

Válaszok Kordos László opponens bírálatára és a bírálatban feltett kérdésekre

Ezúton is köszönöm Kordos László részletes opponensi véleményét. Válaszaimat a tézisek és a kapcsolódó kérdések listázásával, azok után foglalom össze.

1. Örömmel tudomásul veszem, hogy az iharkúti ősgérinces lelőhelyről ez idáig 14 Archosauria taxon (köztük hét új fajt) jelenlétét sikerült bizonyítani (én jobbnak tartanám a kimutatni szó használatát, s a „sikerült”! is napjainkban már mást jelenthet, mint korábban). Mint már jónéhány opponensi véleményemben kifejeztem, önmagukban a mennyiségi adatokat nem tekintem új tudományos eredménynek, sőt felfogásom szerint egy új taxon kimutatása leginkább szerencse és tudással párosuló büszkeség lelki folyamatának terméke. A tézis azért fogadom el, mert a lelőhely felfedezésével, tudományos igényű kutatásával és a mai igényeknek megfelelő feldolgozásával a jelölt nemzetközi hálózatba szervesen illeszkedő új tudományos eredményt alkotott.

A tézis elfogadását örömmel vettem.

2. A 2. tézis az Iharkutosuchus krokodilféle koponyájával, állkapcsával, rágásmechanizmusával és ennek evolúciós következtetéseivel foglalkozik. A 2013-ban, a Historical Biology-ban megjelent 136 oldalas monográfia a jelölt kiemelt, a PhD disszertációjában megalapozott tézisben foglalt új tudományos eredményeit elfogadom (megjegyzésem: jelen MTA doktori disszertációjában nem tünteti fel a publikációnak minősülő 2006-ban megvédett PhD dolgozatát).

A tézis elfogadását örömmel vettem. Valóban, a 2006-ban megvédett PhD dolgozatra is lehetett volna hivatkozni. Ezt azért nem tettem meg, mert a PhD dolgozat eredményeit négy tudományos cikkben azóta összefoglaltam és jobbnak láttam csak azokra hivatkozni.

3. A 3. tézisben a jelölt a repülő hüllő, a Bakonydraco közel 60 megtalált manibibularis symphysise alapján mélyen belenyúlt abba a vitakörbe, amely az élőlény vízfelszín-szelési („skimming”) táplálékszerzési módjáról pro- és kontra szól. Ősi Attila állásfoglalásának („a fogatlan alsó állkapocs alkalmatlan volt..”) bizonyítása a disszertációban (p. 33) csak hivatkozásokkal szerepel, a tézisekben viszont állítás („felismertem”). A nagy valószínűséggel igaz tézis inkább előlegzett eredménynek tekinthető.

*A 3. tézishoz csatlakozó kérdésem, hogy mi bizonyítja, „hogy e faj *Bakonydraco] rendkívül gyakori lehetett a santoni Dunántúli-középhegység szárazulatain..”) ? Iharkúton kívül máshonnan is előkerült? Mindezek után, a tézis ingtag.*

A *Bakonydraco* estében a vízfelszín-szelési („skimming”) táplálékszerzési mód elvetése ezidáig kizárólag a holotípus mandibula, továbbá a nyaki csigolyák összehasonlító csonttani vizsgálatával történt meg, számításokon alapuló biomechanikai elemzéseket ezidáig nem tudtam végezni. (Még a dolgozat megírása előtt a Budapesti Műszaki Egyetem kollégáival közösen indítottunk el egy projektet, mely során véges elem modellezést kívántunk elvégezni a *Bakonydraco galaczi* mandibuláján azért, hogy teszteljük, vajon milyen terhelésnek [pl. skimming technika Humphries et al. adataival összevetve] lehetett volna kitenni e faj állkapcsát. A mandibula szárai azonban több helyen annyira torzultak, hogy értékelhető elemzést csak a maradvány számítógépes rekonstruálása esetén lehetne adni.)

Méreteket és csontfalvastagságot tekintve arányaikban hasonló repülő hüllők állkapcsának (többek között egy azhdarchid forma) biomechanikai vizsgálatát végezték el Humphries és társai (2007), akik egyértelműen dokumentálták, hogy az azhdarchidokra jellemző

mandibulaarányok, a csontfalvastagság és symphysis morfológia nem lett volna elegendő a „skimming” technika alkalmazásához. A dolgozatban erre kitértem és az idevágó munkákat hivatkoztam.

Minthogy a *Bakonydraco* az azhdarchid pteroszauruszok közé tartozott, a lelőhelyen megtalált, tipikus azhdarchid nyaki csigolyák morfológiai elemzése segített még a 2005-ös munkámban az azhdarchid fajok esetében állást foglalni a „skimming” technika esetleges használata kapcsán. E maradványok alapján a 2005-ös munkámban kifejttem, hogy a megnyúlt nyaki csigolyák morfológiája egyértelműen arra utal, hogy a nyak az azhdarchidoknál (és így minden bizonnyal a *Bakonydracon*ál is) merev lehetett, ami pontosan az ellentéte annak, amit a mai ollóscsőrűeknél látunk (Humphries et al. 2007). Tény, hogy a disszertációban az izolált nyaki csigolyák csak felsorolás szinten kerültek említésre (31. oldal), a morfológiájuk alapján következtetett merev nyak nem került részletezésre.

A közel 60 repülő hulló állkapocstörődék három maradványt kivéve morfológiai és csontszöveti elemzések alapján a *Bakonydraco* fajhoz sorolható (Prondvai et al. 2014). Az iharkúti leletanyagon 2013-ban elvégzett tafonómiai vizsgálatok alapján a teljes leletanyag minimum 214 gerinces egyed képvisel, és ebből 57 egyed a *Bakonydraco* tesz ki (Botfalvai és Ősi 2013). Ez a gerinces fauna teljes minimum egyedszámához képest aránytalanul magas szám. Különösen egy szárazföldi és rendkívül törékeny csontozatú faj esetében arra utal, hogy ezek az állatok, ha csak időszakosan is, de nagy tömegben fordulhattak elő az iharkúti szárazulaton. Minthogy ezek a maradványok csak az iharkúti bányából ismertek, valóban pontatlanság volt részemről általánosságban a „Dunántúli-középhegység szárazulatain” kifejezést használni.

4. Tulajdonképpen nehezen értelmezem azt az állítást és magyarázatot, miszerint „igazoltam egy kevert Theropoda fauna létezését Iharkúton”. Milyen állatok keveredtek milyenekkel? Fontos kérdés ez? Azonosság ausztriai leletekkel, azoknak a nyugat-európai formákkal mutatkozó rokonsága és a relikv jelleg egy mondatban rejtett megfogalmazásnak tűnik. Erről jut eszembe, hogy az iharkúti leletegyüttes tafonómiai folyamatai mennyire mutatnak egységes, vagy kevert jellegeket? A tézis elfogadását a nyilvános vita után tudom megítélni.

A „kevert” kifejezéssel arra kívántam utalni, hogy mind ősföldrajzi, mind pedig csonttani jegyek szempontjából különböző Theropoda taxonok ismertek Iharkútról. Egyszerre (és feltehetően együtt) voltak jelen fejlett, dromaeosaurid-szerű Paraves Theropodák, melyek kozmopolita elterjedést mutatnak, döntően a Gondwana kontinensekről ismert Abelisauridae formák, és primitív jegyeket őrző, egy a Theropoda dinoszauruszok korán kialakult, primitívebb ágát képviselő „megalosaurid”, Tetanurae alakok. Mindezt azért tartottam fontosnak megemlíteni, mert a késő-kréta európai faunák, köztük az iharkúti is, azon kevesek közé tartozik a világban, ahol egyszerre találjuk meg az elszigetelődve fejlődött, sokkal idősebb és ősi jegyeket mutató formákkal rokon taxonokat (basalis Tetanuraek), a fejlett, kozmopolita fajokat (Paraves) és az idegen területekről bevándorló, alapvetően ritka formákat (Abelisauridae).

Tafonómiai szempontból az iharkúti leletanyag három jelentősen eltérő csoportra osztható. A lekerekített és erőteljesen koptatott, meghatározhatatlan csontkavicsok reprezentálják azon csontelemeket, melyek hosszabb távon szállítódtak a csatorna fenékhordalékával, többször áthalmozódhattak és így jelentős mértékben ki voltak téve a fizikai behatásoknak. A második csoportba tartoznak a jól meghatározható kevésbé koptatott, de jelentősen töredezett izolált csontelemek, melyek feltehetőleg csak rövidtávon, az „utolsó” áradási eseménnyel szállítódtak a végső felhalmozódási helyükre. A harmadik csoport az összetartozó és összefüggő csontvázelemeket tartalmazza. Az iharkúti lelőhelyről ismert hét részleges csontváz mindegyike az Ankylosauria dinoszauruszokhoz tartozik.

5. A Gondwana-eredetű *Abelisauridae* *Theopoda iharkúti santoni* előfordulása már előre vetette azt a lehetőséget, hogy ez a ragadozó csoport az eddig ismerteknél valamivel korábban előkerült a nyugat-tethysi szigetvilágban. A tézist megerősíti, hogy azóta a portugáliai késő-jura Lurinhá Formációból is kimutatták: Hendrickx, C., & Mateus O. (2014). *Abelisauridae (Dinosauria: Theropoda) from the Late Jurassic of Portugal and dentition-based phylogeny as a contribution for the identification of isolated theropod teeth*. *Zootaxa*. 3759, 1-74.

A tézis elfogadását örömmel vettem.

6. A kistermetű, *Paraves Theropoda* csoportba tartozó *Pneumatoraptor fodori scapulocoracoideuma* pneumatizáltságának kimutatása jelentős új tudományos adalék. A lelet alapján feltételezhető, hogy a tüdővel kapcsolatos légzőrendszer a madarakhoz hasonlóan a *Theropoda* dinoszauruszoknál is kialakult a mellső függesztővekben, és emiatt valószínű, hogy a „tollas *Paraves Theropodák* az egykori iharkúti faunában is jelen voltak”.

A tézis elfogadását örömmel vettem.

7. Kétségtelen, hogy „hazánk legidősebb madárleleteit” az iharkúti lelőhelyről ismerjük. Az ölyv méretű *Bauxitornis* mellett a szerző szerint még kétséges, hogy a közel négyezer rövidebb töredékes femur egy további fajt képvisel-e”? Az eddigi eredmények meggyőzőek. A jelölt szerint „Remélhetjük, a jövőbeli ásatások újabb leletekkel gazdagítják az iharkúti madáranyagot..”. Kérdésem: vannak-e újabb meggyőző leletek.

A disszertációban listázott madárcsontokon kívül a 2014-es ásatások során előkerült egy madár coracoideum. Bár a lelet preparálása még folyamatban van, valószínűsíthető, hogy az *Enantiornithes* csoportot képviseli. A lelet jelentősége abban áll, hogy az *Enantiornithes* combcsontok mellett ez a második olyan maradvány, mely összevethető Európa másik fontos késő-kréta madárlelőhelyének (Cruzy, Franciaország) anyagával, ahonnan szintén ismert egy coracoideum és egy combcsont (Buffetaut 1998).

8. – 10. tézisek. Mindegyike a *Hungarosaurus*-ról szól, ami a jelölt szerint „Európa legjobban ismert *Ankylosauria* dinoszaurusza”. Mindegyik *Hungarosaurus* tézis több állítást takar, a következőket:

- kladisztikus elemzés alapján a *Nodosauridae* család basalis csoportjába tartoznak,
- koponyaleletek alapján igazolta, hogy a koponyadiszítettség két különböző folyamat eredménye,
- a koponyaleleltről készített CT felvételek és egyéb vizsgálatok a kisagy viszonylagos fejlettségét mutatják (kérdésem: akkor az agy alapján ez alapvetően az *Ankylosauriara* jellemző, a kisagy – ami nem az agy része? – felboltozódása pedig a két lábon járó *Ornithopoda* dinoszauruszok agyára(!) volt jellemző. Ugyanebben a 9. tézisben a *Hungarosaurus* torma ötödik, részleges csontváza alapján a mellső és a hátsó végtagok aránya 1:1 volt. Mindezek és még a tézisben leírt egyéb adatok alapján miként alakult ki a *Hungarosaurus*-ról az a kép, miszerint „Jellemző volt rá a többi *Ankylosauriához* képest arányaiban magasan tartott fej és mellső testtájék, továbbá a kisagy fejlettségéből adódó, fejlett mozgáskoordinációs képesség”?).
- a *Hungarosaurus* fogain elvégzett kopásvizsgálatokból következtetett komplex állkapocsmechanizmus, és a több leszármazási ágban kimutatott hatékony táplálék-feldolgozást új tudományos eredménynek tekintem (10. tézis).

A *Hungarosaurus* agya alapvetően mutatja a többi Ankylosauriara (pl. *Panoplosaurus*, *Euoplocephalus*) jellemző morfológiát és arányokat. A kisagy (mint az agy hátsó területeinek egyike) azonban dorsalisan sokkal magasabb, jobban felboltozódó, mint a többi Ankylosauria formánál. Ez az erős felboltozódás a többi Ankylosaurianál nem jelenik meg, viszont sokkal inkább jellemző a döntően két lábon járó Ornithopoda dinoszauruszok agyára (Ősi et al. 2014). Utóbbi csoportnál a fej arányaiban magasabban volt a földtől, ami fejlettebb mozgáskoordinációs képességet is igényelt.

A *Hungarosaurus* ötödik, részleges csontvázának vizsgálata alapján kiderült, hogy a mellső-hátsó végtagok aránya 1:1 volt (más Ankylosauria fajoknál a mellső végtag általában 2/3-a a hátsónak), továbbá a végtagcsontokra jellemző a megnyúlt, filigrán felépítés. Emellett előkerültek paravertebralis elemek ennél a csontváznál, melyek a gerincoszlop merevítésében játszhattak szerepet (hasonlóan az ausztráliai *Minmi*hez).

Tehát a fejlett kisagyi terület, a megnyúlt mellső végtagok és a merevítő, paravertebralis elemek alapján gondoljuk azt, hogy a *Hungarosaurus*ra jellemző volt az arányaiban magasan tartott fej és mellső testtájék, a fejlett mozgáskoordinációs képesség, és a relative gyors (cursorialis) mozgás, mely utóbbinál nem a törzs hajlékonysága (a paravertebralis elemek jobban merevítették a törzset), hanem a végtagok gyors és hatékony mozgása játszott szerepet (hasonlóan a *Minmi*hez, Molnar és Frey 1987).

11. A disszertáció 4.16. fejezetéből is látszik, hogy a Ősi Attilának és munkatársainak komoly gondot okoz egy, a Hungarosaurusnál fele akkora méretű Ankylosauria dinoszaurusz jelenléte, amelyet cf. Struthiosaurus sp.-ként azonosít. A 11. tézis mindezek ellenére tényként kezel a két őslény szimpatikus jelenlétét, ami egyébként a fajképződés egyik legvitatottabb formája, nem igényel földrajzi elkülönülést és környezetváltozást sem. Számomra még nem bizonyított tézis.

Ezzel a tézissel nem a szimpatikus *fajképződést* kívántam demonstrálni, hanem két különböző, de egy területen és valószínűleg egy időben élő, tehát szimpatikus faj *jelenlétét*, melyek egyébként a kladisztikai analízis alapján közeli rokon fajok.

A cf. *Struthiosaurus*ként azonosított felkarcsont markáns morfológiai eltérést mutat a *Hungarosaurus*étól, ugyanakkor sokkal nagyobb fokú hasonlóságot az Európa többi lelőhelyéről ismert *Struthiosaurus* felkarcsontjaival, melyek alapján megalapozottnak vélem a *Hungarosaurus*tól eltérő genus jelenlétét Iharkúton.

12. A jelölt még 2004-ben kimutatott Iharkútról egy kistermetű rhabdodontid Ornithopoda dinoszauruszt. A részletes társszerzős vizsgálatok arra az eredményre jutottak, hogy a Mochlodon vorosi (Iharkútról) és az erdélyi Zalmoxes az Ornithopoda ősök feltételezett testméretéhez képest jelentősen nem változott, a nyugat-európai Rhabdodon viszont óriás lett. Ezzel megdőlné az ornithopodák között a szigeti endemizmus törpenövésben is megnyilvánuló jelensége? Ugyanakkor a szigetek egykori léte ismereteim szerint földtani tény, vagy az egész kérdéskör újragombolandó. Érdekes új adat!

Egyetértek a bírálóval a tekintetben, hogy a lehetőségekhez mérten mára bizonyított tény, hogy a Nyugat-Tethys területén és Európa déli részén kisebb-nagyobb szigetektől álló szigetvilág létezett a késő-krétában. A Dunántúli-középhegység késő-kréta idején kialakult szárazulata az apuliai mikrokontinens északi részeként az egyik sziget (vagy egy nagyobb sziget része) lehetett.

Az Iharkúton felfedezett *Mochlodon vorosi* Ornithopoda dinoszaurusz kapcsán végzett testméret-evolúciós vizsgálatok alapján arra derült fény, hogy a korábban törpenövésűnek gondolt, 2,5 m-es erdélyi *Zalmoxes* nem tekinthető törpenövésűnek, ugyanis az utóbbi taxont vizsgáló szerzők (Benton et al. 2010) a franciaországi 6 méteres testhosszt is elérő *Rhabdodon*hoz hasonlították és állapították meg a törpenövést. Az Ornithopodák teljes törzsfáját nézve és a combcsontméreteket használva azonban világosan látszik, hogy méreteivel, akár a basalis Ornithopodakhoz akár a Rhabdodontidae klád tagjaihoz hasonlítva a *Rhabdodon* lóg ki a sorból: az Ornithopoda klád basalis formáira jellemző átlag combcsonthossz 280–340 mm körüli, a Rhabdodontidae család ősi állapotára 340 mm-es érték adódott, a *Zalmoxes* subadult példányokra kapott érték pedig 320–333 mm. Emellett a *Mochlodon* fajoknál a femur hossz 159–218 mm között mozog. A *Zalmoxes* tehát nem volt törpenövésű, hanem egyszerűen megőrizte a Rhabdodontidae család ősi állapotára jellemző testméretet, míg a nagyobb szárazulaton létezett és sokkal nagyobb testű *Rhabdodon* autapomorf óriásnak tekinthető.

Ha tehát volt törpenövésű Rhabdodontid Ornithopoda Európában, az az eddig ismert taxonok közül a *Mochlodon* fajok közül lenne valószínűsíthető, bár a rájuk jellemző combcsonthossz nem nevezhető markánsan kisebbnek, mint az Ornithopoda klád ősi formáinál tapasztalt hossz. Mindez persze nem zárja ki annak lehetőségét, hogy voltak törpenövésű Rhabdodontidae fajok Európa szigetvilágában, csak még nem ismerjük őket.

Törpenövésű Ornithopoda fajok viszont léteztek Európa késő-krétájában: az erdélyi 4-5 méteres *Telmatosaurus* (Benton et al. 2010) és a 4 méteres *Tethyshadros* (Dalla Vecchia et al. 2009) mint a Hadrosauroideák basalis formái erre jó példák.

13. Az Ajkaceratops ősföldrajzi és evolúciós jelentőségének kimutatását nem vitatom.

A tézis elfogadását örömmel vettem.

14. A 14. tézis az Archosauria taxonok állatföldrajzi kapcsolatait tárgyaló, különbségeket és hasonlóságokat összevető, ismert fajöltői adatokból összeállított klasszikus kompiláció. Az opponensnek hiányérzete lenne e fejezet nélkül. Hasznos olvasmány, legalább annyi lelethiánnyal és hipotézissel terhelve, mint a hominizáció-kutatás.

A tézis elfogadását örömmel vettem.

Tisztelettel,

Ösi Attila

Budapest, 2014. szeptember 1.