

dc\_809\_13

**AZ IHARKÚTI KÉSŐ-KRÉTA ARCHOSAURIA FAUNA TAXONÓMIAI,  
PALEOBIOLÓGIAI ÉS ŐSÁLLATFÖLDRAJZI ASPEKTUSAI**

**MTA doktori értekezés  
tézisei**

**Ősi Attila**

**Budapest  
2014**

## **Bevezetés, célkitűzések**

A magyarországi őssgerincesek kutatása sokáig döntően a kainozoikumi gerinces lelőhelyek és maradványok vizsgálatára korlátozódott, mely elsősorban a mezozoikumi gerinces leletek hiányának volt köszönhető. 2000-ben a Bakonyban, az iharkúti bauxitbányák területén felfedeztük a felső-kréta Csehbányai Formáció egy csontokban gazdag kőzetrétegét, mely egyedülálló gerinces leletanyagot szolgáltatott és a kőzetréteg kiterjedésének köszönhetően szisztematikus feltárássra nyílt lehetőség. Az első csonttartalmú réteget újabban felfedezése követte, köztük a ma ismert legnagyobb kiterjedésű és legproduktívabb, Szál-6-os lelőhellyel az egykori Németbánya II-es és III-as bauxitlencsék felett kialakított külfejtések déli peremén. Az elmúlt 13 év során végzett ásatások eredményeként közel 500 m<sup>2</sup>-nyi csonttartalmú réteget tártunk fel, és több mint 10 000 csont- és fogmaradványt, illetve részleges csontvázat gyűjtöttünk be. Ennek a mind egyedszám, mind diverzitás szempontjából gazdag leletanyagnak egy jelentős részét Archosauria (Crocodyliiformes, Pterosauria, Dinosauria) maradványai alkotják. Az első leletek megtalálását követően fogalmazódott meg bennem az a cél, hogy elvégezzem az Iharkúton felfedezett Archosauria fajok összehasonlító csonttani, taxonómiai, és paleobiológiai vizsgálatát és a leleteken alapuló őssállatföldrajzi értelmezést. A doktori értekezés e 13 évnyi munka legfontosabb eredményeit, a téziszfüzet pedig az elért eredmények összegzését adja.

## **Módszerek**

Az iharkúti lelőhelyen sokáig a csonttartalmú rétegek bontása, majd a fejtett tömbök aprólékos szétszedése és a fellelt leletek mentése révén gyűjtöttük a maradványokat. 2013 nyarától négyzethálós módszerrel, az egyes fossziliák (csontok, koprolitok, magok, egyéb jelentősebb növénymaradványok) háromdimenziós térképezésével folytattuk a kutatásokat. A leletek mechanikai és kémiai preparálása az Eötvös Loránd Tudományegyetem és a Magyar Természettudományi Múzeum laboratóriumaiban történt. A csontok összehasonlító anatómiai és taxonómiai vizsgálatához számos külföldi intézmény gyűjteményét látogattam végig. A fosszilis anyag mellett számos hazai és külföldi recens összehasonlító gyűjtemény volt segítségemre. A hazai csontanyag vizsgálata során több leletről CT felvételek, a fogakról nagyfelbontású másolatok és a kopásvizsgálatokhoz scanning elektronmikroszkópos felvételek készültek. Az állkapocsmechanizmus rekonstrukciójához szükséges izomzatrekonstrukciókat ma is élő rokoncsoportok (krokodilok, madarak) izomzata alapján készítettem el. A felismert új taxonok rendszertani hovatartozását a PAUP szoftver segítségével kladisztikai analízisek révén állapítottam meg.

## Új tudományos eredmények

1) Az iharkúti ősgérinces lelőhelyről ezidáig 14 Archosauria taxon (köztük hét új faj) jelenlétét sikerült bizonyítani (Ősi és Rabi 2006, Ősi 2012, Ősi et al. 2012a). Ezek közül felismertem egy basalis Eusuchia krokodilt (*Iharkutosuchus makadii*, Ősi et al. 2007), egy azhdarchid pteroszauruszt (*Bakonydraco galaczi*, Ősi et al. 2005, Ősi et al. 2011), három nem madár Theropoda dinoszauruszt (Tetanurae indet., Abelisauridae indet., *Pneumatoraptor fodori*, Ősi et al. 2010a), egy Enantiornithes madarat (*Bauxitornis mindszentya*, Ősi 2008a, Dyke és Ősi 2010), két Ankylosauria dinoszauruszt (*Hungarosaurus tormai* és cf. *Struthiosaurus* sp., Ősi 2005, Ősi és Prondvai 2013), egy Ornithopoda dinoszauruszt (*Mochlodon vorosi*, Ősi et al. 2012b), és egy Ceratopsia dinoszauruszt (*Ajkaceratops kozmai*, Ősi et al. 2010b).

2) Kimutattam, hogy a santoni korú *Iharkutosuchus* az Owen (1874) által felismert Hylaeochampsidae családba tartozik, kiterjesztve ezzel a korábban csak egy kora-kréta fajjal képviselt család időbeli és térbeli elterjedését. A koponya- és állkapocselemek összehasonlító csonttani és izomzatrekonstrukciós vizsgálata (Ősi et al. 2007, Ősi 2008b), továbbá a fogakon elvégzett, részletes fogkopáselemzések segítségével elkészítettem e kisteremtű faj állkapocs- és rágásmechanizmusának rekonstrukcióját (Ősi és Weishampel 2009). Ezzel bizonyítottam a kozmopolita elterjedésű és máig élő Eusuchia krokodilok egy korai ágának specializációját, továbbá azt, hogy a krokodilok evolúciója során többször, konvergens módon kialakult a korábban csak emlősöknél ismert, komplex állkapocsmozgással és okklúzióval járó orális táplálékfeldolgozás (Ősi 2013).

3) Felismertem a közepes szárnyfeszítávolságú azhdarchid repülő hüllő, a *Bakonydraco* esetében, hogy fogatlan alsó állkapcsa alkalmatlan volt az ollócsőrű madaraknál látható vízfelszín-szelési („skimming”) technika alkalmazására (Ősi et al. 2005). Részben az Iharkútról gyűjtött azhdarchid pteroszaurusz nyakcsigolya leletek révén, részben egy solnhofeni *Rhamphorhynchus* (Ősi és Prondvai 2009) példánya segítségével kimutattam, hogy a csigolyák pneumatizáltsága nem használható egy adott csoport vagy akár faj diagnosztikus jegyeként, mert számos egyéb csonttani bélyeghez hasonlóan ez is mind intra-, mind interspecifikus variabilitást mutat. A *Bakonydraco galaczi* közel 60 megtalált mandibularis symphysise révén bizonyítottam, hogy e faj rendkívül gyakori lehetett a santoni Dunántúli-középhegység szárazulatain (Botfalvai és Ősi 2013, Prondvai et al. in press).

4) A nem madár Theropoda dinoszaurusz leletek felfedezésével igazoltam egy kevert Theropoda fauna létezését Iharkúton. A Tetanurae Theropoda fogak morfológiája és a fogakon mért/észlelt karakterek statisztikai elemzése révén sikerült bizonyítanom, hogy az iharkúti fogak azonosak az ausztriai Muthmannsdorf kora-campani Theropoda fogaival, és e közép-európai leletek jura és kora-kréta nyugat-európai formákkal mutatnak rokonságot, mely mutatja e Tetanurae dinoszauruszoknak az *Iharkutosuchus*hoz hasonló, relikv jellegét (Ősi et al. 2010a).

5) Az Abelisauridae Theropoda dinoszauruszok európai jelenlétét már más szerzők is felvetették, campani–maastrichti korú, izolált, töredékes leletek alapján (pl. Buffetaut 1989). Az iharkúti abelisaurid leletek felfedezésével bizonyítottam, hogy e Gondwana-eredetű csoport már a santoni idején is jelen volt a nyugat-tethysi szigetvilágban és úgy tűnik, sokkal elterjedtebb volt, mind időben és térben, mint azt korábban gondoltuk (Ősi et al. 2010a, Ősi és Buffetaut 2011).

6) Az iharkúti Theropoda leletek között a kistermetű egyedekhez tartozó Paraves csoport maradványai a leggyakoribbak. Ezek között egy scapulocoracoideum alapján azonosítottam a *Pneumatoraptor fodori* fajt, mely leginkább a Dromaeosauridae családhoz áll közel. A scapulocoracoideum révén igazoltam, hogy a Theropodakra jellemző pneumatizáltság a koponya és a gerincoszlop egyes részei mellett a mellső függesztőövekben, és talán részben a mellső végtagokban is kialakulhatott (Ősi et al. 2010a).

7) Jó megtartású végtagcsontok alapján dokumentáltam hazánk legidősebb madárleleteit az iharkúti lelőhelyről. Az Enantiornithes leletek közül egy tarsometatarsus alapján a kozmopolita elterjedésű és alapvetően nagy testű fajokból álló Avisauridae család jelenlétét (*Bauxitornis*) tudtuk igazolni (Dyke és Ősi 2010). Kimutattam, hogy az iharkúti madárfaunában is a primitív Enantiornithes csoport képviselői domináltak. Az ölyv méretű *Bauxitornis tarsometatarsus*a mellett fellelt további Enantiornithes és egyéb madárleletek kapcsán azonban rávilágítottam arra, hogy az iharkúti madárfauna sokkal diverzebb lehetett és kisebb méretű fajok is jelen lehettek a faunában (Ősi 2008b, Dyke és Ősi 2010).

8) Az elmúlt évek felfedezéseinek köszönhetően a *Hungarosaurus* Európa legjobban ismert Ankylosauria dinoszaurusza. Az újabb csontvázak révén elvégzett kladsztikai analízis

révén bizonyítottam, hogy az Európa többi lelőhelyéről ismert *Struthiosaurusszal* együtt a Nodosauridae család basalis formái közé tartoznak, és leginkább az észak-amerikai kora- és középső-kréta fajokkal (*Silvisaurus*, *Sauropelta*, *Pawpawsaurus*) mutatnak rokonságot (Ősi és Makádi 2009). Megtalált koponyaleletei révén igazoltam, hogy egyes Ankylosauridae dinoszauruszokhoz hasonlóan a koponyadíszítettség itt is két különböző folyamat révén állt elő: részben a dermatocranium megvastagodása, részben másodlagos csontelemeknek a dermatocranialis csontokhoz való hozzáforrása révén alakult ki a koponya erőteljes díszítettsége (Ősi et al. 2012a).

9) A *Hungarosaurus* megtalált basicraniuma révén lehetőség nyílt e páncélos dinoszaurusz agyterületei fejlettségének vizsgálatára. Részben a koponyaleletről készített CT-felvételek, részben pedig az agyüregről készített szilikonöntvény révén kimutattam, hogy a *Hungarosaurus* agya alapvetően mutatja a többi Ankylosauriara jellemző morfológiát és arányokat. A kisagy azonban sokkal fejlettebb, mint a többi Ankylosaurianál: erősen felboltozódó, mely leginkább a döntően két lábon járó Ornithopoda dinoszauruszok agyára volt jellemző (Ősi et al. 2014). A *Hungarosaurus tormai* ötödik, részleges csontváza alapján továbbá megállapítottam, hogy e faj mellső és hátsó végtagjainak aránya 1:1 volt, továbbá a végtagcsontokra jellemző a megnyúlt, filigrán felépítés. Emellett bizonyítást nyert a paravertebralis elemek megléte a gerincoszlop mentén, melyhez hasonlóan korábban csak az ausztráliai kora-kréta *Minmi* esetében dokumentáltak. Ezek alapján megállapítottam, hogy a *Hungarosaurus* egy gyors mozgású, akár hosszabb távú vándorlásra is képes állat volt, ahol a gyorsabb (cursorialis) mozgást nem a törzs hajlékonysága révén, hanem a végtagok gyors és hatékony mozgásával érte el. Jellemző volt rá a többi Ankylosauriához képest arányaiban magasan tartott fej és mellső testtájék, továbbá a kisagy fejlettségéből adódó, fejlett mozgáskoordinációs képesség (Ősi et al. 2014).

10) A *Hungarosaurus* fogain elvégzett kopásvizsgálatokkal bizonyítottam, hogy alsó és felső fogaik egy komplex állkapocsmechanizmus révén találkoztak egymással, mely hozzájárult a táplálék hatékony megrágásához. A precíz okklúzió mellett jellemző volt a mandibula záródás közbeni hátrafelé mozgása (palinalis mozgás), mely tovább növelte a növényi táplálék hatékonyabb összerágását. A *Hungarosaurusra* jellemző komplex állkapocsmechanizmus elsőként bizonyítja, hogy az Ankylosauriak Nodosauridae családjában is jelen volt a hatékony orális táplálékfeldolgozás, mely a Thyreophorák között több ágon (*Scelidosaurus*, *Euoplocephalus*), egymástól függetlenül jelent meg (Ősi és Barrett 2013).

11) Egy felkarcsont alapján kimutattam, hogy a *Hungarosaurus* mellett egy másik Ankylosauria is jelen volt az iharkúti faunában, melyet cf. *Struthiosaurus* sp. -ként azonosítottam. Ezzel az iharkúti lelőhely az első Európában, ahonnan két különböző Ankylosauria dinoszaurusz szimpatrikus jelenlétére derült fény (Ősi és Prondvai 2013). Amíg a 4-4,5 méteres *Hungarosaurus*ra jellemző volt a gracilis felépítés és a gyors, agilis mozgás, a fele akkora *Struthiosaurus* egy arányaiban zömökebb, rövid mellső végtaggal jellemezhető genus volt, melynek iharkúti képviselője a genus legkorábbi előfordulása.

12) Kimutattam egy kistermetű rhabdodontid Ornithopoda dinoszaurusz jelenlétét az iharkúti faunában (Ősi 2004). A leletek részletes vizsgálata alapján megállapítottam, hogy a hazai Ornithopoda legközelebbi rokona az ausztriai kora-campani *Mochlodon suessi*, ám a hazai leletek egy új fajt (*Mochlodon vorosi*) képviselnek. A *Mochlodon* genus és a két ide sorolt faj új diagnózisának felállításával egyben tisztáztam a *M. suessi* maradványainak taxonómiai validitását is. A csontszövet-tani elemzések, továbbá a kladisztikai analízis révén kapott törzsfa alapján kiderült, hogy komoly méretbeli különbség létezett a nyugat- és kelet-európai rhabdodontid kládok és az egyes rhabdodontid fajok között. Kollégáimmal bizonyítottuk, hogy a csoport testméret-evolúciójának rekonstrukciója alapján az Ornithopoda ősök feltételezhető testméretéhez képest az erdélyi *Zalmoxes* valamelyest nagyobb volt, tehát nem tekinthető törpenövésűnek, a *Mochlodon*nál tapasztalt testméret pedig csak minimálisan kisebb, mint az ősöké, tehát a törpenövés a *Mochlodon* fajoknál sem igazolható egyértelműen. Ezzel szemben kimutattuk, hogy a combcsont alapján 3-4-szer nagyobb nyugat-európai *Rhabdodon* testmérete autapomorf óriásnövény következménye (Ősi et al. 2012b).

13) Az *Ajkaceratops* felfedezésével egyértelműen bizonyítottam, hogy a korábban csak Észak-Amerikából és Ázsiából ismert Ceratopsia dinoszauruszok Európa egyes részeit is meghódították. Az *Ajkaceratops* koponyatöredéke azt is igazolta, hogy a premaxilla–maxilla közti járulékos ablak nem tekinthető a *Bagaceratops*–*Magnirostris*–*Ajkaceratops* vonal diagnosztikus jegyének, mert az a Ceratopsiak evolúciója során többször, egymástól függetlenül is kialakult (Ősi et al. 2010b).

14) Az Iharkútról beazonosított Archosauria taxonok alapján kimutattam, hogy az iharkúti santoni korú fauna igen összetett és különböző eredetű elemekből áll. A felfedezett fajok között vannak kozmopolita, paleolaurázsiai, mezoeuramerikai, és eurázsiai elterjedésűek,

továbbá egyes fajok Gondwana-eredetűek (Ősi és Buffetaut 2011), míg másokat kizárólag Európából ismerünk (Ősi et al. 2012b). A beazonosított fajok alapján kijelenthető, hogy az egykori iharkúti szárazulat refúgiumként működött, ahol amellet, hogy számos esetben megőrződtek az ősi tulajdonságok, bizonyos fajok a csoportjukban erősen specializálódtak. Az egykori szárazulat elszigetelt, refúgium jellegét mutatja, hogy számos taxon jóval idősebb, legtöbb esetben kora-kréta formákkal rokonítható (Ősi et al. 2012a). Az iharkúti gerinces fauna család szinten sok tekintetben hasonlít Európa többi késő-kréta kontinentális gerinces faunájához, ám genus- vagy fajsinten már újdonságok mutatkoznak.

### Felhasznált irodalom

- Botfalvai, G., Ősi, A. (2013): Taxoneloszlás, biodiverzitás és felhalmozódási körülmények az iharkúti késő-kréta ősgerinces lelőhelyen. 16. Magyar Őslénytani Vándorgyűlés, Program és előadáskivonatok, p. 13-14.
- Buffetaut, E. (1989): Archosaurian reptiles with Gondwanan affinities in the Upper Cretaceous of Europe. *Terra Nova*, **1**, 69–74.
- Dyke, G., Ősi, A. (2010): Late Cretaceous birds from Hungary: implications for avian biogeography at the close of the Mesozoic. *Geological Journal*, **45**, 434–444.
- Owen, R. (1874): Monograph on the fossil Reptilia of the Wealden and Purbeck Formations. Suppl. No. 6 (*Hylaeochampsia*). *Paleontographical Society Monographs*, **27**, 1–7.
- Ősi, A. (2004): The first dinosaur remains from the Upper Cretaceous of Hungary (Csehbánya Formation, Bakony Mts). *Geobios*, **37**, 749–753.
- Ősi, A. (2005): *Hungarosaurus tormai*, a new ankylosaur (Dinosauria) from the Upper Cretaceous of Hungary. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **25**, 370–383.
- Ősi, A. (2008a): Cranial osteology of *Iharkutosuchus makadii*, a Late Cretaceous basal eusuchian crocodyliform from Hungary. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paleontologie Abhandlungen*, **248/3**, 279–299.
- Ősi, A. (2008b): Enantiornithine bird remains from the Late Cretaceous of Hungary. *Oryctos*, **7**, 55–60.
- Ősi, A. (2013): The evolution of jaw mechanism and dental function in heterodont crocodyliforms. *Historical Biology*. DOI:10.1080/08912963.2013.777533.
- Ősi, A., Barrett, P.M. (2013): Wear pattern, dental function and jaw mechanism in the Late Cretaceous ankylosaur *Hungarosaurus*. Programme and Abstracts of the 61st Symposium on Vertebrate Palaeontology and Comparative Anatomy, Edinburgh, 33-34.

- Ősi, A., Buffetaut, E. (2011): Additional non-avian theropod and bird remains from the early Late Cretaceous (Santonian) of Hungary and a review of the European abelisauroid record. *Annales de Paleontologie*, **97**, 35–49.
- Ősi, A., Makádi, L. (2009): New remains of *Hungarosaurus tormai* (Ankylosauria, Dinosauria) from the Upper Cretaceous of Hungary: skeletal reconstruction and body mass estimation. *Paläontologische Zeitschrift*, **83**, 227–245.
- Ősi, A., Prondvai, E. (2013): Sympatry of two ankylosaurs (*Hungarosaurus* and cf. *Struthiosaurus*) in the Santonian of Hungary. *Cretaceous Research*, **44**, 58–63.
- Ősi, A., Rabi, M. (2006): Egy késő-kréta kontinentális gerinces fauna a Bakonyból: krokodilok, dinoszauruszok, pteroszauruszok és madarak. *Földtani Közlöny*, **136/4**, 503–526.
- Ősi, A., Weishampel, D. (2009): Jaw mechanism and dental function in the Late Cretaceous basal eusuchian *Iharkutosuchus*. *Journal of Morphology*, **270/8**, 903–920.
- Ősi, A., Weishampel, D.B., Jianu, C.M. (2005): First Evidence of Azhdarchid Pterosaurs from the Late Cretaceous of Hungary. *Acta Palaeontologica Polonica*, **50**, 777–787.
- Ősi, A., Clark, J.M., Weishampel, D.B. (2007): First report on a new basal eusuchian crocodyliform with multicusped teeth from the Upper Cretaceous (Santonian) of Hungary. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* **243/2**, 169–177.
- Ősi, A., Apesteguía, S., Kowalewski, M. (2010a): Non-avian theropod dinosaurs from the early Late Cretaceous of Central Europe. *Cretaceous Research*, **31/3**, 304–320.
- Ősi, A., Butler, R., Weishampel, D. (2010b): A Late Cretaceous ceratopsian dinosaur from Europe with Asian affinities. *Nature*, **465**, 466–468.
- Ősi, A., Buffetaut, E., Prondvai, E. (2011): New pterosaurian remains from the Late Cretaceous (Santonian) of Hungary (Iharkút, Csehbánya Formation). *Cretaceous Research*, **32**, 456–463.
- Ősi, A., Makádi, L., Rabi, M., Szentesi, Z., Botfalvai, G., Gulyás, P. (2012a): The Late Cretaceous continental vertebrate fauna from Iharkút, western Hungary: a review. *Bernissart Dinosaurs and Early Cretaceous Terrestrial Ecosystems* (ed. P. Godefroit), Indiana University Press, pp. 533–568.
- Ősi, A., Prondvai E., Butler R., Weishampel, D.B. (2012b): Phylogeny, histology and inferred body size evolution in a new rhabdodontid dinosaur from the Late Cretaceous of Hungary. *PLoS ONE* 7(9): e44318. doi:10.1371/journal.pone.0044318

- Ósi, A., Pereda Suberbiola, X., Földes, T. (2014): Partial skull and endocranial cast of the ankylosaurian dinosaur *Hungarosaurus* from the Late Cretaceous of Hungary: implications for locomotion. *Paleontologia Electronica*, **17**, 1-18.
- Prondvai, E., Bodor, E., Ósi, A. (in press): Does morphology reflect osteohistology-based ontogeny? A case study of Late Cretaceous pterosaur jaw symphyses from Hungary reveals hidden taxonomic diversity. *Paleobiology*.