nathorst) Barbacka. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **210**: 102-112.
- BARBACKA M. & VAN KONIJNENBURG-VAN CITERT, J.H.A. (1998): Sun and shade leaves in two Jurassic species of Pteridosperms. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **103**: 209-221.
- BARBACKA M., BODOR E., JARZYŃKA, A., KUSTATSCHER, E., PACYNA, G., POPA, M.E., SCANU, G.G., THÉVENARD, F., ZIAJA, J. (2014): European Jurassic floras: statistics and paleoenvironmental proxies. *Acta Palaeobotanica*, **54**(2): 173–195.
- BARBACKA M., PÜSPÖKI Z., BODOR E., FORGÁCS Z., HÁMOR-VIDÓ M., PACYNA, G., MCINTOSH, R.W. (2015): Palaeotopography related plant succession stages in a coal forming deltaic succession in Early Jurassic in Hungary. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **440**: 579-593.
- BARBACKA M., KUSTATSCHER, E., BODOR E.R. (2018): Ferns of the Lower Jurassic from the Mecsek Mountains (Hungary): taxonomy and palaeoecology. *PalZ*, **93**: 151-185.
- BARBACKA M., PACYNA, G., GÓRECKI, A., KUSTATSCHER E. (2019): *Leonophyllum tenellum* nov. gen., nov. sp., an enigmatic plant from the Early Jurassic of the Mecsek Mts. (Hungary). *Geobios*, **53**: 1–7.
- BEUDANT, F.S. (1823): *Travels in Hungary in 1818*. Printed for Sir Richard Phillips, London.

- BODOR, E. (2015): Növényi reprodukív képletek a Mecseki Kőszén Formációból. Doktori értekezés. ELTE TTK Őslénytani Tanszék, MFGI Földtani és Geofizikai Gyűjteményi Főosztály.
- HARRIS, T.M. (1969): *The Yorkshire Jurassic Flora. III: Bennettitales*. Trustees of the British Museum (Natural History), London.
- KORDOS L. (1983): Fontosabb szórványleletek a MÁFI gerinces-gyűjteményében (8. közlemény). Dinosaurius lábnyomok (*Komlosaurus carbonis* n. g. n. sp.) a mecseki liászból. In: A MÁFI Kiadványszerkesztő Csoportja (szerk.): *A Magyar Állami Földtani Intézet évi jelentése az 1981. évről*. pp: 503-511.
- NAGY E. (szerk.) (1969): *A Magyar Állami Földtani Intézet évkönyve. Mecsek Hegység. Jura időszak. LI. kötet 2. füzet*. Műszaki Könyvkiadó, Budapest.
- POPA M.E. (2014): Early Jurassic bennettitalean reproductive structures of Romania. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, **94**: 327–362.
- WATSON, J., SINCOCK C.A. (1992): *Bennettitales of the English Wealden*. Palaeontographical Society, London.