

dc_809_13

MTA doktori értekezés

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

Ősi Attila



Budapest

2014

Tartalom

KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS.....	4
1. BEVEZETÉS	6
1.1. Mezozoikumi gerincesek kutatása	6
1.2. Az iharkúti ősgérinces lelőhely felfedezése	7
2. AZ IHARKÚTI ŐSGÉRINCES LELŐHELY FÖLDTANI VISZONYAI.....	10
2.1. Földrajzi elhelyezkedés és tulajdoni viszonyok	10
2.2. Általános földtani keret	10
2.3. A csonttartalmú rétegek felépítése	12
2.4. A leletanyag kora	14
3. ANYAG ÉS MÓDSZEREK	15
3.1. Anyag	15
3.2. Módszerek	15
4. AZ IHARKÚTI ARCHOSAURIA FAUNA.....	16
4.1. Sebecosuchia krokodilok	16
4.1.1. Rendszerező őslénytán	16
4.1.2. Diszkusszió	17
4.2. Theriosuchus-rokon krokodilok	18
4.2.1. Rendszerező őslénytán	18
4.2.2. Diszkusszió	18
4.3. Allodaposuchus-rokon krokodilok	19
4.3.1. Rendszerező őslénytán	19
4.3.2. Diszkusszió	20
4.4. Őrlőfogú krokodilok	21
4.4.1. Rendszerező őslénytán	21
4.4.2. Diszkusszió	23
4.5. A bakonyi repülő hüllő	29
4.5.1. Rendszerező őslénytán	29
4.5.2. Diszkusszió	30
4.6. További pteroszauruszok	34
4.6.1. Rendszerező őslénytán	34
4.6.2. Diszkusszió	35
4.7. Primitív Tetanurae Theropodak	36
4.7.1. Rendszerező őslénytán	36
4.7.2. Diszkusszió	37
4.8. Gondwana-eredetű Theropodak	39
4.8.1. Rendszerező őslénytán	39
4.8.2. Diszkusszió	39
4.9. Kistermetű, fejlett Theropodak	41
4.9.1. Rendszerező őslénytán	41
4.9.2. Diszkusszió	42
4.10. További Paraves Theropoda leletek	44
4.10.1. Rendszerező őslénytán	44
4.10.2. Diszkusszió	45
4.11. Közelebbről nem meghatározott Theropoda leletek	46
4.11.1. Rendszerező őslénytán	46
4.11.2. Diszkusszió	46
4.12. Avisaurid madarak	47
4.12.1. Rendszerező őslénytán	47

4.12.2. Diszkusszió.....	48
4.13. További Enantiornithes leletek	49
4.13.1. Rendszerező őslénytán	49
4.13.2. Diszkusszió.....	50
4.14. További madárleletek.....	50
4.14.1. Rendszerező őslénytán	50
4.14.2. Diszkusszió.....	51
4.15. A nagytestű hazai Ankylosauria	51
4.15.1. Rendszerező őslénytán	51
4.15.2. Diszkusszió.....	54
4.16. A kistermetű európai Struthiosaurus	65
4.16.1. Rendszerező őslénytán	65
4.16.2. Diszkusszió.....	66
4.17. A hazai Ornithopoda dinoszaurusz	69
4.17.1. Rendszerező őslénytán	69
4.17.2. Diszkusszió.....	72
4.18. Az első európai Ceratopsia dinoszauruszok.....	75
4.18.1. Rendszerező őslénytán	75
4.18.2. Diszkusszió.....	76
5. AZ IHARKÚTI ARCHOSAURIA FAUNA PALEOBIOGEOGRÁFIAI ASPEKTUSAI	79
5.1. Paleogeográfiai háttér	79
5.2. Paleobiogeográfia az iharkúti Archosauria fauna tükrében	82
5.2.1. Kozmopolita formák	83
5.2.2. Paleolaurázsiai formák.....	84
5.2.3. A mezoeuramerikai bioprovincia elemei	86
5.2.4. Eurázsiai fajok.....	87
5.2.5. Gondwana-eredetű formák.....	87
5.2.6. Európai endemikus fajok	89
5.3. Elszigeteltség, refugium, törpenövés	92
6. ÖSSZEFOGLALÁS	96
6.1. Eredmények, következtetések	96
6.2. A további kutatások irányai	98
7. FELHASZNÁLT IRODALOM	100

KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Köszönettel tartozom Torma András barátomnak, akivel az iharkúti ősgerinces lelőhelyet felfedeztük és aki, ahogy az első felfedezéseknél, úgy az elmúlt 14 év során mindvégig szívügyének tekintette az iharkúti gerincesek kutatását. Rendkívül hálás vagyok Makádi László barátomnak és kollégámnak, aki az iharkúti kutatócsoport egyik alapító tagjaként kezdetektől fogva részt vesz az ásatások szervezésében, a terepi munkákban és a leletek tudományos feldolgozásában is. Hálámat szeretném kifejezni Császár Gézának és Jocháné Edelenyi Emőkének a Csehbányai Formáció kutatásában és a feltárások megtalálásában nyújtott segítségükért.

Kutatócsoportunk nevében köszönöm a Bakonyi Bauxitbánya Kft.-nek, azon belül Kovacsics Árpádnak, Pataki Attilának, Fodor Gézának (†), Böröczky Tamásnak (†), Legeza Miklósnak és Fiskál Tamásnak, továbbá a Geovolán Kft.-nek azon belül Kertész Lászlónak, Gyarmat Dezsőnek és Kenyeres Imrének a területen végzett ásatások szervezésében és a letakarítási munkálatok koordinálásában nyújtott mérhetetlen segítségüket. Hálás vagyok Kis Istvánnak, Németh Ritának, Nagy Gábornak, Tóth Andrásnak, Czeglédi Józsefnek és Blaskovics Zoltánnak, hogy sokszor személyesen támogatták az ásatási munkálatokat. Köszönet az Iharkúti Kutatócsoportunk további tagjainak, Rabi Mártonnak, Botfalvai Gábornak, Kocsis Lászlónak, Gulyás Péternek, Prondvai Edinának, Szentesi Zoltánnak, Bodor Emesének, Baranyi Viktóriának, Duleba Mónikának, Hajdu Zsófiának, Kalmár Rékának, Czirják Gábornak, Segesdi Martinnak, Csengődi Dórának és Zachar Istvánnak a lendületes munkáért és az ütöképes csapatért. Külön köszönet illeti Prondvai Edinát az elmúlt évek sok-sok konzultációjáért, a letisztult és realista világnézetéért és e szöveg alapos átnézéséért. Köszönöm továbbá Bosnakoff Mariannak a szövegben tett technikai javításait és a doktori disszertáció beadásával járó adminisztratív ügyekben tett segítségét.

E disszertáció alapját képező eredmények egy jelentős részét az MTA–MTM Paleontológiai Kutatócsoportjának alkalmazottjaként értem el. Az itt kapott bizalomért és támogatásért különösen hálás vagyok e kutatócsoport két fő motorjának, Vörös Attilának és Pálfy Józsefnek.

Hálás vagyok továbbá az elmúlt 13 év iharkúti ásatásain résztvevő kollégáknak, barátoknak és hallgatóknak, akiknek a munkája nélkül e dolgozat alapját képező leletek még mindig a föld alatt lapulnának. E közel 150 embernek a nevét az Iharkút Almanach gyűjti össze, melynek szerkesztése Szőke Ferenc barátom kezét dicséri. Köszönet illeti Pecsics Tibort, a kutatócsoport paleoillusztrátorát, aki számos rekonstrukciós rajzot készített az iharkúti fauna egyes elemeiről.

Hálával tartozom Mindszenty Andreának, Haas Jánosnak, Szives Ottiliának és Bodor Emesének az iharkúti lelőhely földtanával és ősföldrajzával kapcsolatos konzultációkért és tanácsaikért.

Köszönettel tartozom Galács Andrásnak, Kordos Lászlónak, Pálfy Józsefnek, Vörös Attilának, Főzy Istvánnak, Görög Ágnesnek, Géczy Barnabásnak, Zboray Gézának, Bóka Károlynak, Földes Tamásnak, Monostori Miklósnak, Magyar Imrének, Sente Istvánnak, Kázmér Miklósnak, Szabó Jánosnak, Gasparik Mihálynak, Dulai Alfrédnek, Ozsvárt Péternek, Bosnakoff Mariannak, Szinger Balázsnak, Buczkó Krisztinának, Mészáros Lukácsnak, Pazonyi Piroskának, Péterdi Bálintnak, Weiszbürg Tamásnak, Tóth Emőkének és Kazár Emesének az elmúlt évek során nyújtott hasznos tanácsaikért és a sok segítségért.

Munkám során eredményes szakmai kapcsolat alakult ki számos külföldi kutatóval és múzeumi dolgozóval. Közülük emelném ki David B. Weishampelt, James M. Clarkot, Richard Butlert, Paul Barrettet, Julio Companyt, Eberhard „Dino” Freyt, Eric Buffetaut-ot, Haiyan Tongot, Csiki Zoltánt, Erika Posmosanut, Venczel Mártont, Gerhard Hahnt, Angela Milnert, Sandra Chapmant, Ursula Göhlichet, Norbert Micklichet, Massimo Delfinot, Sebastián Apesteguiát, Pablo A. Gallinát, Ismar Carvalhot, Alan Turnert, Gareth Dyke-ot, Daniela Schwartz-ot, Oliver Wings-et, Jean Le Loeuff-öt, Christian Meyert és Xabier Pereda Suberbiolát.

A következő intézmények és cégek támogatták az iharkúti gerinces lelőhellyel kapcsolatos kutatásokat: Magyar Tudományos Akadémia, Magyar Természettudományi Múzeum, Országos Tudományos Kutatási Alap (T-38045, PD 73021, NF 84193), Pro Renovanda Cultura Hungariae Alapítvány, National Geographic Society (Grant-No. 7228-02, 7508-03), Eötvös Loránd Tudományegyetem Őslénytani Tanszék, Általános és Alkalmazott Földtani Tanszék, NKTH-TÉT (ARG-8/2005, FR-22/2008), DinoPark Kft, Jurassic Foundation, Hantken Miksa Alapítvány, Ajka, Pápa, Nemetbánya és Bakonyjákó Önkormányzatai, Europharma Kft., Ferrokémia Rt., Loctite Rt., Pet-Pack Ipari és Kereskedelmi Kft. (Balfi üzem), Univer Kft., Geovolán Kft, Mol Nyrt., Piszke Papír Rt., Pápai Hús Rt., Light Tech Kft., Printer-fair Kft. Köszönet illeti Makádi Tamást az ásatások lebonyolításában nyújtott segítségéért.

Külön kiemelném Soós Miklóst és az Auro-Science Kft.-t, akik patrónusként többször a kutatócsoportunk mögött álltak.

E munka Pálincás József, a Magyar Tudományos Akadémia elnöke által létrehívott Lendület Program keretében, továbbá a Bolyai János Ösztöndíj támogatásával készülhetett el.

Végül hálámat szeretném kifejezni Szüleimnek, akik mindvégig mellettem álltak, és támogattak a kezdetektől.

1. BEVEZETÉS

1.1. Mezozoikumi gerincesek kutatása

A gerinces őslénytan, azon belül is a mezozoikumi gerincesek kutatása manapság virágkorát éli. Ez talán azzal is magyarázható, hogy az előkerült maradványok legtöbbször olyan, mára már kihalt, sok esetben óriási, félelmet keltő vagy éppen a képzeletünket is felülmúló, bizarr megjelenésű állatokról adnak tanúbizonyságot, melyek rendszertani kapcsolatainak felgöngyölítése, ősszállatföldrajzi kérdéseinek tisztázása vagy paleobiológiájuk megértése igazán vonzó egy kutató számára. További ok lehet az is, hogy a gerinces élőlények maradványai igen komplex fossziliák, ahol gyakran egyetlen csontból, fogból is sok minden kiolvasható. Az összefüggő, ritkán a kültakaró lenyomatát (pl. toll, pikkely, szőr) vagy egyéb szerves képletet (pl. kollagén) is megőrző fossziliák pedig az egykori élőlény legrészletesebb megismerését teszik lehetővé, melyet manapság a legkülönbözőbb módszerekkel vizsgálhatunk és dokumentálhatunk. Az orvostudományban és egyéb területeken használt technikák (CT, microCT, MRI, Synchrotron), a stabilizotóp-geokémia, a csont/fog legfinomabb külső és belső szerkezetének nagyfelbontású binokuláris vagy polarizációs mikroszkóppal, illetve scanning elektronmikroszkóppal történő vizsgálata, vagy a háromdimenziós rekonstrukciók legárnyaltabb vizualizációja csak néhány azon lehetőségek közül, melyek a kutatások egy egészen új dimenzióját nyitják meg számunkra. Végül azt sem szabad elfeledni, hogy számos, ma is élő (pl. békák, gyíkok, krokodilok, madarak, emlősök) vagy mára kihalt Tetrapoda csoport (pl. Ichthyosauriak, Sauropterygiak, Pterosauriak, nem madár dinoszauruszok, Enantiornithes madarak) legkorábbi képviselői valamikor a perm végi kihalási eseményt követően, a mezozoikum során alakultak ki. Ezek eredetének, és az egyes kládok korai diverzifikációjának kinyomozása az egyik legnagyobb kihívás a gerinces paleontológus számára.

A magyarországi mezozoikum azonban nem bővelkedik gerinces állatok fossziliáiban. A történelmi Magyarország területéről Erdélyből, a Hátszegi-medence területéről a 19. század vége óta ismert gazdag, késő-kréta szárazföldi gerinces leletegyüttes. Ezek kutatását a világhírű (és tragikus sorsú) báró Nopcsa Ferenc kezdte el és manapság az erdélyi magyar és román kollégák újult erővel folytatják (Weishampel et al. 1991, 2010, Codrea et al. 2010, Csiki és Grigorescu 2007, Grigorescu 2010).

A mai Magyarország területéről szárazföldi mezozoikumi gerincesek maradványai sokáig szinte ismeretlenek voltak. Ez részben annak is köszönhető, hogy a feltárási viszonyok nem túl jók, és a hazánk területét felépítő mezozoikumi közettömegek uralkodóan tengeri kifejlődésűek. Ismeretes néhány szórványlelet a mezozoikumi üledékekből, ezek azonban szinte

kizárólag tengeri gerincesek maradványai. Leghíresebbek talán a veszprémi Jeruzsálem-hegy felső-triász rétegeiből előkerült *Placochelys placodonta* maradványai, melyekre Laczkó Dezső tanár bukkant 1899-ben, majd 1900-ban (Jaekel 1902a, b, 1907, Rieppel 2001). 1966-ban lábnyomok kerültek elő a Mecseki Kőszén Formáció rétegeiből, melyeket további nyomok követtek a '80-as évek elején. A nyomokat dinoszaurusz-lábnyomokként azonosította és *Komlosaurus carbonis* néven írta le Kordos László (1983, 1989). 1988-ban terepgyakorlaton résztvevő geológushallgatók és tanáraik, továbbá a Magyar Állami Földtani Intézet dolgozói különböző lelőhelyeken hasonló nyomok egész összefüggő sorozatait találták meg és gyűjtötték be (Kordos 2006, Ősi et al. 2011a). 1996-ban előkerült egy tengeri krokodil töredékes, ám összefüggő csontváza a gerecsei Pisznice-hegy egyik elhagyott kőbányájában (Kordos 1997). Az előzetes vizsgálatok alapján ez a tengeri életmódhoz alkalmazkodott krokodil a *Steneosaurus*-félék közé tartozott, és teljes testhossza 5,8–6,5 méter között lehetett (Ősi et al. 2010a). 2009-ben egy nagytű Ichthyosauria maradványaira bukkantak a gerecsei Doggerbánya toarci korú rétegeiben, mely az előzetes vizsgálatok alapján a *Temnodontosaurus trigonodon* fajba sorolható (Dunai 2012).

A most felsorolt maradványok hazai szempontból egyedülállóak, és az adott csoport rétegtani, ősföldrajzi elterjedését tekintve is igen fontosak; mindazonáltal tény, hogy szórványleletekről van szó, melyek révén az egykori gerinces faunáról sajnos csak töredékes információ áll rendelkezésünkre.

1.2. Az iharkúti ősgerinces lelőhely felfedezése

2000-ig gyakorlatilag nem ismertünk szisztematikusan gyűjthető, mezozoikumi kontinentális gerinces lelőhelyet a mai Magyarország területéről. 1999 telén, 2000 tavaszán előzetes információgyűjtés és terepbejárás után kerültek elő az első értékelhető gerinces leletek a santoni korú Ajkai Kőszén Formációból: hal- és krokodilfogak, teknőspáncél töredékek és egy töredékes moszaszaurusz csigolya. Minthogy az Ajkai Kőszén anyagát csak meddőhányókon lehetett tanulmányozni, a vele azonos korú Csehbányai Formáció került a középpontba, melyet ekkoriban Iharkúton többek között a Németbánya II-es és III-as bauxitlencsék kitermelésére kialakított külfejtések mintegy 50 méteres vastagságban tártak fel. A bánya É-i részén a rétegsor felvétele közben, a talajszinttől mintegy hét méteres mélységben, egy homokköpadból kerültek elő az első gerinces maradványok, többek között hazánk első dinoszaurusz testfossziliái is. Az első leleteket újabbak követték, és a következő években (a 2013-as évben már 13. alkalommal), számos kisebb kutató- és gyűjtőút mellett, rendszeresen több hetes, 15-24 főből álló kutatótáborok keretében folyik az ásatás és leletmentés. Az eddigi

1. táblázat. Az iharkúti késő-kréta kontinentális gerinces fauna listája. A táblázat csak a biztosan elkülöníthető taxonokat tartalmazza.

	Taxon	Leletanyag	Irodalom
Halak	Pycnodontiformes indet.	állkapocselemek, fogak	Ősi et al. 2012a
	<i>Atractosteus</i> sp.	állkapocstörédek, fogak, pikkelyek, csigolyák	Ősi et al. 2012a
Kétlábúak	<i>Hungarobatrachus szukacsi</i>	medencecsontok, lábszárcsont	Szentesi és Venczel 2010
	<i>Bakonybatrachus fedori</i>	medencecsont, állkapocstörédek	Szentesi és Venczel 2011
	Pelobatidae indet.	maxillatörédek	Szentesi 2012
	<i>Albanerpeton</i> sp.	koponya- és állkapocselemek	Szentesi et al. 2013
Teknősök	<i>Foxemys trabanti</i>	teljes és töredékes koponyák, alsó állkapcsok, csigolyák, függesztővek, végtagcsontok	Rabi et al. 2011
	<i>Kallokibotion</i> sp.	páncélelemek	Rabi et al. 2012
	Dortokidae indet.	páncélelemek	Rabi et al. 2012
Pikkelyes hüllők	<i>Pannoniasaurus inexpectatus</i>	koponya- és alsó állkapocselemek, csigolyák, függesztővek, végtagcsontok	Makádi et al. 2012
	<i>Bicuspidon</i> aff. <i>hatzeiensis</i>	alsó állkapocs	Makádi 2006
	<i>Distortodon rhomboideus</i>	alsó állkapocs	Makádi 2013a
	<i>Pelsochamops infrequens</i>	alsó állkapocs	Makádi 2013b
Krokodilok	<i>Doratodon</i> sp.	fogak, állkapocstörék	Ősi et al. 2012a
	?Atoposauridae indet.	fogak, koponyaelemek	Sebők és Rabi előkészületben
	Eusuchia indet.	fogak, koponyaelemek	Rabi és Delfino előkészületben
	<i>Iharkutosuchus makadii</i>	Koponyák, alsó állkapocselemek, fogak	Ősi et al. 2007, Ősi 2008a, Ősi és Weishampel 2009
Pteroszauruszok	<i>Bakonydraco galaczi</i>	koponyaelem, teljes alsó állkapocs, alsó állkapocs töredékek	Ősi et al. 2005, Ősi et al. 2011b
	Pterodactyloidea indet.	alsó állkapocstörédek	Prondvai et al. in press
Dinoszauruszok	Tetanurae indet.	fogak	Ősi et al. 2010b
	Abelisauridae indet.	végtagcsontok	Ősi et al. 2010b, Ősi és Buffetaut 2011
	<i>Pneumatoraptor fodori</i>	függesztőv	Ősi et al. 2010b
	<i>Bauxitornis mindsentyae</i>	csüdcsont	Ősi 2008b, Dyke és Ősi 2011
	<i>Hungarosaurus tormai</i>	hét összefüggő csontváz, több száz izolált csontelem, koponya- és állkapocselemek, fogak, csigolyák, bordák, páncélelemek, függesztővek, végtagcsontok	Ősi 2005, Ősi és Makádi 2009, Ősi et al. 2014
	cf. <i>Struthiosaurus</i> sp.	felkarcsont	Ősi és Prondvai 2013
	<i>Mochlodon vorosi</i>	koponya- és állkapocselemek, fogak, csigolyák, bordák, függesztővek, végtagcsontok	Ősi et al. 2012b
	<i>Ajkaceratops kozmai</i>	koponya- és alsó állkapocselemek	Ősi et al. 2010c

feltáró és iszapolási munkálatoknak köszönhetően mára nyolc összefüggő csontváz és több mint 10 000 izolált csontmaradvány és fog került elő. A leletek alapján legalább 30 különböző gerinces állatfaj, köztük halak, kétélűek, gyíkok, teknősök, krokodilok, dinoszauruszok, pteroszauruszok és madarak maradványait fedezték fel (1. táblázat). A gerinces fosszíliák mellett rengeteg lelet tanúskodik az egykori növényvilágról és gerinctelen élővilágról. Ezek szénült fatörzsek, levéllenymatok, kövült magvak, pollenek és borostyánszemcsék, kagylók, csigák maradványai és koprolitok, melyek folyamatban lévő vizsgálata teszi teljessé az egykori iharkúti ősvilágról alkotott képünket (Bodor és Baranyi 2012, Czirják és Hajdu 2011, Ősi et al. 2012a).

A dolgozatban a Csehbányai Formáció rétegeiből leírt, Archosauriához (Crocodyliformes, Pterosauria, Dinosauria) sorolható faunalemeket tárgyalom taxonómiai, anatómiai és főként paleobiológiai szempontból. Emellett összefoglalom az iharkúti faunaelemeken, azon belül is elsősorban az Archosauriakon alapuló eddig feltérképezett őssálatföldrajzi ismereteinket, kitekintéssel Európa késő-kréta kontinentális gerinces állatföldrajzára.

A dolgozatban említett intézmények rövidítései: **AMNH**, American Museum of Natural History, New York, USA; **MC**, Mechin Gyűjtemény (privát), Vitrolles, Franciaország; **MHN**, Muséum d'Histoire Naturelle d'Aix-en-Provence, Aix-en-Provence, Franciaország; **MTM V/MTM PAL**, Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest; **NHM**, Natural history Museum, London, Egyesült Királyság; **OUMNH**, Oxford University Museum of Natural History, Oxford, Egyesült Királyság; **PIUW**, Paläontologisches Institut, Universität Wien, Bécs, Ausztria.

2. AZ IHARKÚTI ŐSGERINCES LELŐHELY FÖLDTANI VISZONYAI

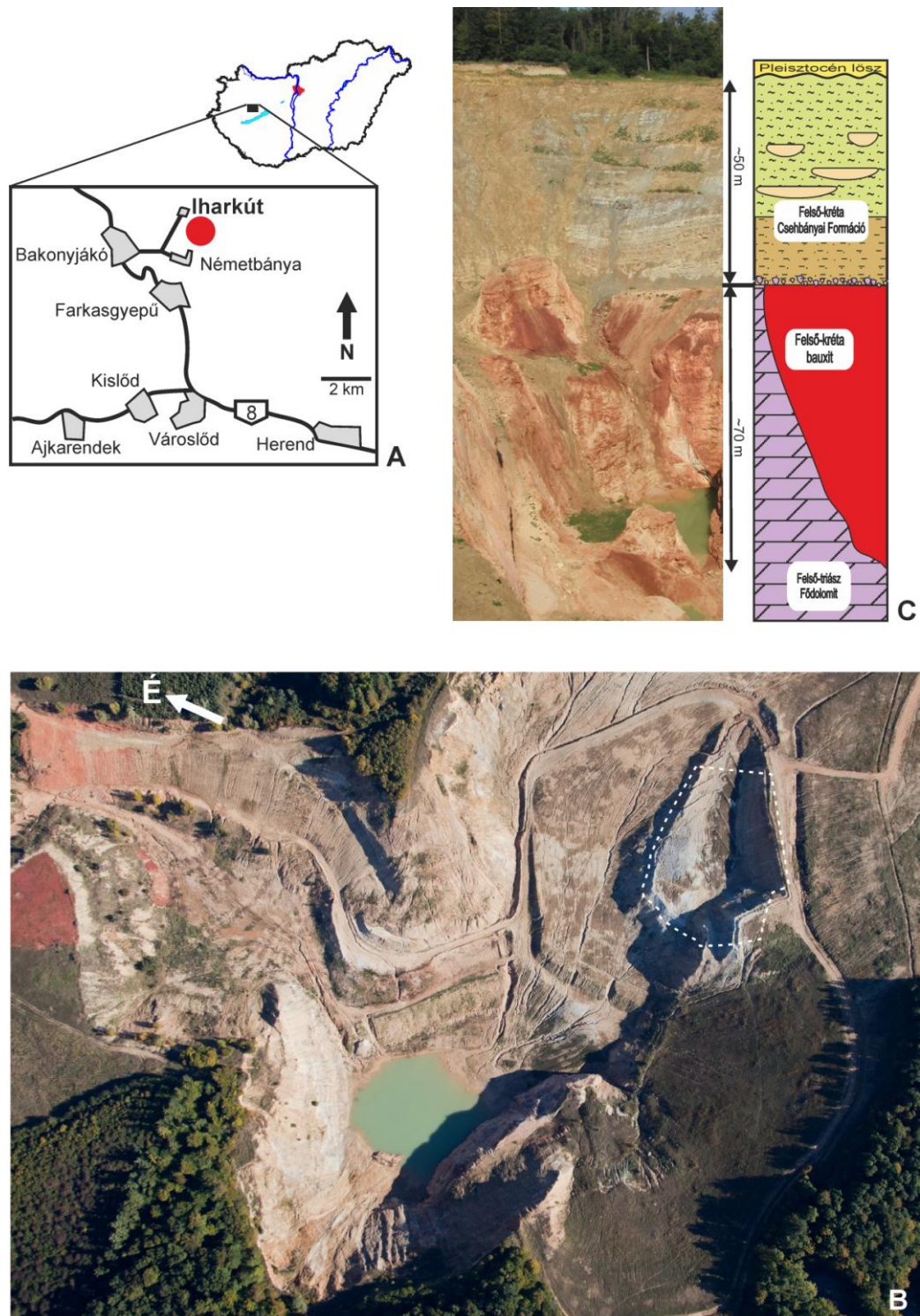
2.1. Földrajzi elhelyezkedés és tulajdoni viszonyok

Az iharkúti ősgerinces lelőhely az Északi-Bakonyban, Bakonyjákótól körülbelül 3 km-re keletre és Németbányától körülbelül 1,5 km-re észak-északkeletre, a Bakonyi Bauxitbánya Kft. egykori Németbánya II-es és III-as lencsék leművelésére kialakított, külfejtéses bauxitbányájában található (É 47° 13' 52'', K 17° 39' 01'', 1A ábra). Az elmúlt 13 év során összesen öt olyan helyet azonosítottunk a külfejtés területén, ahol gerinces maradványokat tartalmazó rétegek húzódnak, és ahonnan szisztematikus gyűjtésre és feldolgozásra alkalmas leletanyag került elő. Időközben ezek közül három területet a bányaművelés során leműveltek. A legproduktívabb és legkiterjedtebb helyszín a Szál-6-os feltárás (Németbánya II-es lencse külfejtésétől délre), mely az előzetes vizsgálatok alapján legalább 4-5000 m²-es kiterjedésű (1B ábra).

2009-ig az iharkúti ősgerinces lelőhely a Bakonyi Bauxitbánya Kft. (MAL Zrt.) tulajdonában volt. A rekultivációs munkálatok döntő részének elvégzésével a terület az újonnan alakult Dino Park Kft. tulajdonába került. A Dino Park Kft.-vel szóbeli megállapodás kötött, hogy a területen végzett jövőbeli kutatásokat a Magyar Természettudományi Múzeum, a Magyar Tudományos Akadémia és az Eötvös Loránd Tudományegyetem égisze alatt működő Iharkúti Kutatási Program munkatársai végzik, és a leletek, ideértve a növényi és gerinctelen fossziliákat is, a Magyar Természettudományi Múzeum gyűjteményeibe kerülnek megőrzésre.

2.2. Általános földtani keret

Jórészt a bauxitvagyon kutatásának, továbbá a dunántúli-középhegységi felső-kréta üledékciklus elemzésének és értelmezésének köszönhetően az iharkút-németbányai bauxitterület az Északi-Bakony földtanilag egyik legalaposabban megkutatott vidéke (lásd pl. Noszky 1951, Haas 1983, 1999, Haas és Jocha-Edelényi 1979, Haas et al. 1977, 1992, Mindszenty et al. 1984, 2000, Gellai et al. 1985, Jocha-Edelényi 1988, Knauer és Siegl-Farkas 1992, Ősi és Mindszenty 2009). A rekultivált iharkúti bányaterületen felszínre bukkanó legidősebb képződmény a felső-triász dolomit (Fődolomit Formáció), mely egyben a területen előforduló bauxit (Nagytárkányi Bauxit Formáció) fekszik. A bauxit kiindulási anyaga a fődolomit tektonikusan preformált, karsztos mélyedéseiben halmozódott fel. A töbrök egyes esetekben elérik a 60–80 méteres mélységet, így az itt előforduló (bár mára nagyrészt leművelt)



1. ábra. Az iharkúti késő-kréta kontinentális gerinces lelőhely és annak általános földtani felépítése. **A**, a lelőhely az egykori Iharkút település határában. **B**, Az iharkúti lelőhely madártávlatból; a szaggatott vonallal jelölt terület a Szál-6-os lelőhely, mely alatt hozzávetőlegesen 4-5000 m² kiterjedésben húzódnak csonttartalmú rétegek. **C**, a lelőhely általános földtani felépítése.

igen jó minőségű bauxittelepekre a rendkívül vastag, ám gyakran igen kis átmérőjű, kürtőszerű forma jellemző (Mindszenty et al. 1984; 1C ábra).

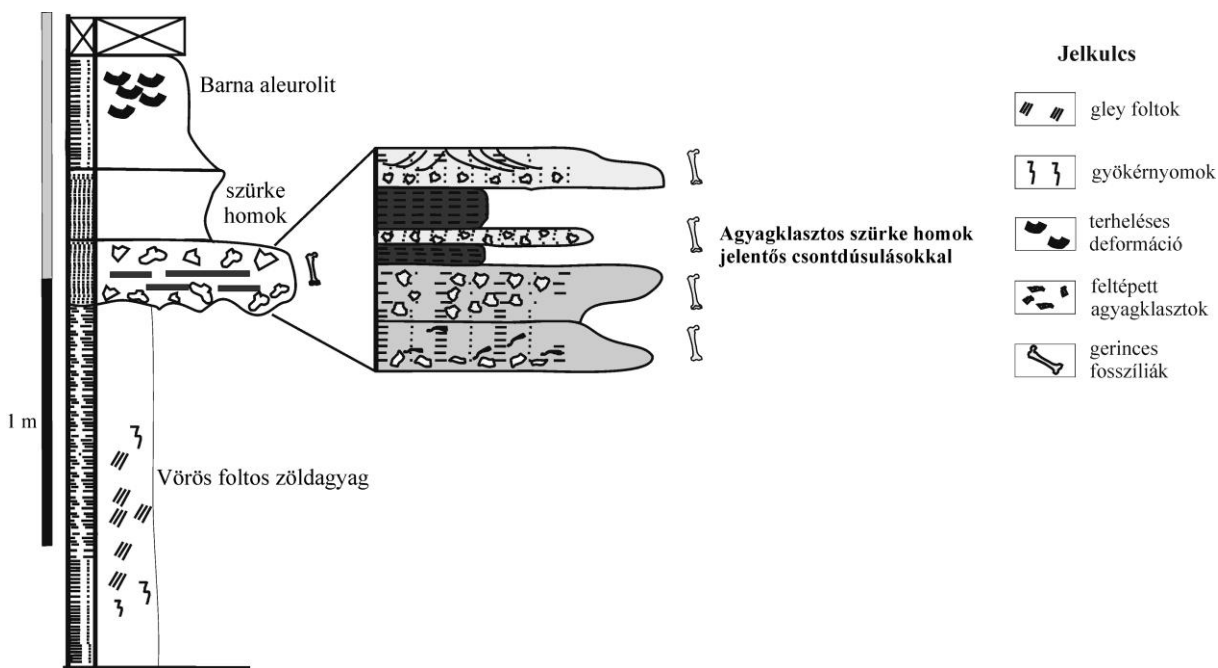
Az iharkúti ősgérinces lelőhelyen legnagyobb kiterjedésben a bauxitra eróziós diszkordanciával települő Csehbányai Formáció a jellemző, mely uralkodóan folyóvízi, ártéri környezetben lerakódott kavics-, homok-, homokkő-, aleurolit-, tarkaagyag- és agyagmárgarétegek váltakozásából áll (Haas 1983, Haas et al. 1977, Haas és Jocha-Edelényi 1979, Jocha-Edelényi 1988, Tuba et al. 2006, Ősi és Mindszenty 2009). A Csehbányai Formáció elterjedését tekintve két ÉK–DNy-i csapású, Bakonybél-től Gyepükajánig húzódó, kb. 10–15 km széles területen fordul elő. Ezek a zónák a karsztosodott triász hegyhátak közötti, egymással párhuzamosan futó medencéknek felelnek meg, melyeket a későbbi transzgresszió nyugat-délnyugat felől ért el, elborítva a korábban szénképződésre alkalmas nyugatabbi medencéket (pl. Ajkai-medence) és a folyóvízi, ártéri környezeteket is. Maximális vastagságát (kb. 150 m) a Csehbányai-medencében éri el. A formáció az iharkúti lelőhelyen mintegy 50–60 méteres vastagságban táruul fel, nyugat felé haladva pedig gyorsan vékonyodik (Jocha-Edelényi 1988, Haas 1998).

Az iharkút-németbányai bauxitterületre jellemző erősen tektonizált környezet az iharkúti ősgérinces lelőhely környezetében is jól megfigyelhető. Míg a Németbánya V-ös és III-as lencsék keleti-északkeleti részén a Fődolomit szinte a felszínen elérhető, a Németbánya II-es lencse nyugati falában a Csehbányai Formáció közel 50 méteres vastagságot ér el. Az iharkúti terület keleti részén a Csehbányai Formációra helyenként középső-eocén Szöci Mész-kő Formáció, majd uralkodóan ennek a mészkőnek az anyagát tartalmazó középső-eocén Iharkúti Konglomerátum Formáció települ, néhol pedig az oligo-miocén Csatai Formáció folyóvízi rétegei fedik. Egyes területeken csak kvarter fedőképződmények jelennek meg (Gellai et al. 1985).

2.3. A csonttartalmú rétegek felépítése

A csonttartalmú rétegek a Csehbányai Formációban találhatók, mely az iharkúti lelőhely területén (Németbánya II-es és III-as lencse) enyhe eróziós diszkordanciával települ a bauxitra. Itt a Csehbányai Formáció rétegsora uralkodóan finomszemcsés, paleotalaj szintekben gazdag, ártéri képződményekből (kőzetliszt, agyag) áll, és ciklusos felépítésű (Ősi és Mindszenty 2009; Ősi et al. 2012a). A csontok 90%-a egy ilyen ciklotéma szürkés, durvaszemcsés, szenesedett növénymaradványokban gazdag bázisrétegeiből, illetve a felfelé finomodó, szürkés-barnás finomhomok-aleurolit rétegekből (alsó 1-2 méter) került elő. Ezek a rétegek a Csehbányai Formáció rétegsorának felső egyharmadában, az eredeti felszíntől mintegy 20 méteres

mélységben, mintegy 4-5000 m²-es kiterjedésben húzódnak (Szál-4-es és Szál-6-os lelőhely). A legproduktívabb réteg a ciklotémák bázisán található, kevert homokos, gyakran dolomitkavicsokat, főként feltépett agyagklasztokat (az alatta található zöldeskék agyagréteg klasztjai, továbbá vöröses-sárgás paleotalajdarabok) tartalmazó bázisbreccsa réteg (Tuba et al. 2006) (2. ábra). Vastagsága 1-2 cm-től az 50 cm-ig változik, átlagban 15-25 cm. A csontok foltokban, lencsékben koncentráltan fordulnak elő.



2. ábra. Az iharkúti Szál-6-os lelőhely rétegsora (Botfalvai et al. 2012 nyomán módosítva).

A bázisbreccsa felett maximum egy méteres vastagságban szürke-barnásszürke finomhomok, gyakran durvaszemcsés homoklencsék, erősen összecementált homokkőpadok találhatóak. Ezekben is gyakoriak a szenesedett növénymaradványok; ritkán több méter hosszú, erősen lapított, egykori fatörzsek piritesedett maradványai is előkerülnek. A rétegsorban felfelé egy barna-szürkésbarna finomhomokos, aleurolitos réteg következik, mely gazdag szenesedett, néha még a kutikulát is megőrző növénymaradványokban. Jelentős vastagságú tarkaagyag- és aleurolitrétegek (talajosodott ártéri fáciesek) zárják a ciklust, melyek iszapolása során fogak és csontmaradványok kerültek elő.

A döntően durvaszemcsés, csonttartalmú bázisbreccsa rétegek mellett négy másik rétegtani szintben is előfordulnak gerinces fossziliák. Ezek közül kettő, a fent részletezett bázisbreccsához hasonló, ám annál vékonyabb rétegből kerültek elő maradványok (Szál-1-es

lelőhely és egy további, eddig szisztematikusan nem gyűjtött hely a bánya DNy-i részén [Botfalvai et al. 2012]).

Két szintben sötét színű, magas szervesanyag tartalmú, általában 20–40 cm-nél nem vastagabb rétegek jelennek meg, melyek néhol erősen agyagos, máshol viszont inkább aleurolitos, finomhomokos összetételűek. Ezeknek a rétegeknek a jelentős részét szenesedett növényi maradványok alkotják, és előfordulnak benne borostyánok és mikrogerinces leletek.

2.4. A leletanyag kora

Az első palynológiai vizsgálatok alapján (Góczán 1964) a Csehbányai Formáció az *Oculopollis zaklinskaiae*–*Brecolpites globosus* palynozónába, azon belül az *Oculopollis* – *Triatriopollenites* szubzónába esik. Ezt az eredményt későbbi vizsgálatok is megerősítették (Góczán és Siegl-Farkas 1990, Knauer és Siegl-Farkas 1992, Siegl-Farkas 1993). A legújabb, több rétegtani szintből végzett palynológiai elemzések az *Oculopollis zaklinskaiae*–*Tetracolporopollenites (Brecolpites) globosus* Zónát adták, mely felső-santonni korra utal (Bodor és Baranyi 2012). Ezek alapján a Csehbányai Formáció santoni korú.

A csonttartalmú rétegekből vett mintákon elvégzett paleomágneses vizsgálatok szintén alátámasztják a palynológiai vizsgálatok eredményét, miszerint a formáció santoni korú (Szalai 2005).

A palynológiai eredményekhez a CC16 nannoplankton zóna rendelhető hozzá (Siegl-Farkas és Wagreich 1996). A nannoplankton adatok alapján a santoni/campani határ a Polányi Márga Formációban húzható meg (Bodrogi és Fogarasi 1995), így a rétegtanilag a Polányi Márga alatt elhelyezkedő Jákói Márga Formáció idősebb, melynek képződését a santonira teszik (Haas 1999). Ezek alapján a Csehbányai és Ajkai Kőszén Formációk, mint a Jákói Márga és egyben a szenon ciklus bázisképződményei, legkésőbb a santoniban kezdtek lerakódni. Haas (1999, 2001) felvetette annak lehetőségét is, hogy e bázisképződmények lerakódása akár már a coniaci végétől megkezdődött.

3. ANYAG ÉS MÓDSZEREK

3.1. Anyag

Az iharkúti lelőhelyről előkerült fossziliák, beleértve a növényi, gerinctelen és gerinces maradványokat, a Magyar Természettudományi Múzeum Őslénytani és Földtani Tárának Gerinces Gyűjteménybe kerültek. A gerincesleletek között hét részleges *Hungarosaurus* csontváz és több mint 10 000 izolált csont- és fogmaradvány található. Attól függően, hogy a leletek melyik évben kerültek leltárba, a leltári számok összesen négy különböző leltározási rendszert tükröznek (pl.: MTM V 01.49.; MTM V 2003.12.; MTM Gyn/123.; MTM PAL 2012.30.1).

3.2. Módszerek

Az iharkúti lelőhely csonttartalmú rétegeinek feltárása 2012-ig úgy történt, hogy a réteget tömbök formájában fejtettük és azok aprólékos szétszedése révén gyűjtöttük a maradványokat. 2013 nyarától négyzethálós módszerrel, az egyes fossziliák (csontok, koprolitok, magok, egyéb jelentősebb növénymaradványok) háromdimenziós térképezésével folytattuk a kutatásokat. Utóbbi módszer legnagyobb nehézsége az, hogy a produktív rétegek sok esetben rendkívül kemények, cementáltak, vagy ha friss állapotban preparálhatók is, a napon 1-2 óra alatt igen keményre száradnak, így az egyik legfontosabb feladat a csonttartalmú rétegek állandó nedvesen tartása. A leletek mechanikai és kémiai preparálása az Eötvös Loránd Tudományegyetem és a Magyar Természettudományi Múzeum laboratóriumaiban történt. A preparálás elektromos vagy levegős preparáló gépek (Burgess elektromos és Airbag kompresszorral ellátott, sűrített levegős ütvefűrők) segítségével történt. Az eltört leleteket cyanoakrilát alapú pillanatragasztóval ragasztottuk össze és a leletek felszínét polivinil-acetáttal (PVA) vagy polivinil-butirállal (PVB) fixáltuk.

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 (Siemens Stomatom-plus) felvételek, a fogakról nagyfelbontású másolatok (Colténe Whaledent, EPO-TEK 301) és a kopásvizsgálatokhoz scanning elektronmikroszkópos (Hitachi S-2360N) felvételek készültek. Az állkapocsmechanizmus rekonstrukciójához szükséges izomzatrekonstrukciókat ma is élő rokonsoportok (krokodilok, madarak) izomzata alapján készítettem el. A felismert új taxonok rendszertani hovatartozását a PAUP szoftver segítségével kladisztikai analízisek révén állapítottam meg.

4. AZ IHARKÚTI ARCHOSAURIA FAUNA

Az iharkúti gerinces fauna meghatározó részét teszik ki a dolgozat fő témáját adó Archosauria hüllők. Fontosabb csoportjaik, a krokodilok, pteroszauruszok, nem madár dinoszauruszok és madarak, mind ismertek a lelőhelyről. Az Iharkútról előkerült és beazonosított 30 különböző gerinces taxon közül 14 az Archosauriák közé sorolható, melyek közül hetet új fajként dokumentáltunk. A következő fejezet rendszertani sorrendben tárgyalja a felfedezett és publikált taxonokat, röviden ismerteti legfontosabb anatómiai jegyeiket, és részletesebben foglalkozik paleobiológiai aspektusaikkal.

4.1. Sebecosuchia krokodilok

4.1.1. Rendszerező őslénytan

Crocodyliformes Hay, 1930

Mesoeucrocodylia Whetstone és Whybrow, 1983

Doratodon Seeley, 1881

Doratodon sp.

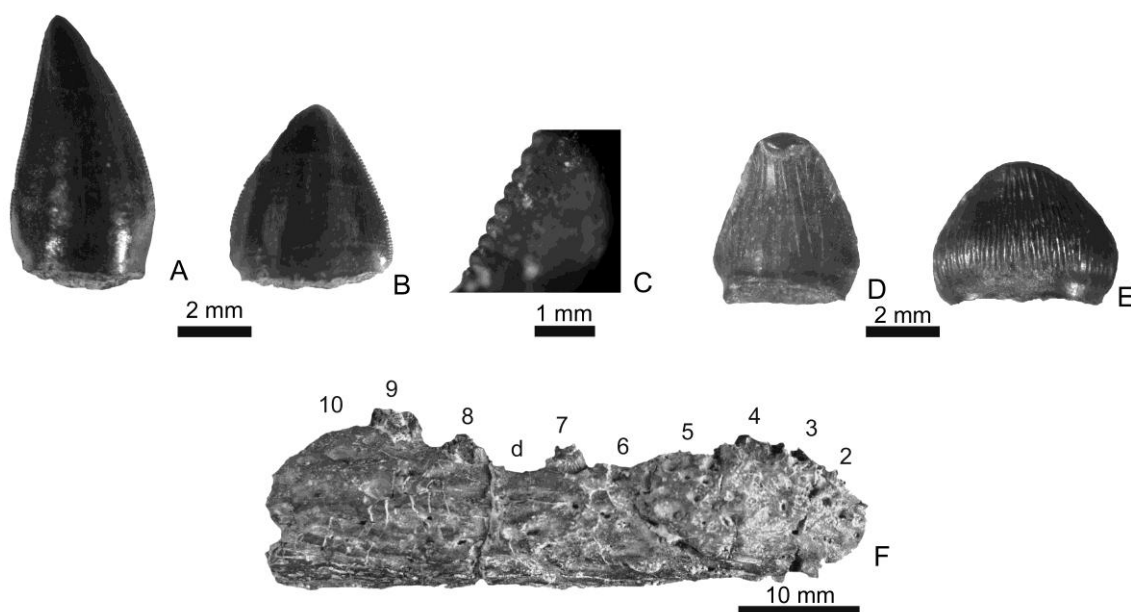
Leletanyag. Pterygoideum (PAL 2013.64.1), bal maxilla (PAL 2013.645.1), jobb quadratum (PAL 2013.67.1), bal töredékes quadratum (PAL 2013.68.1), jobb töredékes dentale (PAL 2013.66.1), fogak (MTM V 2010.226.1).

Leírás: A *Doratodon* genus jelenléte az iharkúti faunában izolált fogak és egy fogakat is megőrzött állkapocstöredék alapján bizonyítható. Egy töredékes jobb dentale és egy maxilla feltehetően szintén e genushoz tartozik, ennek bizonyításához azonban további összehasonlító vizsgálatokra van szükség. A labiolingualisan lapított és sima, háromszög alakú fogak (3A, B ábra) nem ritkák az iharkúti gerinces leletek között, és három különböző morfortípusba sorolhatók, melyek feltehetően megfelelnek a fogsorban betöltött különböző pozícióknak (Rabi 2008, 2009). Az első típusba magas, lingualis irányban enyhén hajló fogak tartoznak, melyeknél egyes esetekben a korona distalisan enyhén görbül. Mind a mesialis, mind a distalis carina a koronaalapig recézett (3C ábra). A második morfortípusba alacsony, közel szabályos háromszög alakú fogak tartoznak, melyeken a recék az előző típushoz hasonló tulajdonságokkal jellemezhetők. Mindkét típusra jellemző, hogy a korona a koronaalpnál enyhén befűződik. A harmadik morfortípusú fogak méretben az előző két típus közé esnek, és a hasonló recézettség mellett jellemző rájuk, hogy labialis és lingualis oldaluk szimmetrikusan lapított (Ősi et al. 2012a).

4.1.2. *Diszkusszió*

*Doratodon*hoz sorolt maradványokat Európa-szerte azonosítottak, ám ezek kivétel nélkül töredékes, izolált csontok, fogak. A típusanyag az ausztriai Muthmannsdorf alsó-campani, szenes Gosau üledékeiből ismert *Doratodon charcaridens* (Bunzel 1871), mely egy jó megtartású alsó állkapocs, egy töredékes maxilla és izolált fogak alapján került leírásra (Seeley 1881, Buffetaut 1979). Izolált fogakat írtak még le az erdélyi Hátszegi-medence maastrichti rétegeiből is (Grigorescu et al. 1999). Ezek mellett Company et al. (2005) egy új faj, a *D. ibericus* jelenlétét dokumentálták a spanyolországi Chera lelőhelyén. Az ide sorolt töredékes dentale azonban komoly eltéréseket mutat a típusanyagtól, mely felveti, hogy a cherai lelet nem *Doratodon*. A leletek töredékességének köszönhetően a genus besorolása is problémás. Míg Company et al. (2005) a Sebecosuchiak testvércsoportjaként kezeli, a legújabb elemzések a Notosuchiak közé sorolják (Bronzati et al. 2012).

Az iharkúti gerinces anyagban szép számmal találhatók izolált krokodil postcranialis leletek (csigolyák, függesztőövelemek, végtagcsontok). Ezek pontosabb taxonómiai besorolása



3. ábra. Krokodilleletek a felső-kréta Csehbanai Formációból (Iharkút, Bakony) (Ősi et al. 2012a után módosítva). **A**, Elülső helyzetű *Doratodon* fog labialis nézetben. **B**, Hátsó helyzetű *Doratodon* fog labialis nézetben. **C**, A *Doratodon* fog recézettsége lingualis nézetben. **D**, Elülső helyzetű *Theriosuchus*-rokon krokodilfog lingualis nézetben. **E**, Hátsó helyzetű *Theriosuchus*-rokon krokodilfog lingualis nézetben. **F**, *Allodaposuchus*-rokon krokodil jobb alsó állkapcsa labialis nézetben. Anatómiai rövidítések: **2-10**, alveolusok; **d**, diastema.

azonban a konzervatív anatómiai jegyek miatt egyelőre lehetetlen.

A *Doratodon*, elsősorban fogai alapján, a főként Gondwana kontinensekről ismert Sebecosuchia csoport tagjaival mutat közeli rokonságot, mely csoportba alapvetően kis vagy közepes méretű, szárazföldi, ragadozó-dögevő formák tartoztak. Paleobiológiai vonatkozásai alig ismertek. Koponyájuk keskeny, dorsoventralisan magas volt, oldalirányban néző szemekkel és előre mutató orrnyílással. Európai maradványaik arra utalnak, hogy feltehetően, más Tetrapoda csoportokhoz hasonlóan (pl. Bothremydidae teknősök, Abelisauridae Theropodak), a Gondwana kontinensek felől érkező bevándorlók voltak, melyek legkorábbi európai előfordulását a santoni iharkúti leletek jelentik (Ősi et al. 2012a).

4.2. *Theriosuchus*-rokon krokodilok

4.2.1. Rendszerező őslénytan

Mesoeucrocodylia Whetstone és Whybrow, 1983

?Atoposauridae indet.

Leletanyag. Két frontale (PAL 2013.61.1 és PAL 2013.61.1), jobb töredékes squamosum (PAL 2013.62.1), részleges koponyatető (PAL 2013.63.1), quadratum+squamosum (PAL 2013.63.2), parietale+töredékes basicranium (PAL 2013.63.3), koponyatöredék (PAL 2013.63.4), fogak (MTM V 2010.226.1).

Leírás: A *Doratodon* mellett ismert egy másik Mesoeucrocodylia is, mely töredékes koponyaleletek és fogak alapján azonosítható. A fogakra jellemző, hogy labiolingualisan lapítottak, enyhén lingualis irányba hajlanak, és a mesiodistalis carinak nem fogazottak, szemben a *Doratodon*éval (Ősi et al. 2012a:fig 30.9D, E). Két fog-morfotípus különíthető el: az első koronája magasabb, kissé lándzsahegy-szerű (3D ábra), és mind a carinak, mind a labiolingualis felszín sima. A második típus zömökebb, levél alakú, és labiolingualis felszínén barázdák húzódnak, melyek kifutnak a korona mesiodistalis éleire (3E ábra). Prasad és Lapparent de Broin (2002) osztályozása alapján ezek a fogak pseudoziphodont típusba sorolhatók. A koponyaleletek részletes vizsgálata folyamatban van (Sebők és Rabi előkészületben).

4.2.2. Diskusszió

A fogak rendkívül hasonlítanak a Nyugat-Európa felső-jurájából és alsó-krétájából ismert *Theriosuchus pusillus* Owen, 1878 és a Hátszegi-medence maastrichti rétegeiből leírt *Theriosuchus sympiestodon* Martin, Rabi és Csiki, 2010 fogaira, mely azt sugallja, hogy a hazai

leletek is egy *Theriosuchus*-rokon atoposaurid krokodil maradványai. A nemrégiben előkerült töredékes koponyatető és maxilla talán segíthet a taxonómiai besorolásnál (Sebők és Rabi előkészületben). Ha a hazai leletekről kiderül, hogy valóban a *Theriosuchus*hoz sorolhatók, akkor azok az erdélyi *T. sympiestodon* maastrichti korú maradványaival együtt arra utalnak, hogy a Mesoeucrocodylia krokodilok ezen kládja közel 80 millió éven keresztül létezett, és utolsó képviselőik a Tethys nyugati szigetvilágában éltek. Életmódjuk eléggé vitatott. Brinkmann (1989) a felső-jura Guimarota lelőhelyről előkerült példányoknál szárazföldi életmódot feltételezett, míg Schwarz és Salisbury (2005) szerint a szemi-akvatikus életmód a valószínűbb. Utóbbi szerzők azzal érveltek, hogy különböző ontogenetikai stádiumot képviselő példányok nagy számban kerültek elő, és a csontok nem mutatják szállítódás nyomait, habár kísérletes tanulmányok alapján (Behrensmeyer 1982, 1991) a csontok akár több kilométert is szállíthatnak anélkül, hogy felületük erodálódna. A vízhez való alkalmazkodást támasztják alá a dorsalis elhelyezkedő orrnyílások és részben felfelé álló szemüregek is. Az iharkúti lelőhelyen előkerült leletek rendkívül ritkák (szemben pl. az *Iharkutosuchus* leleteivel, lásd alább), ami arra utalhat, hogy a betemetődés helyszínétől távolabbi környezetben éltek.

4.3. *Allodaposuchus*-rokon krokodilok

4.3.1. *Rendszerező őslénytan*

Eusuchia Huxley, 1875

Eusuchia indet.

Leletanyag: frontale+parietale (PAL 2012.9.1), frontale (PAL 2012.8.1), bal maxilla (PAL 2012.10.1), bal premaxilla (PAL 2013.70.1), jobb premaxilla (PAL 2013.71.1), premaxilla (PAL 2013.72.1), premaxilla (PAL 2013.73.1), bal premaxilla (PAL 2012.4.1), bal premaxilla (PAL 2012.5.1), bal postorbitale (PAL 2012.6.1), maxilla töredék (V 2010.229.1), maxilla töredék (V 2010.230.1), dentale (V.2001.128), jobb articulare (V 2010.228.1), angulare (V 2010.231.1) surangulare (V 2010.232.1), dentale (V 2010.233.1), dentale töredék (V 2010.234.1) bal dentale (V 2010.244.1), jobb dentale (PAL 2012.1.1), bal dentale (PAL 2012.2.1), bal dentale (PAL 2012.3.1), bal surangulare (PAL 2012.7.1), izolált fogak (V 2010.227.1)

Leírás. A két maxilla alapján a maxillaris fogsor jól ismert. Az alveolusoktól medialisan okklúziós üregek helyezkednek el, és a 4. maxillaris alveolusban található törött caniniform fog mutatja az első megnagyobbodott fog pozícióját (Rabi 2006). A maxilla posterior részét őrző lelet alapján tudható, hogy az utolsó alveolusokat az ectopterygoideum határolta (Ősi et al.

2012a). A feltehetően összetartozó, nagyméretű frontalera és parietalera jellemző, hogy dorsalis felszínüket – az *Iharkutosuchus*-étól eltérően – széles és mély gödrök díszítik.

Lateralis nézetben a dentale szinuszos lefutású, a fogsorban az első dorsalisán kiemelkedő csúcs a 4. alveolusnál, majd a második csúcs a 9. alveolusnál található (3F ábra). A symphysis rövid, posterior irányban a 3. és 4. alveolus szintjében ér véget. A surangularera jellemző, hogy a processus retroarticularis posterior irányba mutat, az articulareen található foramen aërum pedig lateralisán kitolódott. Külső mandibularis ablaknak sem a megőrződött angulareen, sem a surangulareen nincs nyoma.

Az ehhez a taxonhoz sorolható fogak viszonylag gyakoriak az iharkúti lelőhelyen. Jellemző rájuk, hogy masszívak, kúposak, mesialis és distalis oldalukon recézetlen carina húzódik és labiolingualis felszínük egyenetlen, apró, sekély ráncokkal díszített. Az előzőekben ismertetett krokodilokéhoz hasonlóan ennél a taxonnál is több fog-morfotípus különíthető el, melyek a fogsor különböző pozícióit képviselik. Analógiák alapján, feltehetően az anterior helyzetű fogaktól a leghátsó fogak felé haladva az első típusba magas, hegyes, lingualisan enyhén hajó fogak tartoznak. A második típust zömökebb, lapos lingualis felszínű fogak képviselik, míg a harmadik típusba a legalacsonyabb, zömök, erősen konvex lingualis felszínű fogak tartoznak.

4.3.2. Diszkusszió

Az ide sorolt leletek már jól mutatják a modern, Neosuchia krokodilokra jellemző jegyeket, ám pontos hovatartozásuk sokáig kérdés volt. Az első vizsgálatok (Rabi 2005, 2006, Ősi és Rabi 2006) azt sugallták, hogy az Alligatorioidea krokodilok egyik korai képviselőjéhez sorolhatók, melyet a lateralisán elhelyezkedő foramen aërum jelez (Brochu 2004). Az ectopterygoideum által határolt posterior alveolusok azonban ezt cáfolják (Ősi et al. 2012a). A legújabb vizsgálatok arra utalnak, hogy a leletek a modern Eusuchia krokodilok egy ősi csoportjához tartoznak (Rabi és Delfino előkészületben), és leginkább az Erdélyből, Franciaországból és Spanyolországból leírt *Allodaposuchus*-hoz hasonlítanak (Nopcsa 1928, Delfino et al. 2008, Buscalioni et al. 2001, Martin 2010). A fajszintű besorolást azonban ezek a leletek nem teszik lehetővé.

A leletek méretéből és a fogazatból nyilvánvaló, hogy az iharkúti faunában ismert négy különböző krokodil közül ez az egyelőre bizonytalan helyzetű Eusuchia forma volt a legnagyobb méretű ragadozó. Olykor másfél centimétert is meghaladó kúpos fogai alapján a legnagyobb egyedek elérhették a három méteres testhosszt. Az ide sorolt premaxilla, a legtöbb Eusuchia krokodiléhoz hasonlóan, az orrnyílás dorsalis helyzetét mutatja, mely vízi életmódra utal.

4.4. Őrlőfogú krokodilok

4.4.1. Rendszerező őslénytan

Hylaeochampsidae Owen, 1874

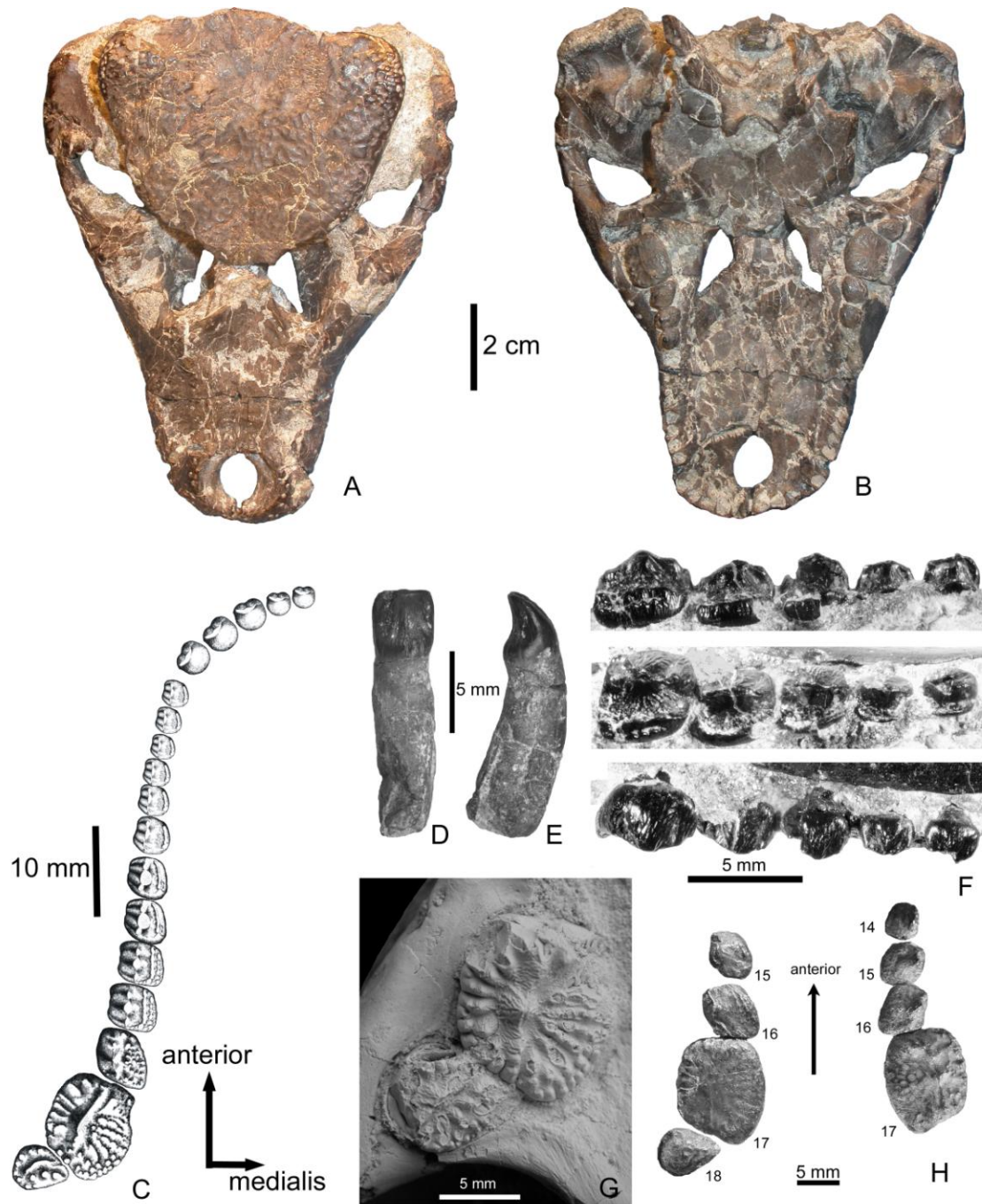
Iharkutosuchus Ősi, Clark és Weishampel, 2007

Iharkutosuchus makadii Ősi, Clark és Weishampel, 2007

Leletanyag: Teljes koponya (MTM 2006.52.1, holotípus); további ide sorolt példányok: csaknem teljes koponya (MTM 2006.53.1), két részleges koponya (PAL 2013.46.1 és PAL 2013.47.1), három töredékes koponya (MTM 2006.54.1, 2006.55.1, 2006.56.1), koponyatöredékek (MTM 2006.57.1, 2006.65.1, 2006.66.1), parietale (PAL 2013.48.1), három squamosum (PAL 2013.49.1), squamosum (PAL 2013.50.1), izolált koponyaelemek (MTM 2006.67.1, 2006.68.1, 2006.79.1, 2006.69.1, 2006.73.1, 2006.77.1), teljes mandibula (MTM 2006.58.1), 12 töredékes mandibula/dentale (MTM 2006.58.1–2006.64.1, 2006.71.1, 2006.72.1, 2006.74.1–2006.76.1), két töredékes állkapocs (PAL 2013.51.1 és PAL 2013.52.1), dentalek (MTM 2006.78.1, 2006.70.1), két töredékes dentale (PAL 2013.53.1 és PAL 2013.54.1), jobb dentale (PAL 2013.55.1), három surangulare (PAL 2013.56.1) és izolált fogak (MTM 2006.80.1).

Leírás. Kistermetű (maximális testhossz 1-1,2 m), plesiomorph jegyeket hordozó, rendkívül specializált Eusuchia krokodil, melynek diagnosztikus tulajdonsága a fogazata: míg az anterior fogak magasabbak, lapítottak, metszőfogszerűek (4D, E ábra), a hátsóbb helyzetű fogak sok kúpot viselnek, alacsonyabbak és szélesebbek, tehát egyre inkább őrlőfogszerűek (4F ábra). A legnagyobb őrlőfog a felső fogsorban a 17., a dentaleban pedig a 15. Ezenél a fogaknál már a főkúpsor körül radialis sorokban helyezkednek el a mellékkúpok 4C, G ábra). A fogazat mellett a következő tulajdonságok együttese diagnosztizálja az *Iharkutosuchust*: a maxilla posterolateralis nyúlványa posterior irányban rendkívül megnyúlt; a felső halántéklablakok mind a juvenilis, mind a kifejlett egyedeknél zártak; míg a pterygoideum lateralis szárnyai erősen redukálódtak, a posterior nyúlványok extrém módon megnyúltak (Ősi et al. 2007, Ősi 2008a, 4A, B ábra).

Az *Iharkutosuchus makadii* további jellemzője, hogy a rostrum rendkívül rövid és lateromedialisan keskeny, az orrnyílások dorsalisán, a szemüregek pedig dorsalisán, kissé dorsolateralisan nyílnak. A másodlagos orrnyílás osztatlan, és teljesen a pterygoideumok határolják. Az ectopterygoideumok rendkívül masszívak, és az utolsó három maxillaris alveolust medialisán határolják. A quadratumok a koponya hosszához mérten minden más krokodilhoz képest rövidebbek és zömökebbek, és ventralis felszínükön egy masszív, kb. 1



4. ábra. *Iharkutosuchus makadii* a felső-kréta Csehbányai Formációból (Iharkút, Bakony). **A**, koponya (MTM 2006.52.1) dorsalis, **B**, ventralis nézetben. **C**, rekonstruált felső fogazat occlusalis nézetben. **D**, izolált anterior fog (MTM 2006.80.1) lingualis, **E**, mesialis nézetben. **F**, középső helyzetű (11.-15.) maxillaris fogazat (MTM 2006.57.1) lingualis (felül), occlusalis (középen) és labialis (alul) nézetekben. **G**, Hátsó helyzetű, jobb oldali maxillaris rágófogak occlusalis nézetben (MTM 2006.53.1). **H**, Hátsó helyzetű, jobb és bal oldali maxillaris rágófogak occlusalis nézetben (MTM 2006.52.1) (Ösi 2012 után módosítva).

cm-es, háromszög alakú dudort viselnek, mely fejlett állkapocszáró izmok eredési területét szolgált. Amíg a felső fogsorban az első 14 fog, addig a dentaleban az első 12 fog közel azonos méretű és a csak az ezek mögött következő fogak nagyobbak. A legtöbb krokodilra jellemző, erősen megnagyobbodott, kúpos tépőfog az *Iharkutosuchus*-nál nem jelenik meg (4C ábra).

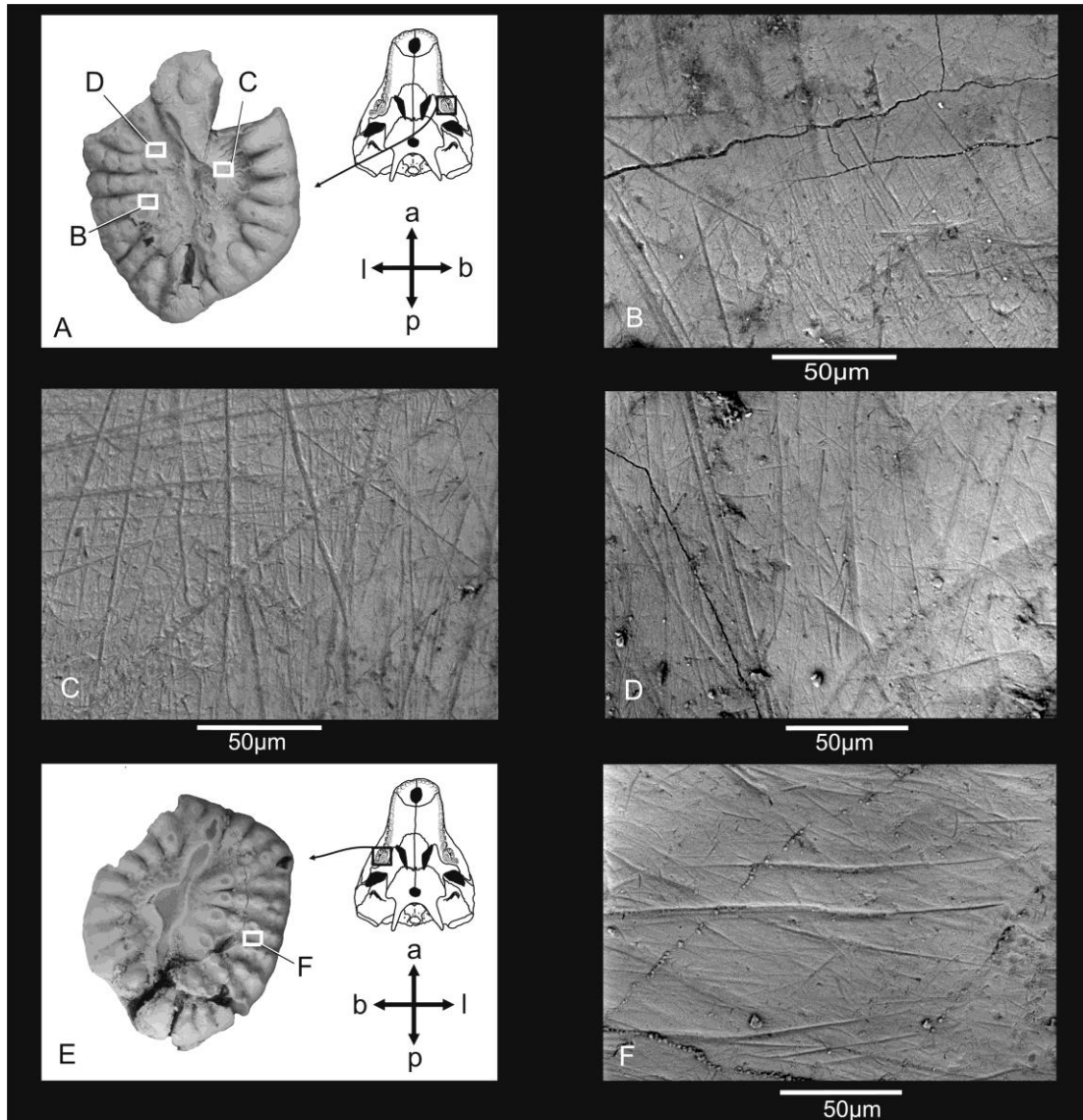
4.4.2. Diskusszió

Az *Iharkutosuchus* felfedezésével és rendszertani kapcsolatainak tisztázásával világossá vált, hogy létezett a primitív Eusuchia krokodiloknak egy specializált, kistermetű fajokból álló kládja, melyet sokáig csak az angliai Wight-sziget barrémi korú rétegeiből leírt *Hylaeochampsia vectiana* Owen, 1874 képviselt (Clark és Norell 1992). Bár a két faj létezése között több mint 30 millió év telt el, a számos közös csonttani bélyeg mellett a quadratum ventralis felszínén található robosztus izomtapadási terület és az utolsó maxillaris alveolusok erőteljes megnagyobbodása egyértelműen mutatja egyazon csoportba való tartozásukat (Ősi et al. 2007). Azóta más, Európa késő-kréta rétegeiből ismert formákat is ide soroltak, mint például az Olaszországból, Franciaországból és Spanyolországból ismert *Acynodont* (Rabi és Ősi 2010, Turner és Brochu 2010).

Azon túl, hogy az *Iharkutosuchus* révén a Hylaeochampsidae család nyugat-tethysi kréta szigetvilágban kialakult, hosszantartó létezésére fény derült, a hazai hylaeochampsid krokodil számos, a krokodiloknál eddig ismeretlen paleobiológiai tulajdonságát is sikerült rekonstruálni. Az *Iharkutosuchus*-nak rendkívül komplex, heterodont fogazata van. Míg az elülső alveolusokban vágásra alkalmas, az emlősök metszőfogaira emlékeztető fogak ülnek, hátul sok kúpot viselő, széles, lapos őrlőfogak vannak. A sok kúpot viselő fogakra általánosan jellemző, hogy occlusalis nézetben nem kör alakú a korona, hanem szögletes, sok esetben trapezoid, és a fogak rendkívül közel ülnek egymáshoz. Ennek köszönhetően az egyik fog rágófelülete szélesesen érintkezik a mellette lévőével és így, különösen az utolsó öt fog esetében, egy egységes, nagy rágófelület alakult ki (Ősi 2008a, Ősi és Barrett 2011, 4H ábra).

A fogakra általánosan jellemző, hogy erősen kopottak, ami részben a fog-táplálék, részben pedig a szemközti foggal történt okklúciónak köszönhető. Míg a felső állkapocsbeli fogakon a kopási felszín enyhén lingualis irányba dől, addig azok az alsó fogakon enyhén labialis irányba mutatnak. A kopás nem csak a hátsóbb helyzetű, sok kúpot viselő fogakon jelenik meg, hanem az elülső metszőfogak is sok esetben teljesen lekoptak. A kopási felszíneken beazonosított, olykor 4-5 millimétert is elérő, közel labiolingualisan álló barázdák egyértelműen mutatják az alsó állkapcsok keresztirányú mozgását (5C, F ábra). A keresztirányú barázdák mellett, előfordulnak mesiodistalis irányban álló, maximum 1-2 milliméteres hosszúságú barázdák is. A

kopási mintázat tehát egyértelműen bizonyítja, hogy az alsó és felső fogak jól szabályozott izommunka révén precízen találkoztak, és törték, őrölték a táplálékot, ellentétben pl. a mai *Caiman latirostris*szal, ahol a fogak kopottsága



5. ábra. Kopási felületek az *Iharkutosuchus makadii* 17. maxillaris őrlőfogain (MTM 2006.80.1). **A**, a bemutatott (**B**, **C**, **D** ábrák) kopási felületek pozíciója a bal oldali fogkoronán. **B**, kopási felület számos mesiodistalis irányú barázdával. **C**, kopási felület számos labiolingualis irányú barázdával. **D**, kopási felület számos mesiodistalis irányú barázdával. **E**, a bemutatott (**F** ábra) kopási felület pozíciója a jobb oldali fogkoronán. **F**, kopási felület számos erőteljes labiolingualis irányú barázdával (Ósi és Weishampel 2009 után módosítva).

kizárólag a kemény héjú táplálék fogyasztásából és nem a fogak találkozásából ered (Ősi és Barrett 2011).

A csonttani jegyek és recens analógiák alapján rekonstruált cranialis adductor izomzat komoly eltérést mutat a modern krokodilokra jellemző állkapocszáró izomzattól. Míg az *Iharkutosuchus* gyors állkapocszáródásért felelős izmai (*Musculus pseudotemporalis*, *M. adductor mandibulae externus profundus*, Iordansky 1964, Busbey 1989, Holliday és Witmer 2007) erőteljesen redukálódtak, a lassú, de hatékony állkapocszáródást és okklúziót biztosító izmok fejlettek voltak. A pterygoideumok lateralis szárnyáról eredő *M. pterygoideus ventralis* redukálódott, és bizonyos kötegei feltehetően az extrém módon megnyúlt posterior nyúlványok anterior részéről eredtek. A quadratum ventralis felszínén található, háromszög alakú dudorról a *M. adductor mandibulae posterior* rendkívül fejlett kötegei eredtek, melyek a mandibularis adductor fossában, azon belül is részben a bezáródott külső mandibularis ablak belső, csontos felszínén tapadtak (Ősi és Weishampel 2009).

A koponya és a mandibula morfológiája, a heterodont fogazat, a fogakon fellelt markáns kopási minták és a specializált állkapocszáró izmok együttesen arra utalnak, hogy a hylaeochampsid család iharkúti túlélője a krokodilok egy különleges, a táplálékát megrágó képviselője volt. Ennek a táplálékfeldolgozásnak az volt a kulcsa, hogy záródás közben az alsó állkapocs oldalirányban is el tudott mozdulni (6F, G ábra). Szinte minden fosszilis és ma élő krokodilnál a pterygoideumok lateralis szárnyai igen szélesek, medialisan mintegy megvezetik a záródó mandibulákat, és nem engedik azok lateromedialis elmozdulását (Busbey 1995). Ezzel szemben az *Iharkutosuchus*-nál a lateralis szárnyak redukálódtak, a surangulare-articularen található glenoid pedig mind lateromedialisan, mind anteroposterior irányban kiszélesedett, mely záródáskor lehetővé tette, hogy a mandibula az ízesülő quadratum condylusához képest oldalirányban és kis mértékben előre-hátra is elmozduljon. Ezen felül mobilis volt a mandibularis symphysis is, ami engedte a mandibula két szárának egymáshoz képest történő elmozdulását (Ősi 2012).

A hátsóbb helyzetű őrlőfogakon detektált, közel labiolingualisan álló több milliméteres barázdák arra utalnak, hogy az oldalirányú mozgás nem a mandibula lateromedialis elcsúszásával, hanem egy rotációs pont körüli forgás révén történt, ahogy az számos emlősnél is tapasztalható (Mills 1967, 6G ábra). Az *Iharkutosuchus*-nál ez a rotációs pont a quadratum condylusainak szintjében található. Ezt a horizontális síkban történt rotációt minden bizonnyal a mandibulák hossz tengely menti rotációja is segítette. Míg a 14. és 15. maxillaris fogak szintjében 4-5 milliméter volt a mandibula maximális oldalirányú elmozdulása, az elülső fogaknál ez elérhette a 9-10 mm-t is.

Az alsó állkapcsok elhelyezkedéséből rekonstruálni lehetett az alsó és a felső fogsorok egymáshoz viszonyított helyzetét. Eszerint az elülső, kisebb méretű, de már számos kúpot viselő fogaknál unilaterális, a hátsóbb, szélesebb fogaknál bilaterális volt az okklúzió.

A fenti tulajdonságok alapján a következőképpen írható le az *Iharkutosuchus* táplálkozásmechanizmusának folyamata (Ősi és Weishampel 2009):

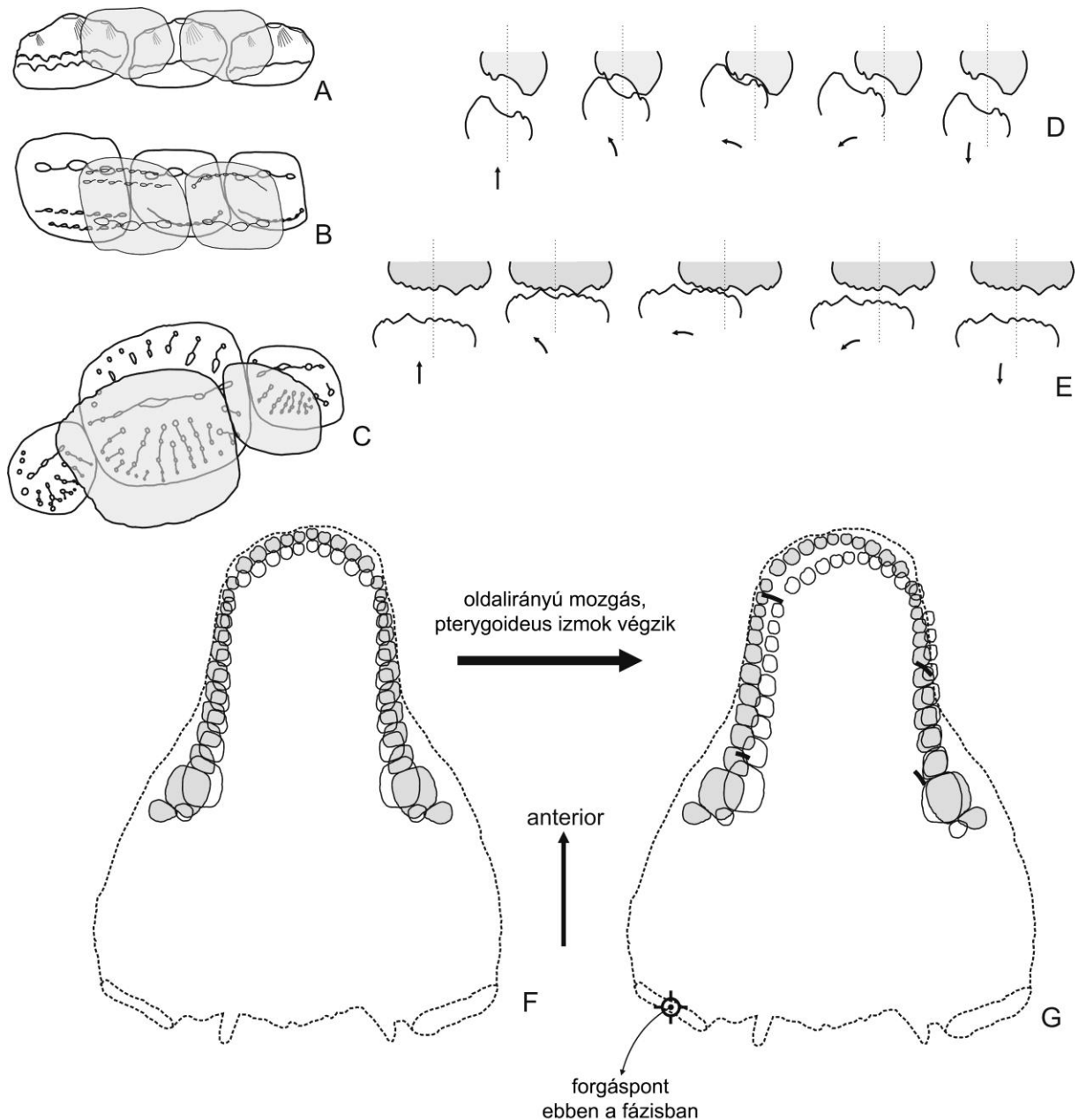
1, Az első fázisban a táplálék megszerzése, megragadása történt. Az alsó állkapcsok nyitását a *Musculus depressor mandibulae* végezte. Az első záródáskor a premaxillaris és az elülső alsó állkapocsbeli fogak révén az állat meg tudta ragadni táplálékát. Ebben a fázisban az alsó állkapocs mozgása döntően orthalis (vertikális irányú) lehetett.

2, A következő fázis a táplálék összerágása volt, melyet a komplex fogazat és az anterior és posterior fogakon talált eltérő fogkopás mintázatok alapján egy törő-vágó ciklusra és egy őrlő ciklusra lehet bontani:

A) A törő-vágó ciklusban a táplálék az elülső, kisméretű, de már sok kúpot viselő fogak közé került, ahol megtörtént annak kisebb darabokra való vágása, törése (6A, B, D ábra). Ekkor a mandibula mozgása még döntően orthalis volt, minimális lateromedialis komponenssel; a pterygoideus izmok mellett a *M. adductor mandibulae posterior* zárták az alsó állkapcsokat. A mai krokodilokhoz hasonlóan (Bramble és Wake 1985), a szájüreg hátsó részébe az összetört táplálékot a nyelv ciklikus mozgása segített továbbítani.

B) A rágási fázis második ciklusában a táplálék teljes összeaprítása történt. Ebben a fázisban döntően a hátsó helyzetű fogak dolgoztak (6A-C ábra). Az alsó állkapocs orthalis mozgását jelentős oldalirányú mozgás egészítette ki, mely utóbbi mozgásnál az izommunkát döntően a *M. pterygoideus ventralis* végezte. Ebben a ciklusban már sokkal többet érintkeztek az alsó és felső fogak egymással. A táplálék összerágásában minden bizonnyal a többi állkapocszáró izom is hatékonyan részt vett, különösképpen igaz ez a rendkívül fejlett *M. adductor mandibulae posterior* kötegeire. Az oldalirányú mozgás során jelentős lehetett még ebben a fázisban a mandibulak hossz tengely menti rotációja is, mely elősegíthette a fogak ferde őrlőfelületeinek precízebb találkozását.

Az *Iharkutosuchus* esetében szinte mindegyik fog erősen kopott, ami a táplálék megrágásából fakad, és gyors fogváltást feltételez. Az *Iharkutosuchus* koponyáiról készített CT felvételek ezt egyértelműen alátámasztották: míg a mai krokodiloknál (pl. *Osteolaemus tetraspis*, www.digimorph.org) maximum egy helyettesítő fog ül a funkcionális fog gyökere felett/alatt, addig az *Iharkutosuchus*-nál akár kettő- vagy háromgenerációnyi helyettesítő fog is látható, mely egyértelműen a fogak – különösen a hátsó, őrlőfogak – gyors elhasználódását és cserélődését feltételezi. A fogak cserélődése úgy történt, hogy miközben a funkcionális fogak



6. ábra. A fogak okklúziója és az állkapocs-mechanizmus az *Iharkutosuchus*nál. **A–B**, a középső helyzetű fogak találkozása és pozíciója egymáshoz képest. **C**, a hátsó helyzetű fogak találkozása és pozíciója egymáshoz képest. **D**, az alsó, középső helyzetű fogak mozgása a felsőkhöz képest, **E**, az alsó, hátsó helyzetű fogak mozgása a felsőkhöz képest. **F**, az alsó és felső fogsor viszonya nyugalmi állapotban (szürkével a felső fogsor). **G**, az alsó és felső fogsor viszonya oldalirányú elmozdulás során. A mandibula a quadratum distalis ízülete körül forog (forgáspont itt van) és ezt a mozgást a pterygoideus izmok végzik (Ösi és Weishampel 2009 után módosítva).

teljesen lekoptak, széles, hordó alakú gyökereik folyamatosan feloldódtak, és végül az elkopott koronát átszakítva előbújt az új fog. A CT felvételeken több olyan, erősen kopott funkcionális

fog is látható, melynek gyökerei erősen feloldódtak (pl. a holotípus koponyában a jobb felső 17. fog gyökerének medialis része, [Ősi 2008:fig. 8B]).

Az *Iharkutosuchus* tápláléka a fogak morfológiájából és a kb. 300 µm vastag zománcal borított, komplex kúpokból ítélve változatos lehetett. Ezt támasztják alá a kopott zománcfelszínen vizsgált és számszerűsített kopási minták barázdái és gödrei. Az anterior helyzetű fogakon döntően apró gödröcskék és rövid, orientálatlan barázdák találhatók, a hátsó helyzetű fogakon viszont vékony, sok esetben orientált barázdák dominálnak. Míg a vékony, hosszú barázdák jelenléte főként puhább táplálék rágására utal, a gödrök a durva, keményebb héjú tápanyag összetörését tükrözik.

Ezek alapján kijelenthető, hogy az *Iharkutosuchus* egy alapvetően mindenevő forma lehetett, táplálékát tekintve mind a puhább növényi részeket, gyümölcsöket, mind a keményebb, meszes vázzal rendelkező puhatestűeket, kisebb gerinceseket, dögöket fogyasztotta (Ősi és Weishampel 2009). Ahogy a mai krokodiloknál is megfigyelték (pl. *Crocodylus johnstoni* [Tucker et al. 1996] és *Caiman latirostris* [Brito et al. 2002]), úgy az *Iharkutosuchus*nál is igazolható, hogy az egyedfejlődés során változott a fogyasztott táplálék minősége. Az egyik, feltehetően juvenilis egyed (MTM 2006.56.1) koponyájában megőrződött jobb oldali 17. őrlőfog teljesen lekopott, és csak a dentin maradt meg, melynek felületén található barázdák mindegyike hosszú és közel párhuzamos egymással, gödröknek nyoma sincs és az egész kopott felület rendkívül sima. A kifejlett példányok fogain, főleg a dentinnel borított felszínen, sokkal nagyobb a gödrök, a rövid, éles barázdák száma. Ez arra utal, hogy a fiatal egyedek egészen puha táplálékot (a mai krokodilkölykökhöz hasonlóan főként rovarokat) fogyaszthattak, és csak elvétve ettek keményebb héjú/vázú szervezeteket (Ősi és Weishampel 2009).

Az *Iharkutosuchus*éhoz hasonló, komplex fogazattal és speciális állkapocsmozgással bíró krokodilok néhány fajtát már korábban is leírták, pl. a krokodilok basalisabb Protosuchia és Notosuchia kládjaiból. Sőt az utóbbi csoportba tartozó genusok többségére kifejezetten jellemzők ezek, a krokodiloknál egyáltalán nem gyakori tulajdonságok. A modern Neosuchia formák között azonban az *Iharkutosuchus* az első, mely ilyen komplex, leginkább az emlősök fogazatára és táplálkozásmechanizmusára hasonlító jegyeket őriz. Talán az angliai *Hylaeochampta vectiana* is hasonlóan bonyolult craniodentalis tulajdonságokkal bírt; egyelőre azonban csak annyit tudunk ezzel a rejtélyes fajjal kapcsolatban, hogy az *Iharkutosuchus*hoz hasonlóan hatalmas alveolusai vannak a felső fogsor végében. Fogazatát, alsó állkapcsát azonban nem ismerjük. Az *Iharkutosuchus* a többi heterodont krokodillal együtt azonban rávilágít arra, hogy a komplex állkapocsmechanizmus és a hatékony, szájban történő

táplálékfeldolgozás sokkal elterjedtebb volt e konzervatívnak hitt csoportnál, mint azt korábban gondoltuk (Ősi 2012).

Az egykori Gondwana kontinenseken kialakult, kréta időszaki heterodont Notosuchiak (pl. *Malawisuchus*, *Pakasuchus*, *Armadillosuchus*, *Yacararani*) koponyamorfológia, fogazat és táplálkozásmód tekintetében rendkívül változatosak voltak (Ősi 2013). Ennek kapcsán több szerző is felvetette, hogy a déli kontinenseken ebben az időben jóval ritkább emlősök mellett e specializált krokodilok domináltak és jutottak olyan ökológiai szerephez, amit máshol az emlősök töltöttek be (O'Connor et al. 2010). Amíg Laurázsia területén a hasonló korú faunákban a Multituberculata, Metatheria és primitív Eutheria emlősök sok helyütt jelen vannak, és bizonyos területeken gyakoriak, a Gondwana kontinenseken ezek a csoportok vagy teljesen hiányoznak, vagy maradványaik rendkívül ritkák, és helyettük ősi, kozmopolita Theria emlősök reliktum képviselői (pl. Eutriconodontak) vagy rendkívül specializált, Gondwana eredetű formák (pl. extrém módon hypsodont fogazatú Gondwanatheriak, [Bonaparte 1986, Krause et al. 1997]) jelennek meg (Kielan-Jaworowska et al. 2004).

Az *Iharkutosuchus* a nyugat-tethysi szigetvilágban létezett, és feltehetően a hosszú időn keresztüli elszigeteltségnek köszönhetően alakultak ki különleges craniodentalis tulajdonságai. Nem kizárt azonban, hogy a heterodont Gondwana Notosuchiak esetéhez hasonlóan, a hazai fajnak és esetleg a csak Európából ismert *Hylaeochampsidae* család egyéb tagjainak (pl. *Hylaeochampsia*, *Acynodon*) kifejlődése is összefüggésben lehet az emlősök egyes szigetekre jellemző alárendelt szerepével vagy akár hiányával. Bár a bizonyíték hiánya nem a hiány bizonyítéka, tény, hogy az iharkúti lelőhely 13 éves kutatása és több tonnányi anyag átsizapolása során nem kerültek elő emlősfossziliák. A többi, hasonló korú európai lelőhely némelyikéről (pl. Erdély, Dél-Franciaország) ugyan ismertek emlősleletek, maradványaik elenyésző mennyiségben vannak jelen a leletanyagban. Feltételezhető tehát, hogy bizonyos gondwanai krokodilfaunákhoz hasonlóan, a nyugat-tethysi szigetvilágban is léteztek olyan hosszabb-rövidebb ideig elszigetelt területek, melyeket az emlősök nem hódítottak meg, és helyüket speciális, a táplálék megrágására képes krokodilok foglalták el.

4.5. A bakonyi repülő hüllő

4.5.1. Rendszerező őslénytan

Pterosauria Kaup, 1834

Azhdarchidae Nessov, 1984 (emend. Padian, 1986)

Bakonydraco Ősi, Weishampel és Jianu, 2005

Bakonydraco galaczi Ősi, Weishampel és Jianu, 2005

Leletanyag: teljes mandibula (MTM 2007.110.1, holotípus); 21 mandibularis symphysis töredék (MTM 2007.111.1 [2-21], paratípusok); További idesorolt példányok: töredékes premaxilla (MTM V 2010.80.1), további mandibularis symphysis töredékek (MTM V 2010.74.1-22, PAL 2013.10.1–PAL 2013.17.1, PAL 2013.20.1-PAL 2013.22.1).

Leírás: A 29 cm hosszú holotípus mandibula a világon a legteljesebb, háromdimenziós állapotban fennmaradt azhdarchid pteroszaurusz állkapocs (7. ábra). A diagnosztikus symphysis régió mellett a bal és jobb mandibula szára és a glenoid régió is megőrződött. A symphysis masszív, háromszög keresztmetszetű, posterior irányban szélesedő, csőrszerű. Occlusalis felszíne enyhén konkáv és lateralis pereme éles. Az occlusalis felszínen két sorban nutritív foramenek találhatók. A symphysis occlusalis felszínének a közepén egy magas, erősebb taréjszerű rész található. Ez alatt ventralisan a legmélyebb a symphysis. A symphysis posterodorsalis felszíne egy hosszú, laminaszerű felület, mely a mandibula két szárát összeköti. Posterior irányból a lamina alatti terület nyitott. A mandibula két szárának csontfala rendkívül vékony, egyes részeken a 0,5 mm-t sem éri el. Az eredetileg magasabb, mint szélesebb ramusok a rétegterhelés következtében dorsoventralisan kissé összenyomódtak. A mandibulat alkotó egyes csontok közti szutúrák egyáltalán nem láthatóak. A mandibula posterior része ventralisan nagyon enyhén lehajlik és kiszélesedik. A glenoid egy lateromedialisan kiszélesedő, mély árokszerű ízületi felszín, mely posterodorsalis irányba néz, és nem különül el medialis és lateralis cotylusokra (Ősi et al. 2005; 7A, B ábra).

A premaxilla lateromedialisan lapított, oldalnézetben háromszög alakú, a saggitalis síkban teljesen összeforrt csont, melynek a nasoantorbitalis fenestra felé eső része törött (8A-C ábra). Ventralis (occlusalis) felszíne anteroposterior nézetben enyhén konvex, lateralis nézetben teljesen egyenes. Ezen a felszínén, a mandibularis symphysishez hasonlóan, két sorban nutritív foramenek találhatók. A premaxilla dorsalis és ventralis felszíne közötti szög 10° , szemben a mandibularis symphysisnél mérhető 15° -kal (Ősi et al. 2011b). A dorsalis él egyenes és a megőrződött részen nem visel saggitalis taréjt.

4.5.2. *Diszkusszió*

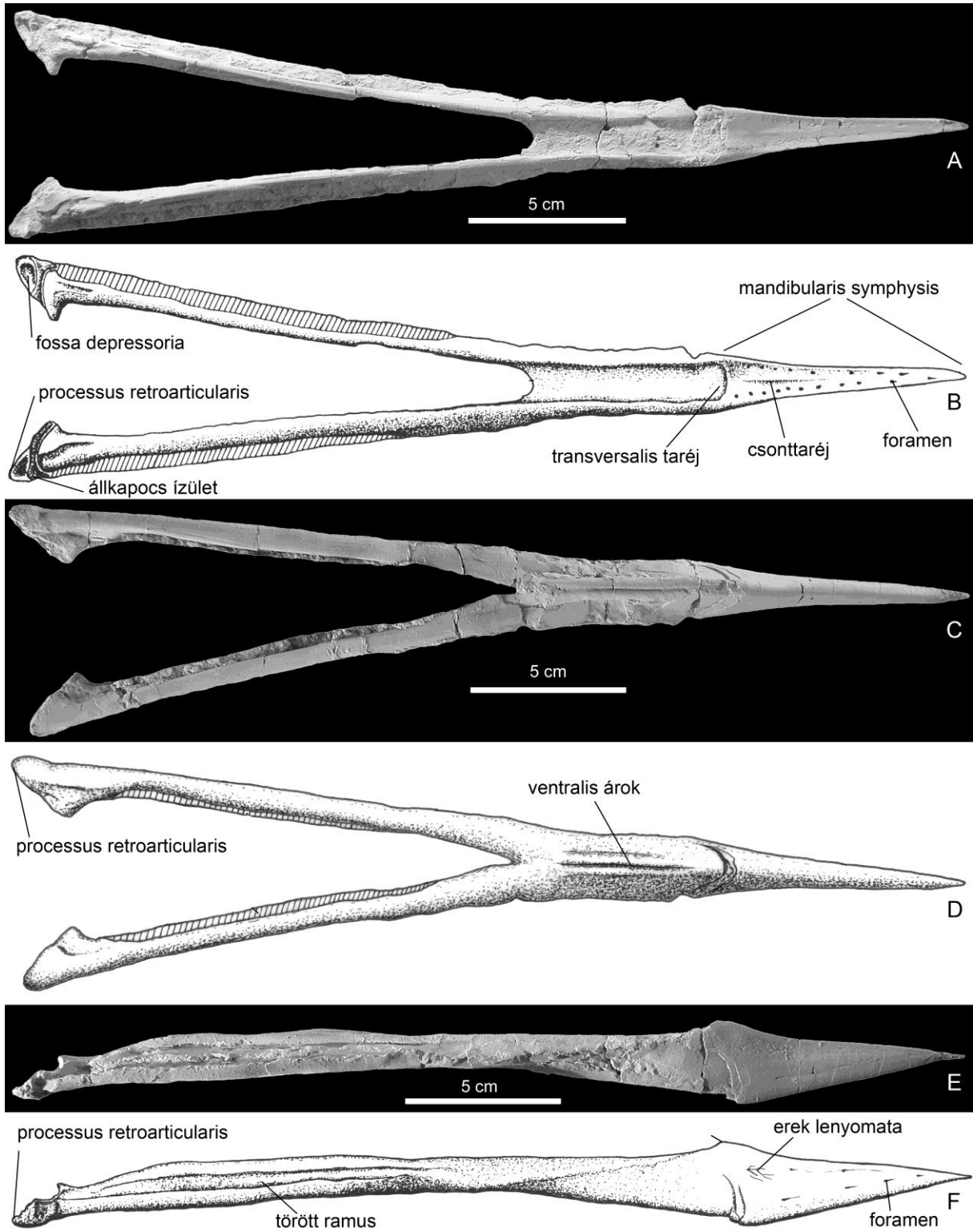
A *Bakonydraco* mandibularis symphysis sok tekintetben hasonlít az Üzbegisztán (Nessov 1984) és Spanyolország (Buffetaut 1999) felső-krétájából leírt *Azhdarcho* symphysiséhez, a dorsalis és ventralis él közötti szög azonban nagyobb a hazai formánál. Számos töredékes mandibularis symphysis és premaxilla ismert Marokkó alsó-kréta rétegeiből (Wellnhofer és Buffetaut 1999), melyek egy jó részét Ibrahim et al. (2010) *Alanqa saharica* néven az Azhdarchidae családba sorolta. Ezek a maradványok a dorsalis és ventralis peremük által bezárt

szögüket és az occlusalis felszín morfológiáját illetően különböznek a *Bakonydraco* symphysisétől. Wellnhofer és Buffetaut (1999) leírtak továbbá egy symphysis töredéket, melyet az előzőektől eltérő, ventralisan erősen kiszélesedő mandibularis taréj alapján a Tapejaridae családba soroltak. Ez a mandibularis symphysis szintén hasonlít a hazai leletekhez, ám a konkáv, erős mandibularis taréj megkülönbözteti a *Bakonydraco* symphysisétől. Az Azhdarchidae családban még az észak-amerikai *Quetzacoatlus*-nál és a kínai *Zhejiangopterus*-nál ismert mandibula; a symphysealis taréj azonban egyik formánál sem olyan kiterjedt ventralisan, mint a *Bakonydraco*-nál. A *Bakonydraco* mandibulája tehát leginkább az azhdarchid fajokéhoz hasonlít, bár az erőteljes ventralis mandibularis taréj, továbbá a symphysis occlusalis felszíne posterior részének gátszerű, dorsalis emelkedése emlékeztet a *Tapejara* symphysealis részére (Wellnhofer és Kellner 1991). Az eddig előkerült, izolált postcranialis anyagon (nyaki csigolyák, végtagcsontok) megfigyelhető karakterek egyértelműen utalnak az Azhdarchidae család jelenlétére, tovább sugallva, hogy a *Bakonydraco* ezt a családot képviseli.

Az iharkúti leletanyag egyik különlegessége, hogy a *Bakonydraco* holotípus mandibula mellett meg további, közel 60 mandibularis symphysis került elő. Az eddig feltárt kb. 500 m²-en tehát közel 60 egyed maradványai halmozódtak fel, mely egyértelműen arra utal, hogy ezek a fogatlan pteroszauruszok rendkívül gyakoriak lehettek az egykori folyóvízi, ártéri környezetben (Botfalvai és Ősi 2013). A közel 60 symphysistöredék különböző mérettartományokat képvisel, melyek között a legnagyobbak kb. másfélszer hosszabbak a holotípus symphysisénél, és ezek alapján a *Bakonydraco* legnagyobb szárnyfesztávolsága elérhette a 3,5–4 métert.

Jelen pillanatban a világon mindösszesen négy olyan pteroszaurusz genus ismert, melyeket a *Bakonydraco* egyedszámánál több példány alapján ismerünk. Ezek közé tartozik a késő-kréta észak-amerikai *Pteranodon*, melyet közel 1000 egyed maradványa képvisel (Bennett 2001), a több mint 700 példány alapján dokumentált kora-kréta argentin *Pterodaustro* (Bonaparte 1970), a kb. 150 példány alapján ismert késő-jura *Rhamphorhynchus*, és a több mint 100 összefüggő leletet számláló késő-jura *Pterodactylus* (Bennett 1996).

Fontos azonban megjegyezni, hogy a *Bakonydraco* leleteivel ellentétben az itt felsorolt genusok maradványai általában artikulált, vagy legalábbis összetartozó csontvázak, csontvázrészek tömeges együttese, melyek általában finoman rétegzett tengeri vagy tavi eredetű kőzetekben őrződtek meg.



7. ábra. *Bakonydraco galaczi* (MTM 2007.110.1) a felső-kréta Csehbányai Formációból (Iharkút, Bakony). A–B, bal és jobb mandibula dorsalis, C–D, ventralis, és E–F, jobb laterális nézetben (Ősi et al. 2005 után módosítva).

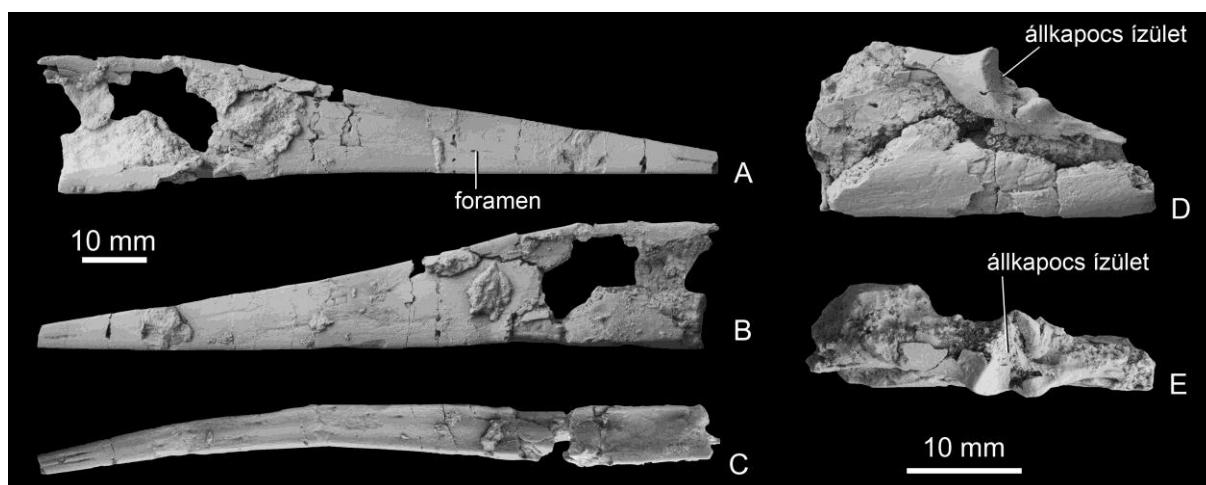
A repülő hulló állkapocsmaradványok gyakorisága mellett a megőrződésük is számos kérdést vet fel. A holotípus (a legfinomabb részleteket és a symphysis legvégét is megőrizve) az agyagklasztokat, homokot és néha kavicsokat tartalmazó, magas energiaviszonyokra utaló bázisbreccsa rétegből került elő. A többi lelet megtartási állapotát elnézve igen különös, hogy egy ilyen törékeny csont (a csontfal néhol csak 0,5 mm) ebben a kőzetben megőrződött. Ez mindenesetre a csonttartalmú bázisbreccsa képződését tekintve is elgondolkodtató.

A mandibularis symphysis leletek mellett több olyan postcranialis pteroszaurusz lelet is előkerült, melyek, bár sokszor töröttek, szinte teljesen épen, eredeti alakjukat a legfinomabb részletekig három dimenzióban megőrizték. Ezeket a leleteket szinte kivétel nélkül egy közel tömör piritváz tölti ki, mely láthatóan megakadályozta a csont megőrződött részének összelapulását. Azok a pteroszaurusz csontok azonban, melyekben a pirit csak kis mennyiségben van jelen, a rétegterhelésnek köszönhetően szinte teljesen összenyomódtak.

A *Bakonydraco* életmódjával kapcsolatban felvetődött, hogy a mai ollóscsőrű madarakhoz (pl. *Rynchops nigra*) hasonlóan képes volt száját kitátva alsó állkapcsával hasítani a vizet és így kikapni a halakat. A holotípus mandibula részletes vizsgálata és az ollóscsőrű madarak mandibulájával történt összehasonlítás után azonban világossá vált, hogy a *Bakonydraco* mandibula ramusainak csontfala rendkívül vékony, a mandibularis symphysis occlusalis felszíne pedig túlságosan széles volt ahhoz, hogy alkalmas legyen az ollóscsőrűek által alkalmazott technikához (Ösi et al. 2005). Fogatlan pteroszauruszok esetében (pl. *Thalassodromeus* [Kellner és Campos 2002], *Azhdarcho* [Nessov 1984], *Zhejiangopterus* [Cai és Wei 1994], *Quetzalcoatlus* [Kellner és Langston 1996]) egyébként mások is felvetették az előbb vázolt zsákmányszerzés technikájának lehetőségét. Humphries et al. (2007) azonban részletesen megvizsgálták a repülő hullók mandibuláját és csontvázának morfológiáját, és számításokkal alátámasztva arra a következtetésre jutottak, hogy az azhdarchid pteroszauruszok egyike sem lehetett képes az ollóscsőrűek által használt technika alkalmazására. Az azhdarchidok esetében ilyen technika alkalmazása során a víz és az elérendő táplálék ellenállásának köszönhetően egyszerűen kettétört volna a mandibula.

A késő-kréta *Bakonydraco* és vele együtt a többi azhdarchid pteroszaurusz a repülő hullók közel 160 millió éves evolúciójának azt az utolsó időszakát képviselték, amikor a pteranodontid és nyctosaurid csoportokkal egyetemben csak megnyúlt koponyájú, erős csőrű és fogatlan, döntően nagy testű formák léteztek. Szemben a korai, akár komplex, heterodont fogazattal (pl. *Preondactylus*, *Caviramus*, *Eudimorphodon*), vagy megnyúlt kapófogakkal rendelkező formákkal (pl. *Rhamphorhynchus*, *Ornithocheirus*, *Tropeognathus*), e fogatlan fajok kizárólag a

szarukávéval borított csőrükre hagyatkozhattak a táplálék megragadását, tépését illetően (Ősi 2011).



8. ábra. Pteroszaurusz leletek a felső-kréta Csehbányai Formációból (Iharkút, Bakony). **A**, *Bakonydraco galaczi* premaxilla (MTM V 2010.80.1) jobb lateralis, **B**, bal lateralis, **C**, ventralis nézetben. **D**, *Pterodactyloidea* indet. (MTM V 2010.98.1) mandibula distalis töredék lateralis, **E**, occlusalis nézetben (Ősi et al. 2011b után módosítva).

4.6. További pteroszauruszok

4.6.1. Rendszerező őslénytan

Pterosauria Kaup, 1834

Pterodactyloidea indet.

Leletanyag: három mandibularis symphysis (MTM (2007.11.1 (1), PAL 2013.18.1, PAL 2013.19.1), egy mandibula distalis töredék (MTM V 2010.98.1), végtagcsont (MTM V 2010.99.1).

Leírás: Az Iharkúton megtalált pteroszaurusz mandibularis symphysis töredékek között van három igen kis méretű (hossz < 1,5 cm) példány. Külső morfológiájukat illetően sok szempontból hasonlítanak a *Bakonydraco* mandibularis symphysiséhez. Kimutatható különbség, hogy a symphysis ventralis élének szöge ($\alpha > 45^\circ$) nagyobb, mint a *Bakonydraco* symphysisénél. Az occlusalis felszín a *Bakonydraco*hoz hasonlóan enyhén konkáv és két sorban apró foramenek találhatók rajta. Lateroventralis peremük éles, míg ventralis élük lekerekített (Prondvai et al. in press).

E kisméretű symphysisleletek mellett akad legalább két olyan maradvány, melyek hovatartozása kérdéses. Ezek között van egy bal mandibula distalis vég, melyen többek között az állkapocsízület is látható (8D, E ábra). Bár a lelet lateromedialisán kissé összenyomott, úgy tűnik, hogy az ízületi felszín egy lateralis és medialis cotylusra osztódik, mely eltér a *Bakonydraco* állkapocsízületétől (Ősi et al. 2011b). Osztott állkapocsízület azonban más Azhdarchidaeknél is ismert (pl. *Quetzalcoatlus*, Kellner és Langston 1996), ezért ez a tulajdonság még csoportra nézve sem tekinthető diagnosztikusnak.

Ismert továbbá egy végtagsont, mely egy markáns, két condylusból álló ízületi felszínnel rendelkezik, és a csontfal vastagsága alapján egyértelműen pterozaurusz lelet, ám a csontvázon belüli hovatartozása kérdéses. Ősi et al. (2011b) feltételeSEN a repülő ujjhoz kapcsolódó, 4. kézközépcsontnak gondolták, mások szerint inkább egy combcsont distalis vége, de biztosan nem az azhdarchid, dsungaripterid vagy az ornithocheirid családokat képviseli (Alexander Averianov szóbeli közlés, 2011).

4.6.2. Diskusszió

A három kisméretű mandibularis symphysis maradvány morfometriai és csontszövet-tani elemzése kimutatta, hogy nem juvenilis, hanem subadult, esetleg adult ontogenetikai státuszt képviselnek. Ez arra utal, hogy semmiképpen sem sorolhatók a náluk 3-4-szer hosszabb mandibularis symphysissel bíró *Bakonydraco*hoz, hanem egy új, az iharkúti faunában eddig ismeretlen pterozauruszt képviselnek (Prondvai et al. in press). A példányok rendkívül kis mérete azt sugallhatja, hogy az állat szokatlanul kis testű volt, mely különösen érdekesen hat a valaha élt legnagyobb pterozauruszokat magában foglaló Azhdarchidaek között. Nem zárható ki azonban, hogy ezek a leletek csak a symphysis anterior hegyét képviselik, és valójában egy a *Bakonydraco*val összehasonlítható méretű repülő hüllőtől származnak.

A késő-krétára megfigyelt az a pterozaurusz csoportok száma, és az Azhdarchidaekon kívül gyakorlatilag csak a Nyctosauridae és Pteranodontidae családok léteztek, amelyek csoportjába szintén nagy testű, fogatlan formák tartoztak. Ez a két csoport főként Észak-Amerikából ismert, de pl. Pteranodontidae családba tartozó pterozauruszokat leírtak Észak-Afrikából és Angliából is (Barrett et al. 2008).

4.7. Primitív Tetanurae Theropodak

4.7.1. Rendszeres őslénytan

Dinosauria Owen, 1842

Saurischia Seeley, 1888

Theropoda Marsh, 1881

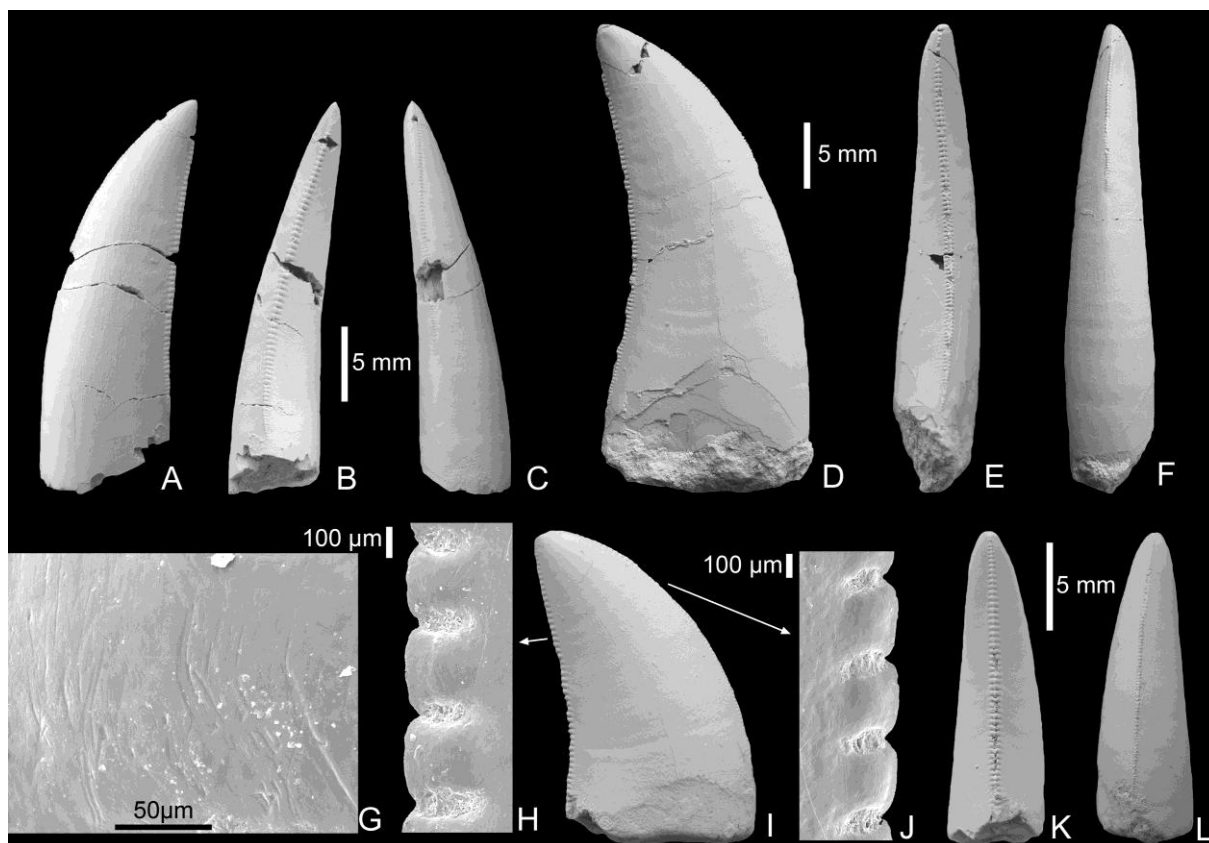
Tetanurae Gauthier, 1986

Tetanurae indet.

Leletanyag: 58 izolált fog (MTM V.01.54, V.01.30, V.01.20, V.2003.04–08, V 2008.36.1–V 2008.36.51.

Leírás: Az előkerült fogkoronák átlagosan 2–3 cm magasak, de a legnagyobbak elérik a 4 cm-es magasságot is. Köztük mintegy 30 példány teljes, vagy közel teljes, melyek a fogsornak mind az anterior, mind a középső és a posterior részét reprezentálják. A korona és a gyökér között nincs befűződés. Az anterior helyzetű fogakra jellemző a csepp, vagy közel kör alakú keresztmetszet, továbbá az, hogy a korona magasságához képest a koronaalap mesiodistalisan rövid és a korona distalisan gyengén hajlott (9A-C ábra).

A korona gyakran enyhén lingualis irányban is görbül. A distalis carina a korona hegyétől annak alapjáig recézett, és a recék itt nagyobbak, mint a mesialis carinan. A mesialis carinanak általában csak a felső kétharmada, esetleg a fele recézett. Míg a distalis carinan a recék száma 5 mm-en belül 17, ez az érték 22 a mesialis carinak esetében. A recék nem szimmetrikusak, lapos véső alakúak és enyhén apicalis irányba mutatnak. A recék között egy mély árok húzódik. A posterior fogak sok tekintetben hasonlítanak az anterior helyzetűekhez. A korona azonban labiolingualisan lapítottabb, és erőbben görbül distalis irányba. A mesialis carina sok esetben csak a korona egyharmadáig ér, és finoman recézett. A posterior fogakon jóval erőteljesebbek az enyhén görbült növekedései vonalak (Ősi et al. 2010b, 9D, F ábra). Currie et al. (1990) szerint a legtöbb laurázsiai Theropoda fogaira (pl. *Allosaurus*, Tyrannosauridae, Dromaeosauridae), így bizonyos Tetanurae fogakra is jellemzők a vércsatorák; a hazai Tetanurae leleteken azonban ilyen csatornák nem láthatók. A fogak recéin gyakran figyelhetők meg kopott felületek, melyeken a korona hossz tengelyével közel párhuzamos barázdák láthatók (9G-L ábra). A barázdák mellett gyakoriak a gödröcskék is. Néhány fogra jellemzőek a



9. ábra. Tetanurae Theropoda fogak a felső-kréta Csehbányai Formációból (Iharkút, Bakony) (Ősi et al. 2010b nyomán módosítva). **A**, anterior helyzetű fog (MTM V 2008.36.6) mesialis, **B**, lingualis, **C**, labialis nézetben. **D**, középső helyzetű fog (MTM V.01.54) labialis, **E**, distalis, **F**, mesialis nézetben. **G**, hátsó helyzetű fog (MTM V 2008.36.30) recéin található hosszanti barázdák, amelyek a kemény táplálékkal (pl. csont) való találkozás során keletkeztek. **H**, a distalis recézettség részletei. **I**, hátsó helyzetű fog (MTM V 2008.36.30) labialis nézetben. **J**, a mesialis recézettség részletei. **K**, hátsó helyzetű fog (MTM V 2008.36.30) distalis nézetben. **L**, hátsó helyzetű fog (MTM V 2008.36.30) mesialis nézetben.

lehasadt felületek, melyekhez hasonlókat más Theropoda fogaknál is leírtak (Schubert és Ungar 2005). Ezek enyhén konkáv felületek, főként a korona apicalis részén, melyek képződése leginkább a kemény csontok átharapásának, törésének következményei.

4.7.2. Diszkusszió

Az Iharkútról ismert, nagyméretű Theropoda fogakkal szinte minden tulajdonságukban megegyező fogakat ismerünk az ausztriai Muthmannsdorf alsó-campani szenes rétegeiből (Ősi et al. 2010b), melyeket ‘*Megalosaurus pannoniensis*’ néven írt le Seeley (1881:plate 27, Fig, 21–22). A Smith et al. (2005) által használt, fogakon mérhető paramétereket (pl. koronaalap

hossz és szélesség, korona distalis hajlásának szöge, mesialis és distalis recék száma, stb.) mind az iharkúti, mind az ausztriai fogakon lemérve/megszámolva behelyettesítettük a Smith et al. (2005)-féle egy-, két- és több változós analízisek adatsoraiba (Ősi et al. 2010b). A statisztikai elemzések egyértelműen alátámasztották a morfológiai megfigyeléseket, miszerint az iharkúti és az ausztriai fogak minden tekintetben megegyeznek, és együtt, az adatsorban található egyéb Theropoda fogaktól jól elkülönült csoportot alkotnak.

Az iharkútiakkal együtt az ausztriai Tetanurae fogak is rendkívül hasonlítanak az angliai középső-jurából ismert *Megalosaurus bucklandii* (OUMNH J.13505) dentalejában megőrződött fogra, továbbá az angliai Wealden alsó-kréta rétegeiből leírt '*Megalosaurus dunkeri*' (pl. NHM R15909, NHM R210, NHM R1997) fogakra. Ezek mellett a szintén középső-jura franciaországi "megalosaurid" *Dubreuillosaurus valesdunensis*-nél említenek hasonló morfológiájú fogakat (Allain 2002). A koronaalap hossz/szélesség arány, a korona distalis görbülsége, és a carinak kiterjedése és recézettsége szinte azonos módon megjelenő tulajdonságok ezeknél a taxonoknál. A Kárpát-medencét illetően ismert továbbá még egy Theropoda fog a bihar-hegységi Nagybáród felső-kréta (campani) szenes édesvízi képződményeiből, melyet Nopcsa (1902) írt le. A leletről, melyet akkoriban a Budapesti Egyetem Geológiai–Paleontológiai Gyűjteményében őriztek (és mára elveszett), Nopcsa Koch Antal révén szerzett tudomást. A leletet megvizsgálva Nopcsa '*Megalosaurus hungaricus*' néven írta le a fogat. Bár diagnosztikus jegyek hiányában e faj nomen dubium-ként kezelendő (Holtz et al. 2004a), a fog sok tekintetben hasonlít mind az ausztriai (Nopcsa 1902), mind az iharkúti Tetanurae fogakra. A korona alapjának keresztmetszete vaskos, csepp alakú, a distalis carina egyenes és végig, a mesialis carina csak a felső részén recézett. Ezek a tulajdonságok leginkább az iharkúti, anterior helyzetű primitív Tetanurae fogaknál jelennek meg.

Az európai Theropoda leletek, azok között is a primitív Tetanurae csoport képviselőinek maradványai igen ritkák, és ez különösen igaz a kréta időszakra (Ősi et al. 2010b). További probléma, hogy az elmúlt 140 évben előkerült, nagyobb méretű, töredékes Theropoda leleteket Európában mind a *Megalosaurus* genusba sorolták (Holtz et al. 2004a). Nagyon valószínű azonban, hogy a késő-kréta időszaki, primitív Tetanurae leletek – és főként a nyugat-tethysi szigetvilágban elszigetelten fejlődött fajok – a nyugat-európai *Megalosaurus* genuszal közeli rokonságban állnak, ám attól eltérő genust/genusokat képviselnek.

4.8. Gondwana-eredetű Theropodak

4.8.1. Rendszerező őslénytan

Abelisauroidea Bonaparte, 1991

Abelosauridae Bonaparte és Novas, 1985

Abelosauridae indet.

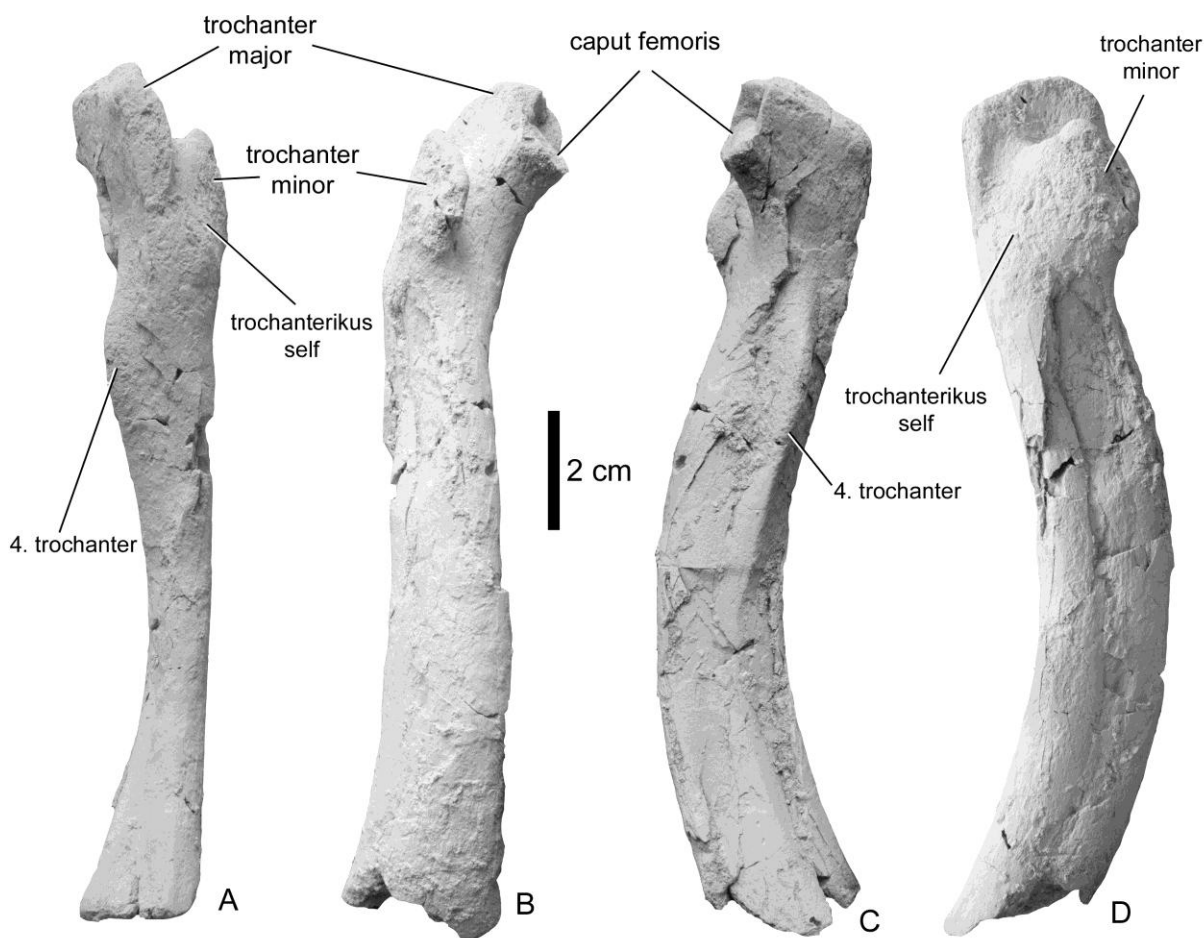
Leletanyag: jobb töredékes femur (MTM PAL 2011.17), utolsó lábujjperc (MTM V 2008.43.1)

Leírás: A 15,3 cm hosszú combcsont distalis vége hiányzik (az eredeti hossz kb. 18–19 cm lehetett), a proximalis epiphysis közel ép, és a diaphysis enyhén összenyomódott lateromedialisán (10. ábra). Lateralis nézetben a diaphysis enyhén S-alakban görbült, anteroposterior nézetben viszont közel egyenes. A csont felszínén kiválóan tanulmányozhatók a legfontosabb izomtapadási területek. A caput femoris anteromedialis irányban áll. A caput femorisszal átellenben a lateralis oldalon a trochanter major mintegy a caput femoris folytatásaként jelenik meg, posterior oldalán egyenes, melynek lateralis oldalán egy enyhe taréj húzódik. A trochanter major és minor között egy árok húzódik (10A ábra). A trochanter majortól ventralisan található egy kiterjedt trochanterikus self, melynek érdes felszíne anterior irányban a trochanter minorban folytatódik (Hutchinson 2001). A trochanter minor egy erőteljes, négyszög alakú processus a csont lateralis oldalán, mely anterior, enyhén anteromedialis irányba mutat. A negyedik trochanter a diaphysis posteromedialis oldalán húzódik, mint egy erőteljes lekerekített taréj (Ősi és Buffetaut 2011).

A femuron kívül még egy 14 mm hosszú, utolsó, karomszerű pedalis ujjperc sorolható lharkútról az Abelosauridae családhoz. Kihegyesedő, dorsalis felszíne konvex, ventralis felszíne enyhén konkáv. Proximalis ízülete közel kör alakú, melyet egy sekély, dorsoventralis taréj oszt két ízületi felszínre. Ventralis felszínén található egy sekély árok, oldalán pedig egy kettéágazó árok, melyek egy erősen konvex, háromszög alakú területet határolnak. Utóbbi két tulajdonság az Abelosauridae család karakterisztikus jegyei (Novas és Bandyopadhyay 2001). A csont felszíne apró pórusokkal díszített, mely arra utalhat, hogy a lelet még nem kifejtett egyedtől származik (Ősi et al. 2010b).

4.8.2. Diskusszió

Carrano és Sampson (2008) részletesen vizsgálta a Theropoda, ezen belül is a Ceratosauria dinoszauruszok combcsontjának proximalis végén található izomtapadási területeket. A



10. ábra. Abelisauridae indet. jobb combcsont (MTM PAL 2011.17) a felső-kréta Csehbányai Formációból (Iharkút, Bakony). **A**, posteromedialis nézet. **B**, anterior nézet. **C**, medialis nézet. **D**, lateralis nézet (Ősi és Buffetaut 2011 után módosítva).

szerzők által a csoportra nézve karakterisztikus tulajdonságok között található a rendkívül jól fejlett trochanter minor és az, hogy a trochanterikus self egy egyszerű, érdes felületté redukálódik, mely a *Musculus iliofemoralis* tapadási felülete; utóbbi két bélyeg egyértelműen kimutatható a hazai leleten. Ezek mellett az iharkúti combcsontot (MTM PAL 2011.17) a következő tulajdonságok különítik el a basalis Tetanuraek femurjától és mutatják abelisaurid rokonságát: (1) a caput femoris anteromedialis irányba néz, (2) a trochanter major irányában egyre elkeskenyedik, és (3) a kisebb trochanter anterior-anteromedialis irányban áll, és nem merőleges a femur proximalis feléhez képest, hanem a caput femoris tengelyével közel párhuzamos.

Abelisaurid leletek már több mint két évtizede ismerek Európából (Buffetaut et al. 1988), ám maradványaik rendkívül ritkák (Astibia et al. 1999, Allain és Pereda-Suberbiola 2003, Tortosa et al. 2010). Ezek között van a franciaországi kora-kréta *Genusaurus* töredékes

leletanyaga (Accarie et al. 1995), amelyben a combcsonton a negyedik trochanter nem olyan erőteljes, mint a hazai leletnél. A szintén Franciaországból leírt, késő-kréta *Tarascosaurus* combcsontja is hasonló, ám az iharkúti leletnél jóval nagyobb példány eléggé töredékes a pontos összehasonlításhoz (Le Loeuff és Buffetaut 1991). Az iharkúti abelisaurid combcsont más Abelisauridaek combcsontjával összehasonlítva (pl. *Carnotaurus*, *Masiakasaurus*) egy kb. 1,8 m-es testhosszúságú állatot képvisel, ami a madagaszkári *Masiakasaurusszal* közel azonos méretű állatot feltételez (Carrano et al. 2002). Bár csontszövet-tani vizsgálatok még nem készültek, a proximalis epiphysis fejlettsége subadult, esetleg adult egyedre utal. Ez alapján feltételezhetjük, hogy az iharkúti ragadozó dinoszauruszok között az Abelisauridae család képviselői 1,5–2,5 méteres becsült testhosszúkkal köztes helyet foglaltak el: kisebbek voltak a 4–5 méteres testhosszt elérő, primitív Tetanurae formáknál, de nagyobbak lehettek a kistermetű (0,7–1,2 m) Paraves Theropodaknál (Ősi és Buffetaut 2011).

4.9. Kistermetű, fejlett Theropodak

4.9.1. Rendszerező őslénytani

Maniraptora Gauthier, 1986

Paraves Sereno, 1997 (sensu Holtz és Osmólska 2004)

Pneumatoraptor Ősi, Apesteguía és Kowalewski, 2010

Pneumatoraptor fodori Ősi, Apesteguía és Kowalewski, 2010

Leletanyag: közel teljes, bal scapulacoracoideum (MTM V.2008.38.1)

Leírás: Az alig 7 cm-es leleten a scapula és a coracoideum teljesen összeforrt, a két csont között szutúrának nincs nyoma (11A-D ábra). A scapulacoracoideum L-alakú, ahol a coracoideum distalis része erősen visszahajlik a scapulához képest (11A ábra). A scapula megnyúlt, lapszerű része a glenoidhoz közel kör keresztmetszetű, majd distalisan fokozatosan ellaposodva a posterior vége alig éri el a 0,5 mm-es vastagságot. A glenoid a scapulacoracoideum ventralis, lateroventralis részén a scapula és a coracoideum találkozásánál elhelyezkedő mélyedés, mellyel átellenben, a csont dorsalis oldalán található a megvastagodott, erőteljes processus acromion. A coracoideum jóval rövidebb a scapulanál, posteroventralis, enyhén medialis irányba visszahajlik és a proximalis, glenoid felé eső része és a distalis rész közötti szög megközelítőleg 70°. Vékony, laminaszerű medialis oldalának egy része leerodálódott. Proximalis része masszív, distalis része lapított, lateromedialisan kiszélesedő. A coracoideum proximalis részén, annak dorsalis peremén található a tuberculum coracoideus. A kb. 1 mm-es átmérőjű foramen coracoideum a coracoideum anterodorsalis részén, annak hajlatában indul,

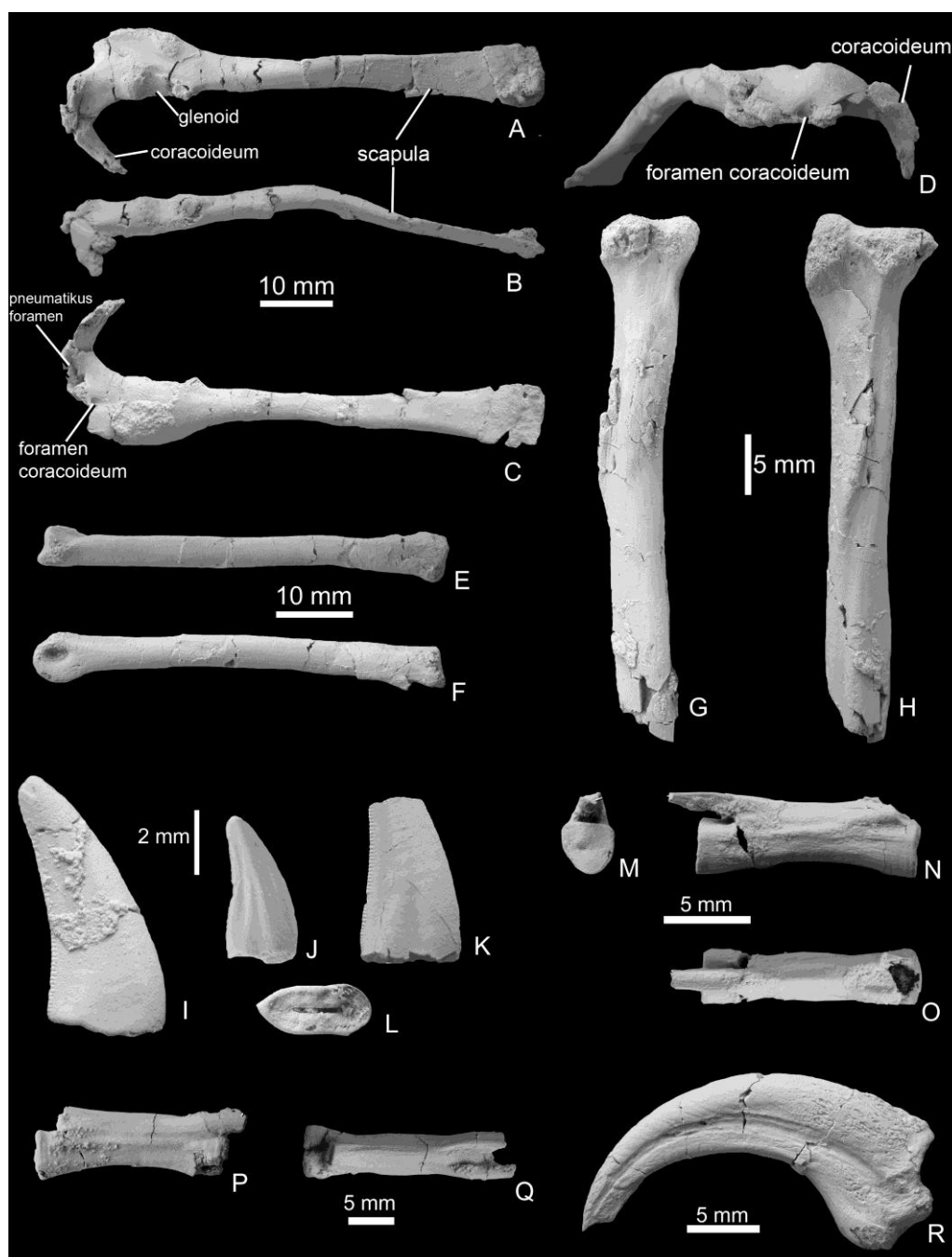
melyet dorsalisán a processus acromion határol. A coracoideumon található dudor alatt, anteromedialis oldalról egy nagyméretű pneumatikus foramen nyílik (11A-D ábra).

4.9.2. Diskusszió

Turner et al. (2007) definíciója szerint a scapulocoracoideum L-alakja a Paraves csoport synapomorph tulajdonsága, mely egyértelműen jellemző a *Pneumatoraptor* scapulocoracoideumára. A scapulocoracoideum azonban nem hordoz családra egyértelműen jellemző tulajdonságokat. Feltehetően az Erdélyből leírt *Balaur bondoc*hoz (Csiki et al. 2010) és egyéb leletekhez (Csiki és Grigorescu 1998) hasonlóan a hazai lelet is a Dromaeosauridae családot képviseli, ám ez egyelőre nem bizonyítható. A teljesen összeforrt scapula és coracoideum, továbbá a sutura hiánya kifejlett egyedre utal, mely alapján egy igen kis méretű állat csontjéről van szó. A testhosszt illetően a *Pneumatoraptor* harmad akkora lehetett, mint a mongóliai késő-kréta *Velociraptor* (Norell és Makovicky 1999) és 1,2–1,5-szer kisebb, mint a kora-kréta *Sinornithosaurus* (Xu et al. 1999). A foramen coracoideum (11C, D ábra), mely bizonyos erek/idegek átvezetéséül szolgált, az észak-amerikai kora-kréta *Deinonychus*éhoz (Ostrom 1974) hasonlóan, közel anteroposterior irányban álló csatorna, szemben a *Velociraptor*éval, melynél ez a csatorna közel dorsoventralisan orientálódik (Norell és Makovicky 1999). A *Pneumatoraptor*nál a coracoideum proximalis, glenoid felé eső része és a distalis rész közötti szög megközelítőleg 70°, mely sokkal erősebb visszahajlást mutat, mint az argentin középső-kréta *Buitreraptor*nál (Makovicky et al. 2005) és *Sinornithosaurus*nál (Xu et al. 1999). A hazai lelet sok tekintetben hasonlít az erdélyi *Balaur bondoc* scapulocoracoideumára (Csiki et al. 2010), ám többek között a scapula proximalis részének alakja és a coracoideum visszahajlásának mértéke eltérő. Az erdélyi dromaeosaurid közel 1,5–2-szer volt hosszabb, mint a bakonyi *Pneumatoraptor*.

Az Iharkútról leírt, új Paraves Theropoda genus neve a scapulocoracoideum üreges mivoltára utal. A coracoideumon nyíló pneumatikus foramen egész mélyen behatol a coracoideumba, ahol az részben üledékkel van kitöltve (11C ábra). A lelet preparálásakor a scapula lapszerű része két darabban volt, így keresztmetszetben látszott, hogy ez a csont is üreges. A scapulocoracoideum jelentős része tehát üreges, és talán a két csont üregrendszere kapcsolatban is állhatott egymással. A pneumatikus nyílás mindenesetre feltételezi, hogy a

Theropoda dinoszauruszoknál a koponyában és a gerincoszlop mentén kimutatott pneumatizáltság (a tüdővel kapcsolatban álló légzsákrendszer, akár a madaraknál, O' Connors és Claessens 2005) a mellső függesztoővekben, és talán részben a mellső végtagokban is jelen



11. ábra. Paraves Theropoda leletek a felső-kréta Csehbányai Formációból (Iharkút, Bakony (Ősi et al. 2010b után módosítva). **A**, *Pneumatoraptor fodori* bal scapulocoracoideum (MTM V 2008.38.1) lateralis, **B**, ventralis, **C**, medialis, **D**, anterior nézetben. **E**, 3. kézközépcsont (MTM V 2009.45.1) dorsalis, **F**, lateralis nézetben. **G**, töredékes tibia (MTM V 2009.45.1) posterior, **H**, lateralis nézetben. **I**, Paraves indet. fog (MTM V 2007.37.4) labialis nézetben. **J**, Paraves indet. fog (MTM V.01.231) labialis nézetben. **K**, Paraves indet. fog (MTM V 2008.37.10) labialis nézetben. **L**, Paraves indet. fog (MTM V 2007.37.4) basalis nézetben. **M**, distalis farokcsigolya (MTM V 2009.46.1) posterior, **N**, lateralis, **O**, dorsalis nézetben. **P**, distalis farokcsigolya (MTM V 2009.46.2) lateralis, **Q**, dorsalis nézetben. **R**, a mellő végtag egyik utolsó ujjperce lateralis nézetben.

lehetett (Wedel 2009), mely az első bizonyítéka ennek a tulajdonságnak a nem madár Paraves Theropodak között.

A *Pneumatoraptor* továbbá egyértelmű bizonyítéka, hogy a késő-kréta szárazföldi ökoszisztémákban szinten mindenütt jelen lévő, kistermetű, minden bizonnyal tollas Paraves Theropodak az egykori iharkúti faunában is jelen voltak.

4.10. További Paraves Theropoda leletek

4.10.1. Rendszerező őslényt

Paraves indet.

Leletanyag: izolált fogak (MTM V.01.215, V.01.231, V.2000.35, V2008.37.1–V 2008.37.10, V.2000.02–V.2000.06); három izolált farokcsigolya (MTM V 2009.46.1–3), 5. kézközépcsont, ?bal harmadik kézközépcsont (MTM PAL 2011.19), 2009.45.1, három karomszerű ujjperc (MTM V 2008.40.1–3), két ujjperc (MTM V 2008.42.1–2), bal töredékes tibiotarsus (MTM V 2008.31.1), jobb tibiotarsus (MTM PAL 2011.18).

Leírás: A *Pneumatoraptor* scapulocoracoideuma mellett ismert számos további kisméretű, izolált Theropoda lelet, melyek leginkább a Paraves csoport tagjainak csontjaival mutatnak rokonságot, ám diagnosztikus jegyek hiányában a csoporton belüli pontosabb besorolásuk egyelőre lehetetlen. Közel két tucat, 1 cm-t nem meghaladó, labiolingualisan lapított, distalisan enyhén görbülő fog ismert a lelőhelyről. A koronaalap ovális, vagy lapított hatszög alakú, és a korona labialis és lingualis felének basalis részén enyhén konkáv, háromszög alakú mélyedés látható (11I-L ábra). Mind a distalis, mind a mesialis carina recézett, előbbinél a fogacskák száma 2 mm-en belül 14-17, míg az utóbbinál ez az érték 18-20 (Ősi et al. 2010b).

A gerincoszlopból eddig néhány farokcsigolya sorolható a Paraves Theropodákhoz. Ezeknél a rendkívül megnyúlt, szinte henger alakú, belül üreges csigolyáknál csak ritkán őrződtek meg a neuralis ív nyúlványai. Anteroposterior ízületi felszínük enyhén amphicoel. Lateralis oldalukon egy jellegzetes, sekély csonttaréj húzódik (11N, P ábra), mely a megnyúlt zygapophysisekkel együtt a Paraves csoportba való sorolásukat erősíti.

A csigolyákon kívül több végtagsont sorolható a Theropodak e fejlett csoportjához. A csontok üreges mivolta és vékony fala miatt ezek legtöbbször töröttek. Közülük említendő két kézközépcsont (11E, F ábra), melyek igen vékony, egyenes csontok közel ovális keresztmetszettel. A proximalis epiphysis dorsoventralisan magasabb, mint lateromedialis szélén, felszíne enyhén konkáv. A distalis epiphysis két, jól fejlett condylusból áll, melyek között egy sekély árok húzódik az első ujjperc proximalis epiphysisének fogadására. Arányait

és az epiphysisek morfológiáját tekintve a 3. kézközépcsont (MTM V 2009.45.1) leginkább a *Deinonychus* (Ostrom 1969) és a *Velociraptor* (Norell és Makovicky 1999) 3. kézközépcsontjára emlékeztet.

Több ujjperc is ismert az iharkúti Theropoda anyagban, melyek között van három karomszerű, utolsó ujjperc is. Ezek közül is a legépebb és legnagyobb a mellső végtag része volt (11R ábra). A mellső és hátsó végtagon található karomszerű, erősen görbülő ujjpercek igen hasonlítanak egymásra, ám amíg a mellsőknél a karom dorsalis ívének legmagasabb pontja magasabban van a vertikálisan álló ízületi felszín legmagasabb pontjához képest, a hátsó végtag karmain a dorsalis ív jóval alacsonyabban helyezkedik el (Sues 1978, Senter 2007). A karomszerű ujjpercek jellemzője, hogy lateromedialisan lapítottak, oldalukon erőteljes vércsatorna fut végig, továbbá az ízületi felszíntől anteroventralisan egy erőteljes, dudorszerű izomtapadási terület található a karom visszahúzására. A legnagyobb ilyen iharkúti lelet rendkívül hasonlít a *Velociraptor* (Norell és Makovicky 1999), a *Saurornitholestes* (Sues 1978) és a *Deinonychus* (Ostrom 1969) második mellső ujjának utolsó ujjpercére.

A hátsó végtagból két tibiotarsus is ismert, melyek közül a teljesebb lelet (MTM PAL 2011.18) mindkét epiphysise jó állapotban megőrződött, a diaphysis azonban anteroposterior irányban összenyomódott (Ősi és Buffetaut 2011). A proximalis epiphysisen jól fejlett a cnemialis taréj és a medialis és lateralis condylusok, melyek közül az utóbbi kissé erőteljesebb (11G, H ábra). A distalis epiphysis jó részét az astragalus alkotja, melynek a széles és proximalisan megnyúlt felszálló nyúlványa jól kivehető. A calcaneum proximalis végén található egy tüske, mely a fibula distalis ízesülését mutatja. Szemben a *Deinonychus* tibiájával, az astragalus és a calcaneum között nem látható sutura.

4.10.2. Diszkusszió

Az itt bemutatott, izolált Paraves leleteket illetően jó esély van arra, hogy ezek a maradványok szintén a *Pneumatoraptor*ként leírt, kistermetű, dromaeosaurid-szerű Paraves Theropodához tartoztak; a leleteket azonban asszociáltság hiányában nem lehet a *Pneumatoraptor* scapulocoracoideumához rendelni. A legnagyobb karomszerű ujjperc alapján azonban kijelenthető, hogy a *Pneumatoraptor* scapulocoracoideuma alapján számított testméretnél közel kétszer nagyobb (kb. 1,5 méter hosszú) Paraves Theropodák is éltek Iharkúton. Azt, hogy e nagyobb testméret a *Pneumatoraptor*ra is jellemző lehetett-e vagy sem, csak csontszövet-tani vizsgálatok tudnák egyértelműen eldönteni.

A Paravesek közé sorolt fogak egy igen érdekes részét képezik az iharkúti leletanyagnak. Az első néhány ilyen fogat korábban a primitív Coelurosauria-rokon, észak-amerikai

Ricardoestes-hoz soroltam (Ösi 2004), részben a korona morfológiája, részben a carinakon található fogacskák alakja és száma alapján. Bár a fogacskák morfológiája kevésbé, a korona alakja és hajlása erősen hasonlít a Paraves Theropodakéhoz. A koronán mért paraméterek segítségével elvégzett egy-, két- és többváltozós elemzések alapján e kisméretű Theropoda fogak a Dromaeosauridaekhoz sorolt, észak-amerikai *Bambiraptor* fogaihoz állnak a legközelebb, mely a primitív Coelurosauria affinitás helyett inkább a fejlettebb Paraves rokonságot támogatja (Ösi et al. 2010b).

4.11. Közelebből nem meghatározott Theropoda leletek

4.11.1. Rendszerező őslénytan

Theropoda indet.

Leletanyag: töredékes sacrum (MTM V 2009.48.1), hat izolált farokcsigolya (MTM V 2009.47.1–6), bal töredékes femur (MTM V 2009.49.1)

Leírás: Van néhány olyan postcranialis lelet, melyek kivétel nélkül rendkívül üregesek és vékony falúak, ám anatómiai jegyeik alapján biztosan nem pteroszaurusz- és nagy valószínűséggel nem madármaradványok. Ezek között az egyik egy kisméretű sacrum anterior töredéke, mely két és fél csigolyatestet foglal magában, és rendkívül finom részleteket őrzött meg, különösen annak pneumatizáltságával kapcsolatban. A neuralis ívből szinte semmi nem őrződött meg. A csigolyatestek teljesen összeforrtak, sutura köztük nem látható. A csigolyatestek belül üregesek, és két, finom üledékkal kitöltött, egymástól egy saggitalis fallal elválasztott csatorna fut a csigolyatesteken keresztül. A sacrum egyik oldalán egy viszonylag nagy méretű, ovális alakú, pneumatikus foramen is látható, mely kapcsolatban van a bal pneumatikus csatornával. Mind a sacrum csontos felszínén negatívként, mind a csatornákat kitöltő üledék által pozitívként megőrizve erek lenyomatainak gazdag részletei láthatóak. Ezek a közel négyszögletes, vagy subovális keresztmetszetű csatornák posterior irányban elvékonyodnak, és sajnos a lelet töredékes állapotának köszönhetően nem világos, hogy vajon az utolsó megőrződött csigolyatest végéig elérnek-e vagy sem.

4.11.2. Diskusszió

Bár nem hordoz egy szűkebb csoportra jellemző, diagnosztikus bélyeget, morfológiája és komplex pneumatizáltsága alapján nem zárható ki, hogy ez a sacrum egy madárhoz tartozott. Az összeforrt csigolyatestekben látható üregrendszer arra utal, hogy a madarakéhoz hasonlóan az abdominalis légzőrendszer egy része töltötte ki a látható járatokat (O'Connor és Claessens

2005). A gerincoszlop ezen részének pneumatizáltsága általában nem jellemző a primitívebb Theropodakra, így pl. a madagaszkári abelisaurid *Majungatholus atopus*ra sem, ahol a sacrumnak csak a neuralis íve pneumatizált (O'Connor és Claessens 2005), fejlettebb csoportoknál azonban már megjelenik (Harris 1998, O'Connor 2006). Ezek alapján igen valószínű, hogy egy a Paraves Theropodak közé sorolható forma sacrumával van dolgunk. Ezt támasztja alá az is, hogy a csigolyatestek teljesen összeforrtak egymással, közöttük sutura nem látható. Az, hogy a lelet egy madárhoz tartozott, vagy egy dromaeosaurid Theropodához (pl. *Pneumatoraptor*), a maradvány töredékessége miatt nem eldönthető.

4.12. Avisaurid madarak

4.12.1. Rendszerező őslényt

Aves Linnaeus, 1758

Enantiornithes Walker, 1981

Avisauridae Brett-Surman és Paul, 1985

Bauxitornis, Dyke és Ősi, 2010

Bauxitornis mindsentyae, Dyke és Ősi, 2010

Leletanyag: jobb tarsometatarsus (MTM V 2009.38.1)

Leírás: Az 5,1 cm hosszú csüdcsont igen jó állapotban megőrződött, a proximalis epiphysise kissé sérült, a lábközépcsontok distalis végei épek. Legfontosabb, az Enantiornithesekre jellemző tulajdonsága, hogy a 2., 3. és 4. lábközépcsontot és a distalis lábtőcsontokat magában foglaló leletnek csak a proximalis része forrt össze, distalis végei különállóak (12. ábra). A lábközépcsontok egy síkban helyezkednek el. A proximalis epiphysis lateromedialisan széles, anteroposterior irányban keskeny, és enyhén konkáv ízületi felszínét egy alacsony taréj egy lateralis és egy medialis cotylusra osztja. Minden más Enantiornithes tarsometatarsustól megkülönbözteti, hogy a 2. lábközépcsont igen rövid a többi lábközépcsonthoz képest, és anterior oldalán nem található az Enantiornithesekre általában jellemző *Musculus tibialis cranialis* tapadási helye, továbbá a 4. lábközépcsont kissé hosszabb és csökevényesebb, mint a 3. lábközépcsont (Dyke és Ősi 2010).

4.12.2. *Diszkusszió*

A *Bauxitornis* csüdcsontja átmeneti állapotot mutat az alapibb helyzetű, nem madár Theropodak és a madarak között. Amíg a legtöbb, nem madár Theropodanál a lábközépcsontok még különállóak, a fejlettebb Neornithes madaraknál azok már középső és distalis részükön is összeforrtak, és legtöbbször csak a három, condylusban végződő distalis epiphysis különül el. Az iharkúti lelet számos tulajdonságában hasonlít az észak-amerikai *Avisaurus* (Brett-Surman és Paul 1985) és a *Soroavisaurus* (Varricchio és Chiappe 1995) csüdcsontjára. Ezek között említendő, hogy a 2. és 3. lábközépcsont közötti elcsontosodott rész a lelet proximalis egyharmadáig elér, továbbá, hogy egyiknél sincs hypotarsus.



12. ábra. *Bauxitornis mindsentyae* tarsometatarsus (MTM V 2009.38.1) a felső-kréta Csehbányai Formációból (Iharkút, Bakony). **A**, anterior nézet. **B**, posterior nézet. **C**, distalis nézet. (Dyke és Ősi 2010 nyomán módosítva).

A metatarsalek distalis végein azonban csak a posterior oldalon látható a condylusok közötti árok, szemben az *Avisaurus* és az argentin *Yungavolucris* csüdcsontjával (Varricchio és Chiappe 1995, Chiappe 1996).

A hazai leletre jellemző aszimmetria (Ősi 2008b; 12A, B ábra) hasonlít a vízi életmódot folytatott Hesperornithiformes madarakhoz sorolt *Enaliornis*-nél láthatóhoz (Galton és Martin 2002). Az *Enaliornis*-nél a megrövidült második lábközépcsont azonban a többihez képes jóval előrébb áll, és az ide kapcsolódó ujjnak fontos szerepe volt úszás közben. A *Bauxitornis*-nél a második ujj a többivel teljesen egy síkban van. Ettől függetlenül azonban nem zárható ki, hogy a *Bauxitornis* is valamelyest vízi életmódhoz alkalmazkodott forma volt, és a második lábközépcsont megrövidülése is ehhez köthető (Dyke és Ősi 2010). Ennek biztosabb eldöntéséhez azonban további, összefüggő leletekre van szükség.

4.13. További Enantiornithes leletek

4.13.1. Rendszerező őslénytan

Enantiornithes indet.

Leletanyag: töredékes bal humerus (MTM V 2009.39.1), kisméretű bal femur (MTM V.2002.05), nagyméretű jobb teljes femur (MTM PAL 2011.20), nagyméretű töredékes jobb femur (MTM PAL 2011.21). (Ősi 2008b, Dyke és Ősi 2010, Ősi és Buffetaut 2011).

Leírás: A *Bauxitornis* tarsometatarsusa mellett még legalább négy további végtagcsont sorolható a kizárólag a kréta időszakra jellemző Enantiornithesekhez. Genus-, vagy fajspecifikus jegyek hiányában azonban pontosabb meghatározásuk nem lehetséges. A 75 mm hosszú felkarcsont proximalis egyharmada hiányzik, így karakterisztikus jegyek csak a madarakra oly jellemző, aszimmetrikus distalis epiphysisen láthatók. Az anterior irányba néző condylusok jól fejlettek. A ventralis condylus distalis irányban tovább nyúlik, mint a dorsalis condylus, és tőle medialisán egy distalisán fejlett, ventralis epicondylus látható.

A három ide sorolható combcsont közül a leghosszabb (8,9 cm, MTM PAL 2011.20) és legjobb megtartású minden tekintetben hordozza az Enantiornithes madarak jegyeit. A caput femoris kerek és medialis irányban áll, melyet egy jól fejlett nyak köt össze a proximalis epiphysis többi részével. A proximalis epiphysis lateralis felén található egy masszív trochanterikus taréj, a posterior trochanter pedig ettől ventralisan, a csont lateralis oldalán jellegzetesen lépcsőszerűen jelenik meg. A distalis condylusok szépen megőrződtek, melyek fölött a csont posterior oldalán található a mély fossa poplitealis. Ahogy számos Enantiornithes combcsontnál látható, a diaphysisen három alacsony, vonalszerű csonttaréj húzódik, melyek

részben izmok tapadási helyéül szolgáltak. Ezek mellett a csont lateralis felszínén egy jellegzetes, ovális alakú, durva felszínű izomtapadási terület látható.

A legkisebb, 2,2 cm-es combcsont caput femorisa kissé sérült, de morfológiájában a proximalis epiphysis többi részével egyetemben mutatja a csoportra jellemző tulajdonságokat. A distalis epiphysis hiányzik (Ősi 2008b).

4.13.2. *Diszkusszió*

Az iharkúti humerus mind méretben, mind anatómiai jegyeit tekintve hasonlít a Franciaországból leírt *Martinavis cruzyensis* felkarcsontjára (Walker et al. 2007). A hazai nagyméretű combcsontok pedig nagyon hasonlóak a Franciaország felső-krétájából leírt töredékes combcsonthoz (Buffetaut 1998), csupán a caput femoris irányában van némi eltérés, ugyanis a francia leletnél az nem merőleges, hanem kissé proximalis irányba néz a diaphysishez képest (Ősi és Buffetaut 2011).

A *Bauxitornis* tarsometatarsusával együtt az Iharkútról előkerült nagyméretű Enantiornithes leletek (egy humerus és két femur) egy kb. ölyv méretű madárhoz tartoztak. A parszimónia elvét követve feltételezhető, hogy ezek a leletek szintén a *Bauxitornis mindszenyae* maradványai. A maradványok azonban izoláltak, csonttani átfedés nincs, így egyelőre nincs biztos alapja a leletek e fajba történő besorolásának. Kérdés, hogy vajon a közel négyszer rövidebb töredékes femur (MTM V.2002.05) egy további fajt képvisel-e, vagy a nagyokkal azonos fajba sorolható juvenilis egyedről van szó. A példány legalább subadult fejlettségi foka mellett szól, hogy a nagyméretű femurokhoz hasonlóan itt is jól fejlettek a diaphysisen látható, izmok közötti sekély csonttaréjok és a proximalis epiphysis részletei, mint például a trochanterikus taréj vagy a posterior trochanter. Biztosabbat azonban a jövőben tervezett csontszövetteni vizsgálatok alapján lehet majd mondani.

4.14. **További madárleletek**

4.14.1. *Rendszerező őslénytan*

Aves indet.

Leletanyag: Kisméretű bal femur distalis fele (MTM V 2009.41.1), distalis femur töredék (MTMV.2002.06), kisméretű bal femur distalis vége (MTM V 2009.42.1), jobb femur proximomedialis töredéke (MTM V 2009.43.1), 3. lábközépcsont distalis vége (MTM V 2003.19), (Ősi 2008b, Dyke és Ősi 2010).

Leírás: Az ide sorolt végtagsontok túl töredékesek, így sem az Enantiornithesekre, sem más madárcsoportra jellemző diagnosztikus jegyeket nem hordoznak.

4.14.2. *Diszkusszió*

Néhány töredékes lelet a csontfal vastagság és néhány csonttani jegy alapján a madarakhoz sorolható, ám nem hordoznak a pontosabb taxonómiai besoroláshoz szükséges tulajdonságokat (Dyke és Ősi 2010). Ezek a maradványok kivétel nélkül igen kis méretűek, a csontok teljes hossza nem haladta meg az 1-2 cm-t. Az egyik töredékes femur (MTM V 2002.06) a distalis epiphyisen látható sutura és az epiphysis fejletlensége alapján egyértelműen egy juvenilis példánytól származik. A többi leleten ilyen bélyeg azonban nem látható, mely azt sugallja, hogy ezek a maradványok talán különböző méretű madarakhoz tartoztak.

A közel egy tucat iharkúti madármaradvány tehát azt mutatja, hogy a franciaországi faunához hasonlóan az iharkúti madárfaunában is a primitív Enantiornithes csoport képviselői domináltak, ám feltételezhetők, más madárcsoportok is jelen voltak az iharkúti faunában. Egyelőre azonban még közelítőleg sem lehet megmondani, hogy az ölyv méretű *Bauxitornison* kívül hány félé és milyen méretű madarak éltek Iharkúton. Tudjuk, hogy a santoniban már számos madárcsoport létezett az Enantiornithesek mellett (O'Connor et al. 2011), és jó okunk van feltételezni, hogy az iharkúti madárfaunát sem csak Enantiornithesek alkották, ahogy az nemrégiben a maastrichti korú erdélyi gerinces faunánál is bizonyítást nyert. Nopcsa után közel 80 évvel azonosítottuk be az első biztos madárcsontot a Hátszegi-medencéből (Wang et al. 2011a), mely egy az Ornithurae csoportba sorolható, töredékes bal tibiotarsus. Emellett az Enantiornithes csoport maradványait is megtalálták (Wang et al. 2011b). Reméljük, a jövőbeli ásatások újabb leletekkel gazdagítják az iharkúti madáranyagot, melyek segíthetnek pontosítani az iharkúti madárfauna összetételét.

4.15. A nagytestű hazai Ankylosauria

4.15.1. *Rendszerező őslénytan*

Ornithischia Seeley, 1888

Thyreophora Nopcsa, 1915

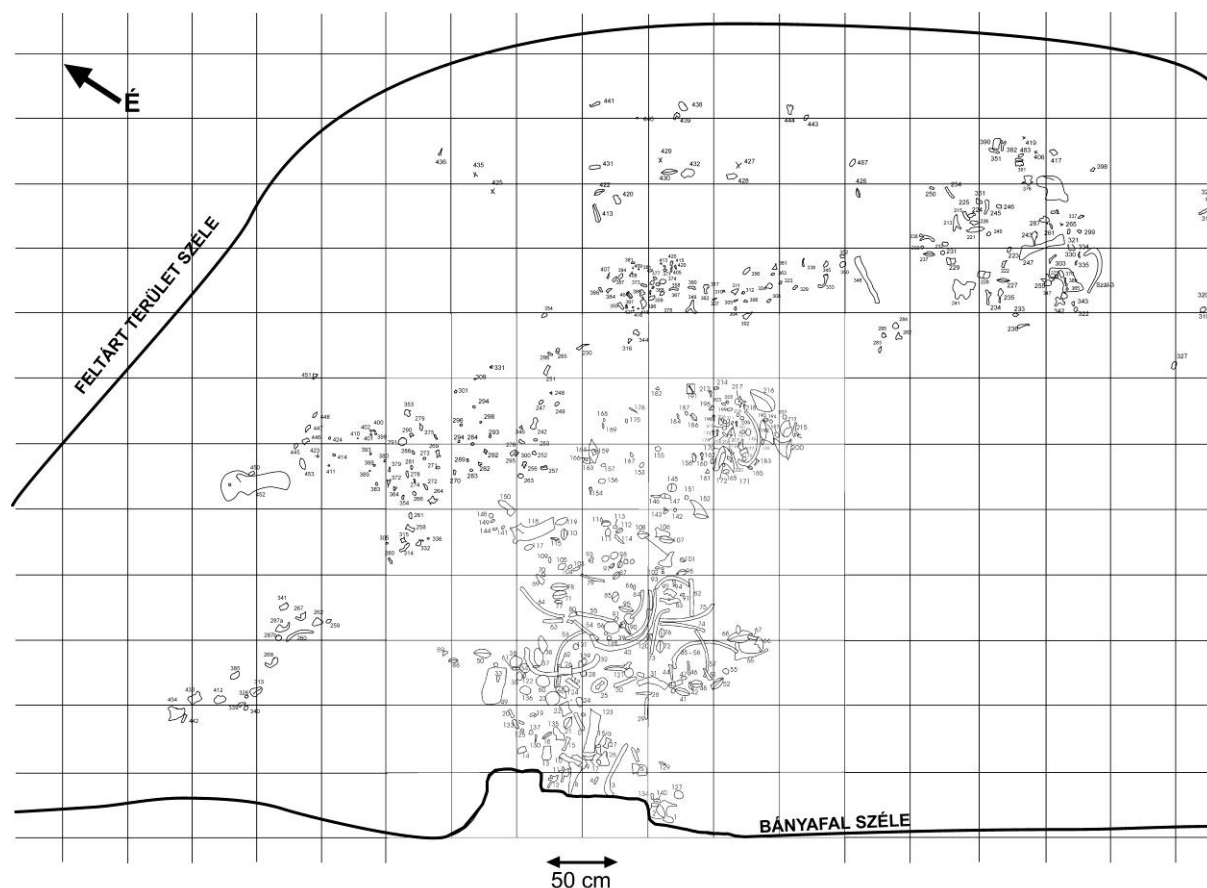
Ankylosauria Brown, 1908

Nodosauridae Marsh, 1890

Hungarosaurus Ősi, 2005

Hungarosaurus tormai Ősi, 2005

Leletanyag: hét részleges csontváz (MTM 2007.22 [első csontváz, paratípus], MTM 2007.26. [második csontváz, holotípus, 13. ábra], MTM 2007.24 [harmadik csontváz, paratípus], MTM 2007.23. [negyedik csontváz, paratípus], MTM 2007.25. [ötödik csontváz], PAL 2013.57.1 [hatodik csontváz], PAL 2013.58.1 [hetedik, artikulált csontváz]), koponyatöredék (PAL 2013.23.1), premaxilla–maxilla töredék, (MTM V.2003.12), töredékes postorbitale–quadratojugale (MTM 2010.1.1), töredékes postorbitale (MTM 2007.26.4), jobb mandibula (PAL 2013.37.1), mandibula töredékek (PAL 2013.38.1– PAL 2013.42.1). Ezek mellett több száz izolált nodosaurid fog és csontelem (csigolyák, bordák, páncélelemek, függesztőövek, végtagsontok) található a gyűjteményben, melyek döntő része minden bizonnyal a *Hungarosaurus*hoz tartozik, ám diagnosztikus jegyek hiányában pontosabb taxonómiai besorolásuk nem lehetséges.



13. ábra. A *Hungarosaurus tormai* holotípus csontvázának (MTM 2007.26) térképe.

Leírás: A *Hungarosaurus* egy 4-4,5 méteres testhosszúságot elérő, páncélos dinoszaurusz, mely az eddig begyűjtött leletek alapján a legjobban ismert európai Ankylosauria dinoszaurusz. Legfontosabb, diagnosztikus jegyei között a következők szerepelnek: 1) a postorbitale egy

anterodorsalis-posteroventralis irányban álló csonttaréjt visel; 2) a jugale egy vékony, dorsoventralisan erősen lapított elem; 3) a premaxillák anteroventralis oldalukon egy nagyméretű, U-alakú bevágást határolnak; 4) a fogak basalis részén, a lingualis oldalon egy árokszerű mélyedés látható, mely bevág a cingulumba is. Csak a *Hungarosaurus*-ra jellemző a medulla spinalis erőteljes (45°) ventralis hajlása az előagyi területekhez képest. A cranialis jegyek mellett a *H. tormai* megkülönböztethető minden más Ankylosauriától abban, hogy a végtagcsontok igen megnyúltak, és a mellső-hátsó végtag arány 1:1, ahol a humerus/femur arány 0,92 (Ősi 2005, Ősi és Makádi 2009, Ősi et al. 2014).

A *Hungarosaurus* a következő tulajdonságok alapján különíthető el a másik európai (az iharkúti faunában is megjelenő, lásd később) késő-kréta Ankylosauriától, a *Struthiosaurus*-tól: 1) a quadratojugale egy dorsoventralisan kiszélesedett, csontdudorral díszített elem; 2) a quadratum condylusa egy robosztus, anteroposterior irányban kiszélesedett ízületi felszín; 3) a pterygoideumok közötti üreg kimutatható; 4) az ilium postacetabularis része a preacetabularis részhez viszonyítva jóval hosszabb, mint a *Struthiosaurus*-nál (Garcia és Pereda-Suberbiola 2003).

A *Hungarosaurus*-hoz sorolt basicranium (PAL 2013.23.1) és a *Struthiosaurus* koponyaleleteinek vizsgálata kimutatta, hogy az erősen ventralis irányban álló basisphenoideum és a szokatlanul felmagasodó cerebellum csak e két európai formára jellemző tulajdonságok, melyek feltehetően az Ankylosauria európai kládjának synapomorph jegyei (Ősi et al. 2014). A *Hungarosaurus*-ra jellemző továbbá egy közepesen felboltozódó koponyatető, melyet a többi Ankylosauria koponyájához hasonlóan erőteljes csontdudorok díszítenek. A koponya dorsalis felszínére jellemző csontdudorok teljesen elfedik a csontok közti varratokat. A csontos díszítés a szemüreg környékén a legerőteljesebb, ahol a szemüreg feletti taréj mellett a quadratojugale is visel egy erőteljes, félkör-alakú, oldalirányban kiálló csontdudort. A premaxilla hosszabb mint szélesebb és a mandibula erőteljes (közel 40° -os) ventralis lehajlását követve anteroventralis irányban mutatott.

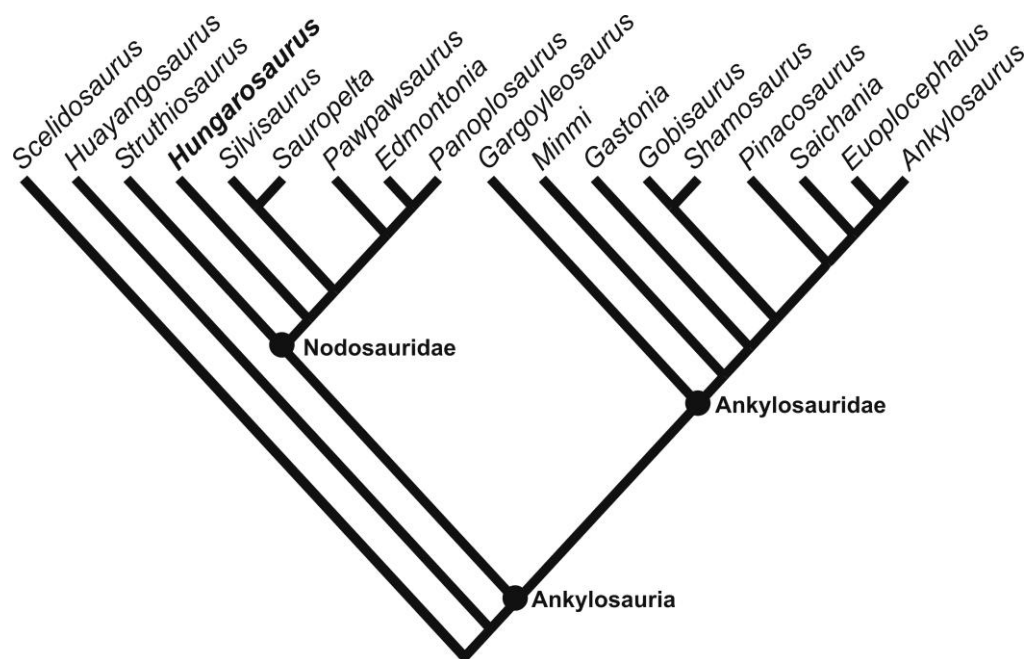
A *Hungarosaurus*-nál megjelennek a paravertebralis elemek, melyek sokszög alakú, lapos, páncélelem-szerű csontok. Egyik oldalukból egy kezdetben széles és lapos, majd distalisan keskenyebb, hengeres, akár 20 cm-t meghaladó tüske állt ki. Ezek az elemek a gerincoszlop felett, az epaxialis izomzat mentén, vízszintesen helyezkedtek el (Ősi és Makádi 2009).

A *Hungarosaurus* a többi Ankylosauriahoz hasonlóan egy több száz páncélelemből álló komplex páncélzattal rendelkezett, melyet legalább 8-9, különböző alakú páncélelem épített fel. A páncélelemek gyakran összeforrtak egymással, különösen a nyaki és ágyéki tájékon. A nyaki régióra jellemzőek a félgyűrűk, melyek magas, lateromedialisan lapított tüskéket is

tartalmaznak. Egy ilyen övekbe rendezett páncélzat (a mai övesállatokéhoz hasonlóan) egészében véve bizonyára diagnosztikus lehetett az adott fajra; ám ahogy a legtöbb Ankylosaurianál, úgy a *Hungarosaurus*nál sem őrződtek meg a páncélelemek eredeti pozíciójukban, tehát a páncélzat pontos rendszere nem ismert.

4.15.2. Diskusszió

1) Rokonsági kapcsolatok. A *Hungarosaurus tormai* leletein két esetben is elvégzett karakterelemzés és az ebből készített kladsztikai analízisek egyértelműen alátámasztják azt a hipotézist, miszerint a hazai faj egy primitív nodosaurid Ankylosauria, melynek legközelebbi rokona egy másik európai késő-kréta Ankylosauria, a *Struthiosaurus* (Ősi és Makádi 2009, 14. ábra). Bár a *Struthiosaurus*nak mára három különböző fajt is beazonosították (Bunzel 1871, Nopcsa 1915, Garcia és Pereda-Suberbiola 2003), mindegyik fajt igen töredékes leletanyag alapján írták le, ezért a kladsztikai analízisekben csak genus szintű alkalmazásra van lehetőség. Így tehát sajnos nem deríthető ki, hogy az erdélyi maastrichti korú *S. transylvanicus*, vagy az ausztriai alsó-campani *S. austriacus* áll-e közelebbi rokonságban a *Hungarosaurus*szal.



14. ábra. Az Ankylosauria dinoszauruszok leszármazási kapcsolatai (Ősi és Makádi 2009 után). A *Hungarosaurus* az európai *Struthiosaurus*szal együtt az alapi helyzetű Nodosauridaekat képviseli.

Az viszont tény, hogy a santoni korú *Hungarosaurus* a santoni–maastrichti korú *Struthiosaurusszal* (Ősi és Prondvai 2013) együtt olyan észak-amerikai genusokkal (pl. *Sauropelta*, *Silvisaurus*) mutatnak közeli rokonságot, melyek náluk 20-30 millió évvel idősebbek.

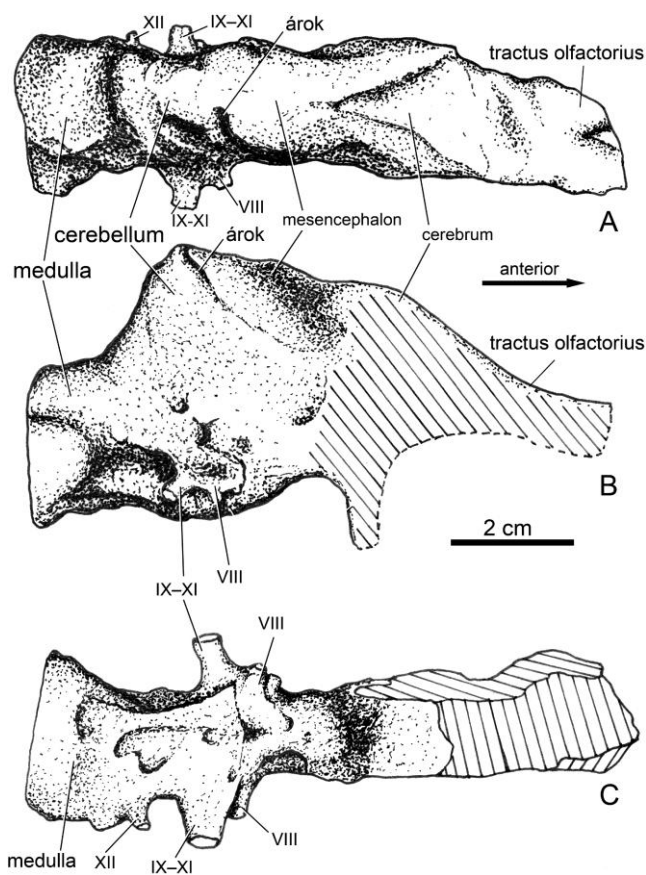
A *Hungarosaurus* amellett, hogy a legjobban ismert európai Ankylosauria, egyben a legjobban ismert hazai dinoszaurusz faj is. Gazdag leletanyaga több szempontú paleobiológiai vizsgálatok elvégzését tette lehetővé:

2) Koponyadíszítettség. A holotípus postorbitale-quadratojugale, a töredékes postorbitale-quadratojugale (MTM 2010.1.1) és egy töredékes postorbitale (MTM 2007.26.4) alapján kiderült, hogy a postorbitalen található csonttaréj egy másodlagos dermalis csontelem, mely az egyedfejlődés során forr össze a dermatocranium részét alkotó postorbitaleval. Ez onnan tudható, hogy amíg a korábbi ontogenetikai stádiumban lévő példányoknál a taréjt a postorbitale lapos koponyacsontjától egy markáns árok választja el, a legnagyobb, kifejlett egyedtől származó postorbitalen ez a taréj már teljesen összeforrt a postorbitaleval. Ugyanakkor a quadratojugalen látható lekerekített csontdudor a kisebb példányon (MTM 2010.1.1) is teljesen összeforrt a dermatocraniummal, ami arra utal, hogy itt, hasonlóan a koponya dorsalis felszínén látható többi díszítéshez, a csontdudor a dermatocranium megvastagodása, és nem egy másodlagos csont hozzáforrása (Ősi és Makádi 2009). Hasonló jelenséget az észak-amerikai ankylosaurid dinoszauruszoknál is leírtak (Vickaryous et al. 2001).

3) Az agyterületek. Egy izolált koponyatöredék (PAL 2013.23.1) alapján viszonylag jól ismert a basicranium, az agyüreg és az azt körülvevő csontok. A lelet töredékessége miatt annak anterior részén az agyüreg lateralis falai (laterosphenoideum-sphenethmoideum) hiányoznak. Bár a lelet lateromedialisán enyhén deformálódott, az agyüreg jól mutatja az egyes agyterületek méretét és alakját. Ezt részben CT vizsgálatok, részben pedig az agyüregről vett szilikonöntvény révén tudjuk (15. ábra). Ezek alapján kiderül, hogy bár a *Hungarosaurus* agya alapvető morfológiáját és az egyes agyterületek orientációját illetően hasonlít a többi Ankylosauriahoz, akad néhány komoly eltérés. A telencephalon, továbbá a tractus és bulbus olfactoriusok kiterjedése csak dorsalis oldalról ismert. Dorsalis nézetben azonban látszik, hogy a tractusok mintegy 25°-ban széttartóak (15A ábra), szemben az észak-amerikai *Euoplocephalus*-nál tapasztalható közel 80°-ban álló tractusokkal (Coombs 1978a). Ez természetesen annak is köszönhető, hogy amíg a *Hungarosaurus* egy primitív nodosaurid alapvetően magas, az Ankylosauriához képest keskeny koponyával, addig az *Euoplocephalus* koponyája rendkívül széles, és az orrjáratok is jóval szélesebbek és távolabb esnek egymástól (Witmer és Ridgely 2008). A *Hungarosaurus* cerebruma csak enyhén felboltozódó, és messze

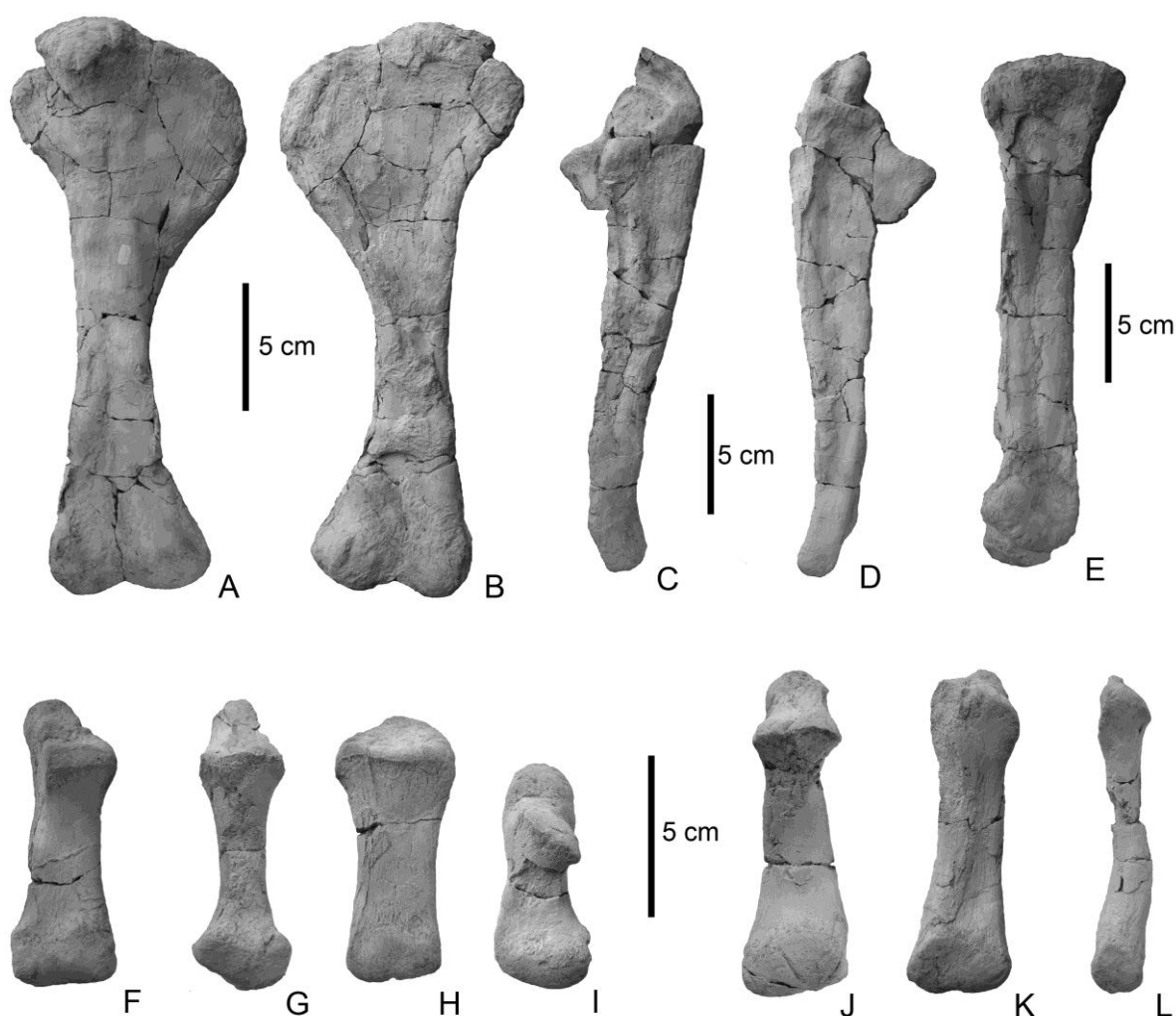
nem olyan magas és erőteljes, mint a kora-kréta *Polacanthus* esetében (Norman és Faiers 1996). A többi Ankylosauriahoz viszonyítva az egyik legfontosabb különbség, hogy a kisagy (cerebellum) területe dorsalisán igen felboltozódik (15B ábra). Ez a csoportban szokatlan tulajdonság, és egyedül – s talán nem véletlenül – az európai rokon *Struthiosaurus*nál látunk hasonlót (Pereda-Suberbiola és Galton 1994). A cerebellum e dorsalis expanziója leginkább a döntően a hátsó két lábukon járó Ornithopoda dinoszauruszoknál gyakori (pl. *Kritosaurus* [Ostrom 1961], *Dryosaurus* [Galton 1989]).

4) Végtagarány és a mozgás. A *Hungarosaurus tormai* 2006-ban felfedezett ötödik részleges csontváza (MTM 2007.25) az egyik legjobb leletanyag e faj végtagcsontjainak megismerése szempontjából, hiszen mind a mellső, mind a hátsó végtag elemei ismertek (Ősi és Makádi 2009).



15. ábra. A *Hungarosaurus* agyüregéről (PAL 2013.23.1) készült szilikonöntvény rajza. **A**, dorsalis nézet. **B**, lateralis nézet. **C**, ventralis nézet. A római számok a megfelelő agyidegek kilépési helyét jelölik.

E csontokra általában jellemző, hogy filigránok, ami a többi Ankylosauriaéval összehasonlítva különösen a humerus és az ulna esetében szembeötlő (16A-D ábra). A *Hungarosaurus* humerusa 45,5 cm, a femur pedig 49 cm, a humerus/femur arány tehát 0,92. Ez az érték messze magasabb a többi Ankylosaurianál mérhetőnél: 0,7 a *Sauropeltanál* (Ostrom 1970), 0,5 a *Niobrarsaurusnál* (Carpenter et al. 1995) és 0,54 a *Gastonianál* (Gaston et al. 2001). Amíg a humerus és radius együttes hossza 86,5 cm, ez a femur és fibula esetében 85,8, tehát a mellső-hátsó végtagarány 1:1-nek tekinthető, ami nem csak az



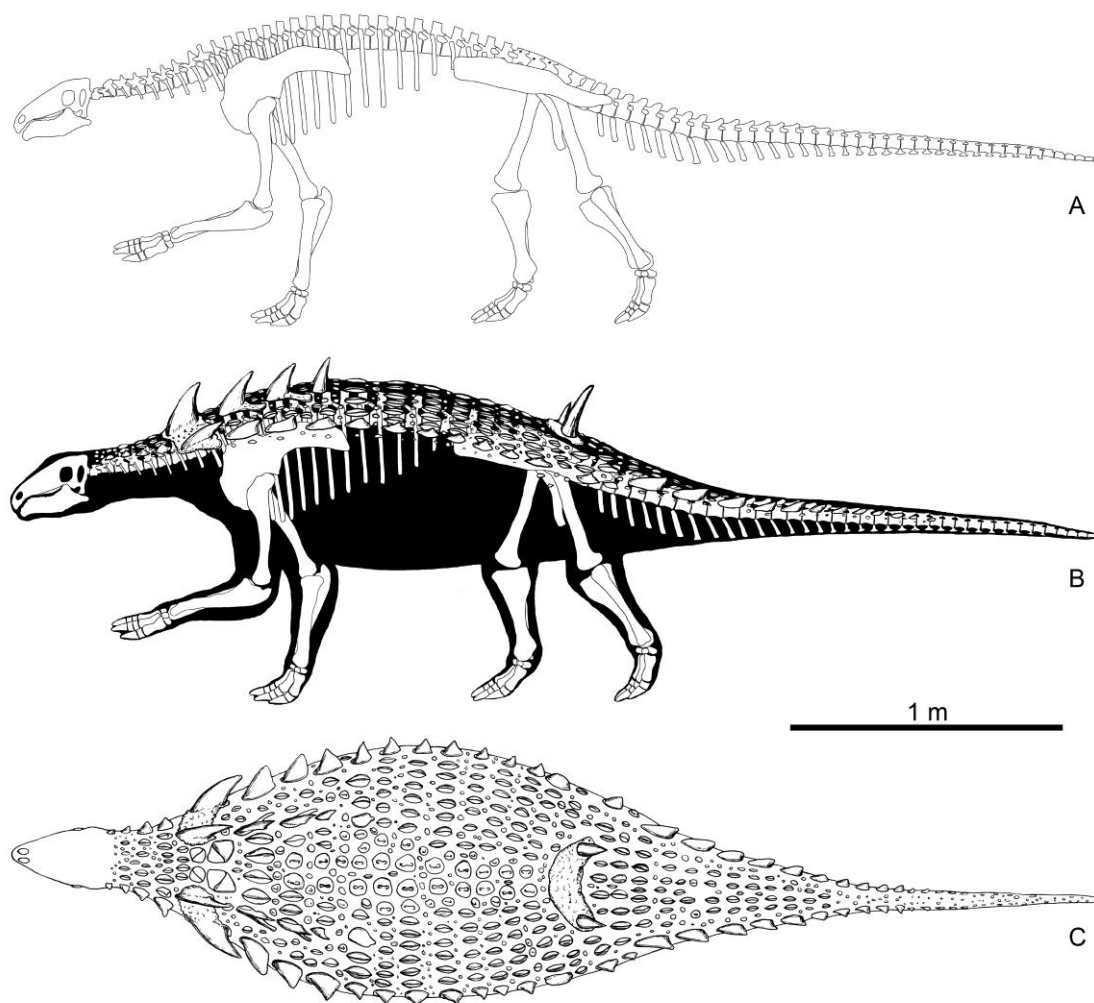
16. ábra. A *Hungarosaurus tormai* végtagcsontjai a felső-kréta Csehbányai Formációból (Iharkút, Bakony). A, jobb humerus (MTM 2007.25.3) posterior, B, anterior nézetben. C, jobb ulna (MTM 2007.25.2) medialis, D, lateralis nézetben. E, ?jobb radius (MTM 2007.25.8) medialis nézetben. F–I, négy metacarpale (MTM 2007.25.13) anterior nézetben. J–L, három metatarsale (MTM 2007.25.14) anterior nézetben. (Ősi és Makádi 2009 nyomán módosítva).

Ankylosauriaknál egyedül álló, de a dinoszauruszok között is ritkaságszámba megy (17A, B ábra); egyes Sauropodaknál (pl. *Brachiosaurus*) dokumentáltak hasonló végtagarányokat.

Ezek alapján kiszámítható, hogy a *Hungarosaurus* testének anterior része arányaiban kb. 25%-kal magasabban volt a többi Ankylosauriaéhoz viszonyítva, és feltehetően jóval felegyenesedettebb tartásban járt. Ezt látszik alátámasztani a humeruson található deltopectoralis taréj viszonylag kis mérete is, mely sem lateralis, sem posterior irányban nem olyan kiterjedt, mint más fajoknál. Azoknál a sauropsidaknál, ahol ez a dudor erőteljes és nagy tömegű izmok eredési és tapadási helyéül szolgál, ott sok esetben széttartó (sprawling) lábtartással találkozunk, mely a legtöbb Ankylosauria mellső végtagjára is jellemző. Paul és Christiansen (2000) azonban rávilágított, hogy a deltopectoralis taréj fejlettsége nem feltétlenül vonzza maga után ezt a fajta lábtartást, hiszen pl. az orrszarvú-féléknél is fejlett a deltopectoralis taréj, mégis széttartó lábtartás. A deltopectoralis taréj fejletlensége azonban sokkal inkább lehet annak indikátora, hogy a hátsó végtagokhoz hasonlóan az állat nem széttartó, hanem felegyenesedett tartásban állt mellső végtagjain. Ezek a tulajdonságok, kiegészítve azzal, hogy egy 4 méteres *Hungarosaurus* rekonstruált testtömege csupán hozzávetőlegesen 650 kg körül lehetett, arra utalnak, hogy a csoportja többi tagjához képest egy gracilisabb, mellső testtájékát tekintve felegyenesedettebb (17A, B ábra) és gyorsabb mozgású fajjal van dolgunk.

Ezt az elméletet tovább erősíti a gerincoszlop mentén húzódó paravertebralis elemek megléte, melyet eddig csak a kora-kréta ausztráliai *Minmi paravertebralis* Molnar, 1980 esetében dokumentáltak (Molnar és Frey 1987). E szerzők által felvázolt biomechanikai modellben a *Minmi*-nél megtalált paravertebralis elemek pozíciójuk alapján az epaxialis izmok mentén ültek, és a gerincoszlop merevítésében játszottak fontos szerepet. Feltételezik továbbá, hogy ez a faj, a többi, alapvetően masszív felépítésű Ankylosauriával szemben egy gyorsabb mozgású, hosszabb távú vándorlásra képes állat volt, ahol a gyorsabb (cursorialis) mozgást nem a törzs hajlékonysága révén, hanem a végtagok gyors és hatékony mozgásával érte el. A *Hungarosaurus*-nál talált paravertebralis elemek és a megnyúlt végtagok arra utalnak, hogy a *Minmi*-hez hasonlóan, és szemben a csoport többi tagjával, a hazai faj is gyors mozgású és testméretéhez képest hosszú lépéstávolságra képes forma volt.

A paravertebralis elemekből és a végtagok morfológiájából levont következtetések jól egybeesnek a kisagy terület fejlettségével, mely utóbbi feladata a mozgás koordinációja



17. ábra. *Hungarosaurus tormai* csontvázrekonstrukció. **A**, páncélzat nélküli csontvázrekonstrukció lateralis nézetben. **B**, csontvázrekonstrukció páncélzattal lateralis nézetben. **C**, páncélzat-rekonstrukció dorsalis nézetben. (Ősi és Makádi 2009 nyomán módosítva).

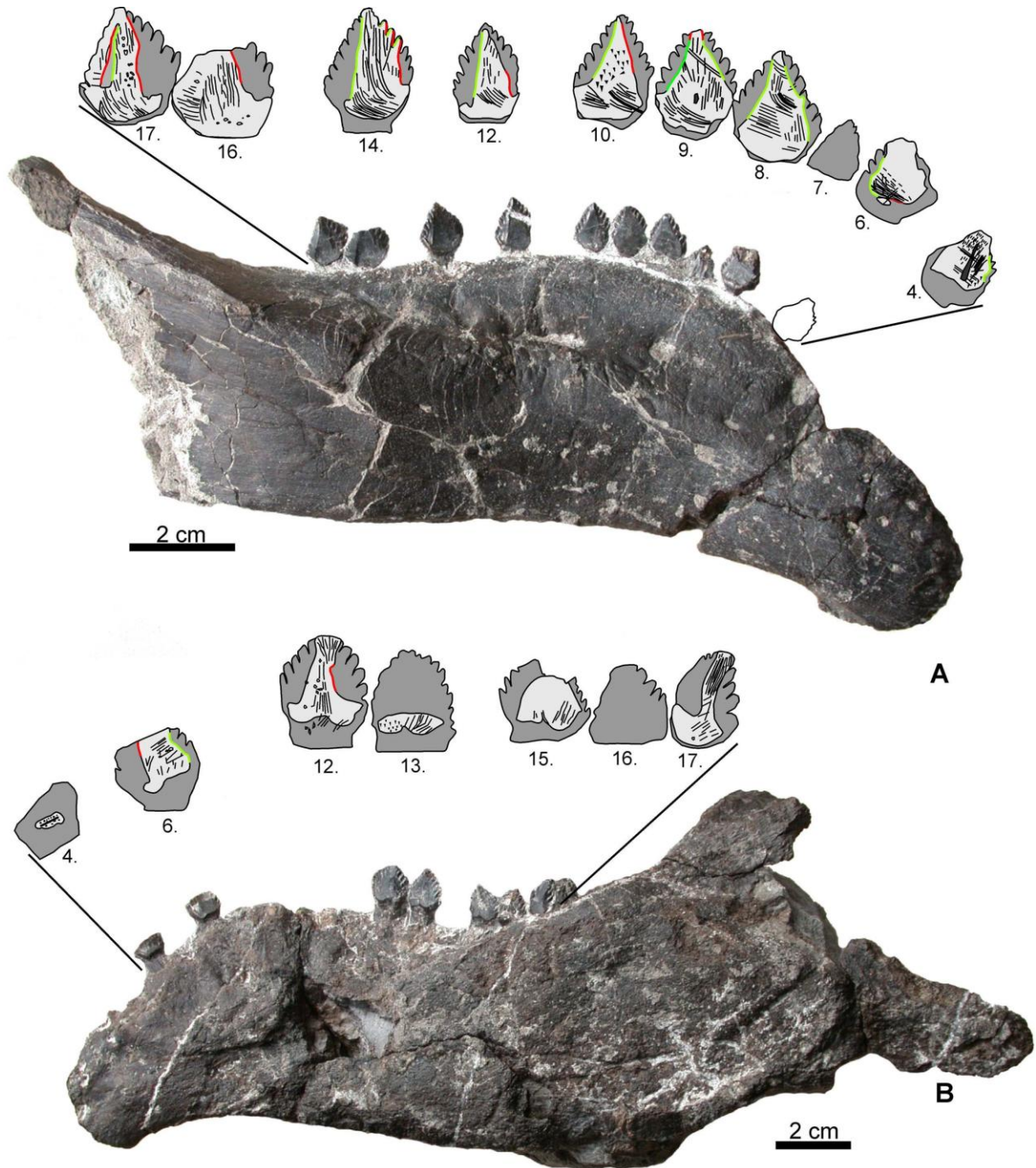
(Paulin 1993). Pearson és Pearson (1976) kifejti, hogy a kisagy mérete, szöveti és morfológiai komplexitása összefüggésben áll az állat agilitásával, gyorsaságával. Feltételezem, hogy a *Hungarosaurus* esetében a megnyúlt, gracilis végtagok, a paravertebrális elemek által merevített törzs és a kisagy Ankylosauriához képest szokatlan fejlettsége mind összefüggnek egy alapvetően magasan tartott fejjel és mellső testtájékkal és a gyors mozgással (Ősi et al. 2014). Ezt a 650 kg-os testtömeg (Ősi és Makádi 2009) is alátámasztja, mely egy 4 méteres testhosszúságú, négylábon járó, növényevő állatnál igen alacsony.

5) Fogkopás, állkapocsmechanizmus és rágás. A *Hungarosaurus* ötödik csontvázában ismert a két mandibula (18. ábra) is, melyekben egészen kivételes állapotban őrződtek meg a fogak (Ősi

és Makádi 2009). Bár már több mint fél ezer Ankylosauria fogat ismerünk Iharkútról, in situ fogazat csak ezekben az állkapcsokban látható. Itt a fogak labialis felszíne szinte kivétel nélkül erősen kopott (18. ábra). A kopási felszín különleges, még az Ankylosauriak között is, ugyanis a fogaknak nem a hegye, vagy az apró kúpokkal csipkézett carinaja, hanem a korona enyhén konvex, labialis felszíne és a cingulum koptak igen meredek szögben (kb. 80° a vízszintes síkhoz viszonyítva). A kopási felszín enyhén konkáv, a cingulum felett kifelé hajlik és általában a korona 50-70%-át borítja. A dentin legtöbb esetben kibukkan, és sok helyütt megfigyelhető a zománc-dentin átmenet. Utóbbi általában a distalis oldalon sima, míg a basalis (cingulum feletti) és a mesialis oldalakon általában enyhén lépcsős. A kopott felszínt leginkább 1-2 mm, de olykor 4-5 mm hosszú barázdák borítják, a gödröcskék száma alárendelt. A kopott felszíneken a barázdák két generációja különíthető el. Az elsőbe többé-kevésbé a korona hossz tengelyével párhuzamos barázdák tartoznak, melyek döntően a korona felső kétharmadán csoportosulnak. A másik típust alacsony szögű, ferde, sokszor görbült barázdák alkotják, melyek leggyakrabban a korona basalis egyharmadánál a cingulumon, vagy afelett láthatók (18. ábra) és csak ritkán a korona felső részén (ilyenkor általában a kopott felszín egy jól elkülönült részén, Ősi et al. elküldve).

Bár in situ felső állkapocsbeli fogak nem ismertek, izolált példányok között azok mégis elkülöníthetők az alsó állkapocsbeliektől. A módszer alapja az, hogy két olyan tulajdonság együttes meglétét kell figyelni a fogon, melyek közül az egyik mind az alsó és felső fogak esetében ugyanazon az oldalon, a másik pedig mindig az átellenes oldalon jelenik meg. Az első ilyen tulajdonság a *Hungarosaurus*-ra jellemző, befűződött cingulum, mely tulajdonképpen a helyettesítő fogat megvezető árok, és látszik mind a foggyökéren, mind a korona alapi részén. Funkciójából, a fogváltásból eredően ez az árok minden fog esetében a lingualis oldalon jelenik meg. A másik tulajdonság a fogkopás, mely – minthogy az alsó fogak mindig lingualisan helyezkednek el a felsőkhöz képest – alul mindig a labialis, felül pedig mindig a lingualis oldalon várható. Ez alapján kiderült, hogy a primitív *Scelidosaurus* fogkopásához hasonlóan a *Hungarosaurus*-nál is erősen különböznek az alsó és felső fogon található kopási felületek. Az alsó kopási felületekkel szemben felül általában a fog hegye alacsony szögben kopott, és a kopási felszín a korona 20–40 %-ra terjed ki.

Az állkapocszáró izomzat rekonstrukciója alapvetően a mandibula posterior részén található izomtapadási területek révén történt. Ezek jól mutatják, hogy a pterygoideus izmokkal szemben a külső záróizmok domináltak és anteromedialis-posterodorsalis irányban álltak, mely



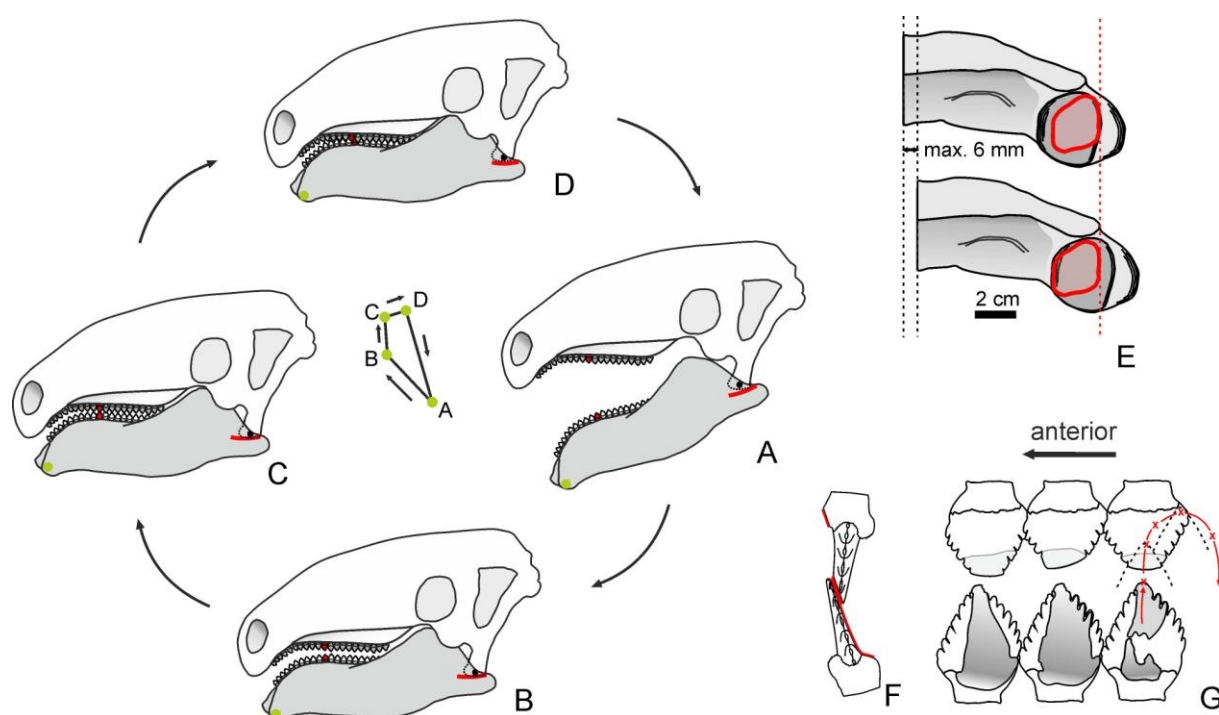
18. ábra. A *Hungarosaurus tormai* 5. csontvázának alsó állkapcsai és fogazata a felső-kréta Csehbányai Formációból (Iharkút, Bakony). **A**, jobb dentale (MTM 2007.25.1) és a fogakon feltérképezett kopási felületek. **B**, bal mandibula (MTM 2007.25.2) és a fogakon feltérképezett kopási felületek. A kopási felületeken látható vonalak a barázdákat és irányukat mutatják. A piros vonal a lépcsős, a zöld vonal a folyamatos átmenetet mutatja a zománc/dentin határon.

elősegítette a speciális állkapocszáródást (lásd alább). Ezek az izmok a processus coronoideuson és a surangularen tapadtak (Haas 1969, Holliday 2009), mely területek megvastagodtak a dentale mögötti egyéb területekhez képest, és felszínük erősen barázdált.

A mandibula-quadratum ízület jól tanulmányozható a holotípus csontváz cranialis anyaga alapján. A glenoid mind anteroposterior, mind lateromedialis irányban 5-6 mm-rel szélesebb, mint a quadratum rombusz-alakú ízületi felszíne, mely megengedte a mandibula előre-hátra és oldalirányban történő mozgását és esetleges rotációját (19E ábra).

A fogakon látható kopási mintázat arra utal, hogy az alsó és felső fogak táplálékfeldolgozás közben találkoztak egymással, és az okklúzió rendkívül precíz és jól szabályzott volt. Az alsó fogak a felsőkhöz képest nem 180°-os, hanem kb. 150°-os szögben álltak, mely azt eredményezte, hogy amíg az alsó fogak labialis felszíne egy kiterjedt felületen enyhén konkáv felszínné kopott, addig a felső fogaknak döntően csak a hegye és a csipkézett, mesiodistalis carinai koptak, alacsony szögben. A felső fogak hegye, egyfajta törő eszközként, az alsó fogak enyhén konkáv, kopott felszínét érte, így vágva, aprítva a táplálékot (19F, G ábra). Az alsó fogak kopási felszínén megfigyelhető, alacsony szögű, mesiobasalis-apicodistalis irányban álló, sokszor görbült barázdák egyértelműen mutatják, hogy az alsó állkapocs záródása során a felső fogsorhoz képest hátrafelé is elmozdult. Az alsó fogakon látható, a korona hossz tengelyével párhuzamos barázdák viszont a mandibula egyszerű, vertikális irányú záródására utalnak. A fogazat, a fogsor lefutása, a fogak kopottsága és a rekonstruált izomzat alapján egy több fázisú, precíz állkapocszáródás és komplex táplálékfeldolgozás rekonstruálható:

A) Az állkapocszáródás fő komponense orthalis (a mandibula kizárólag felfelé mozdul, 19. B, C) volt, melyet a nagy arányban jelenlevő, a korona tengelyével párhuzamos, több milliméter hosszú (2-6 mm) barázdák támasztanak alá. Okklúzió ebben a fázisban az anterior fogak között is volt, bár ott ezek a barázdák rövidebbek (<2 mm), sok esetben tüskeszerűek. Ez a mechanizmus egyfajta precíz vágást eredményezett, mely a barázdák különböző hossza alapján sokkal erőteljesebb lehetett a hátsó, valamelyest nagyobb fogak esetében. Megfigyelhető, hogy az ötödik csontváz két alsó állkapcsa közül (MTM 2007.25.1 és MTM 2007.25.2) a jobb oldali példányon jóval erősebben kopottak a fogak (18A ábra). Ez talán azzal magyarázható, hogy inkább egyoldali, aszimmetrikus, mint szimmetrikus, egy időben történő kétoldali rágás zajlott, tehát amíg az egyik oldal aktívan dolgozott, rágással és okklúzióval, a másik oldalon nem volt okklúzió, bár a táplálék bizonyos fokú aprítása itt is történhetett.



19. ábra. A *Hungarosaurus* rágási ciklusa. **A**, a ciklus első lépéseként a mandibula kinyílik. **B**, a mandibula záródásának első fázisában a mandibula előretolódik. **C**, a mandibula bezáródása során az alsó és felső fogak találkoznak egymással. **D**, A mandibula tovább záródik vertikálisan miközben a külső záró izmok azt felfelé és hátrafelé húzzák, ekkor az alsó és felső fogak egy precíz vágási mechanizmus révén találkoznak egymással. **E**, A mandibula maximum 6 milliméteres anteroposterior irányú mozgásra volt képes a quadratum condylusához (pirossal) képest. **F**, a felső és alsó fogak találkozása distalis, **G**, labialis nézetben, miközben a mandibula felfelé és hátrafelé mozog. A kopási felületek sötétebb szürkével láthatók az alsó fogakon és világosszürkével láthatók a felső fogakon. A fekete szaggatott vonal mutatja az alsó fogak pozícióját. A piros keresztek és vonalak mutatják az alsó fogak útját a palinalis állkapocsmozgás során.

B) Az alsó és felső fogak egymáshoz viszonyított irányából és a fogsorok erőteljes vertikális és horizontális görbületéből következik, hogy a mandibulaknak némi mediolateralis elmozdulása vagy hossz tengely-menti rotációja is fellépett állkapocszáródás közben. Ez lehetővé tette az okklúziót mind a fogsor elején, mind a hátsó részén, mely során a fogak hajszálpontosan találkoztak egymással. Mintegy 5 mm-nyi szélességben a glenoid megengedte ezt a fajta elmozdulást, és feltehetően a jobb és bal dentale, továbbá a dentalek és a predentale közötti kapcsolat is mobilis volt. Bár utóbbi elem nem ismert a *Hungarosaurus*nál, a két dentale között a symphysis nem csontosodott el. Hasonló tulajdonságokat az észak-amerikai

Euoplocephalus is leírtak (Rybczynski és Vickaryous 2001). Amíg az orthalis záródás során mind a külső záróizmok, mind a pterygoideus izmok dolgoztak, az esetleges mediolateralis elmozdulást vagy hossztengely-menti rotációt a lateromedialis komponenssel rendelkező pterygoideus izmok végezték.

C) Az alacsony szögű, sok esetben görbült, 4-5 mm-es hosszú barázdák egyértelműen bizonyítják, hogy az orthalis záródás mellett a táplálékfeldolgozás második fázisában, az okklúzió közben, a mandibula jelentős mértékben hátrafelé is elmozdult, azaz palinalis mozgás is kimutatható (19C, D, G ábra). Minthogy ezek a barázdák sok esetben görbültek, ívesek, bizonyos, hogy az alsó fogak a felsőkhöz képest sokszor egyszerre felfelé és hátrafelé mozdultak el. A mandibula hátrafelé történő elmozdulásának anatómiai akadályai (pl. csonttaréj) nem voltak, és a glenoid is 5-6 mm-rel hosszabb, mint a quadratum condylusa. A barázdák iránya és a megnyúlt glenoid mellett a zománc-dentin átmenet morfológiája is alátámasztja a palinalis mozgás meglétét. Míg a zománc/dentin határ döntően sima az alsó fogak kopott felületeinek distalis részén, a mesialis és basalis oldalakon töredezett lépcsős, ami szintén mutatja, hogy az alsó fogak a felsőkhöz képest hátrafelé és felfelé mozdultak el.

A palinalis mozgásra utaló ferde barázdák jelen vannak mind az anterior, mind a posterior fogakon is, mely minden bizonnyal egy komplex folyamat eredménye. A fogsorok ugyanis jelentős, labialis oldalukon konkáv görbületet mutatnak a horizontális síkban, továbbá az alsó (elmozduló) fogsor medialisán helyezkedett el a felsőhöz képest. Ahhoz, hogy palinalis mozgás révén történt okklúzió legyen a posterior fogaknál, és az anterior fogak eközben ne ütközzenek egymással, a mandibulának feltehetően lateromedialisán el kellett tolódnia vagy el kellett fordulni, melyet a megnyúlt és széles glenoid is lehetővé tett (Ősi et al. elküldve). A mandibula hasonló kiegészítő mozgásait az *Euoplocephalus*-nál is rekonstruálták (Rybczynski és Vickaryous 2001).

Az Thyreophora dinoszauruszok között ezidáig csak az angliai *Scelidosaurust* (Barrett 2001) és az észak-amerikai *Euoplocephalust* (Rybczynski és Vickaryous 2001) vizsgálták az állkapocsmechanizmus és rágás szempontjából. Az *Scelidosaurus*-nál a *Hungarosaurus*-hoz hasonló kopási felületek láthatók, és a felső fogak kopott felülete itt is markánsan eltér az alsókétól, ám a barázdák csak vertikális irányúak, tehát okklúzió volt, de kizárólag orthalis mozgás történt. Ezt a rövid és precíz quadratum-articulare ízület is jól mutatja. Az ankylosaurid *Euoplocephalus*-nál kimutatták a palinalis mozgás lehetőségét, melyet az állkapocsízület felépítése is alátámaszt. A *Hungarosaurus*-szal szemben azonban itt a kopási felületek nem olyan egységesek a teljes fogsorban (pl. az AMNH 5405-ös példánynál), az in situ fogsorok esetében csak kb. minden harmadik fogon lehet erőteljes kopást detektálni. Előfordul, hogy két-

három erősen kopott fog ül az állkapocs posterior részén, ám az előttük található fogak alig, vagy egyáltalán nem kopottak. Ez talán arra is utalhat, hogy a *Hungarosaurus*hoz képest az észak-amerikai formánál valamelyest különböző módon történt a fogváltás. További eltérés, hogy nem mutattak ki az alsó és felső fogak kopása között komoly különbséget. Ezek arra utalnak, hogy bár okklúzió és a palinalis állkapocsmozgás mind az *Euoplocephalus*nál, mind a *Hungarosaurus*nál kialakult, a hazai forma hatékonyabb módon aprította táplálékát.

A *Hungarosaurus*nál dokumentált komplex állkapocsmechanizmus és táplálékfeldolgozás az első bizonyítéka az ilyen jellegű tulajdonságoknak az egykori északi féltekén és az Antarktison is elterjedt nodosaurid Ankylosauriak között. Ez egyben azt is sugallja, hogy a táplálék szájban történő feldolgozásának ilyen jellegű specializációja, más Archosauria csoportoknál tapasztaltakhoz hasonlóan (Ősi 2013), a Thyreophorak különböző kládjaiban konvergens módon kialakult (Ősi és Barrett 2013).

4.16. A kistermetű európai *Struthiosaurus*

4.16.1. Rendszerező őslénytan

Struthiosaurus Bunzel, 1870

cf. *Struthiosaurus* sp.

Leletanyag: jobb humerus (MTM PAL 2012.30.1) (Ősi és Prondvai 2013).

Leírás: A 21,5 cm hosszú felkarcsont anteroposterior irányban enyhén összenyomódott, de az epiphysisek mellett a csontfelszín részletei (pl. izomtapadási helyek) is kiválóan tanulmányozhatók (20A-C ábra). Az epiphysisek a diaphysishez képest lateromedialisan igen szélesek. A caput humeri széles, ovális alakú, és felszínét erőteljes árkok díszítik, melyeket minden bizonnyal egy porcos ízületi felszín borított. A deltopectoralis taréj jól fejlett, lateralisan széles és enyhén anterolateralis irányban áll. A medialis oldalon található bicipitalis taréj egyenes medialis peremmel húzódik a caput humeri distalis vonaláig, és ott hegyesen végződik. A humerus proximalis fele számos izomtapadási területet őriz. Ezek közül a legszembevetőbb egy 2 cm-es, ovális alakú, érdes felület a diaphysis posterior oldalán, mely Coombs (1978b) rekonstrukciója alapján a *Musculus teres major* tapadási felületének felel meg (20A, C ábra). Ettől közvetlenül lateralisan helyezkedik el egy markáns taréj, mely a *M. latissimus dorsi* tapadási felülete és egyben mutatja, hogy ennél a fajnál e két izom két, jól elkülönült felszínen tapadt. Ezek mellett egy erőteljes dudorszerű izomtapadási hely látható még a deltopectoralis taréj posterior felszínének lateroventralis részén, ahol a *M. scapulohumeralis anterior* rögzülhetett. Ebből a dudorból egy sekély, de jellegzetes taréj fut a

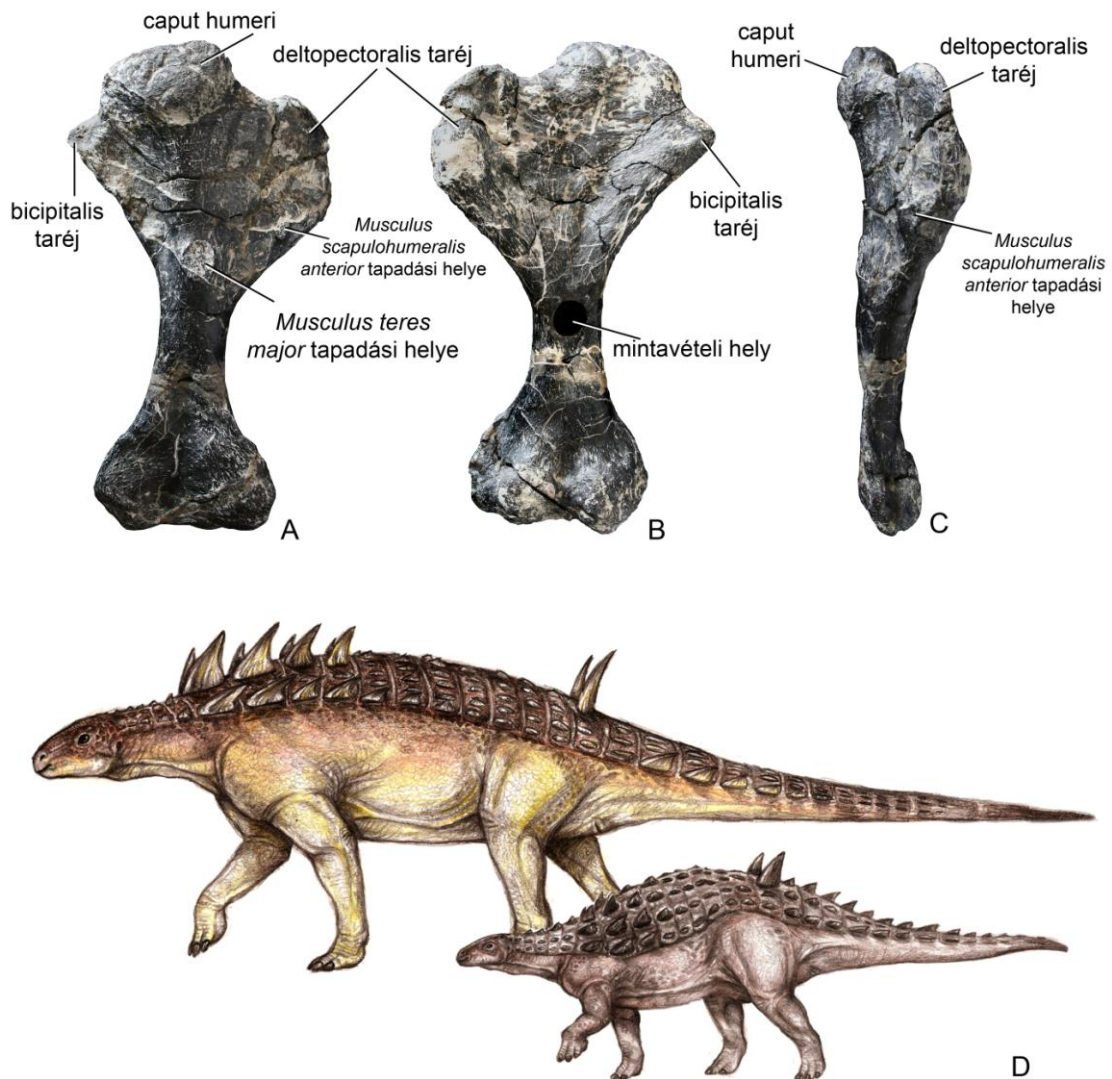
caput humeri irányába, mely a *M. triceps caput humerale laterale* eredési felszíne (Ősi és Prondvai 2013). A distalis epiphysis erősen kiszélesedik, a lateralis és medialis condylusok közel azonos méretűek, és anterior illetve distalis oldalon egy sekély árok választja el őket egymástól.

4.16.2. Diszkusszió

A humerus fontosabb csonttani jegyei alapján egyértelműen az Ankylosauriához sorolható, ám számos tekintetben eltér az Iharkútról régebb óta ismert *Hungarosaurus tormai* megnyúlt, filigrán felkarcsontjától, és sokkal inkább hasonlít a többi nodosaurid (pl. *Sauropelta edwardsi* Carpenter et al. [1995] vagy *Gastonia burgei* Kirkland [1998]) felkarcsontjára. Leginkább azonban a másik európai késő-kréta Ankylosauria, a *Struthiosaurus* felkarcsontjára emlékeztet, zömök megjelenésével és izomtapadási területeinek elhelyezkedésével. A *Struthiosaurus* típusanyagában található két töredékes humerusból (PIUW 2349/18, PIUW 2349/19) ugyan csak a diaphysis maradt meg, de a *Musculus teres major* szinte azonos formájú tapadási felülete, és az erősen szélesedő végek jól mutatják a hasonlóságot. Ugyanezen tulajdonságok alapján rokonítható a hazai lelet a dél-franciaországi maastrichti rétegekből előkerült, jó állapotú, *Struthiosaurus* sp.-ként leírt humerusszal (MC 512). Minthogy a *Hungarosaurus* humerusa több mint kétszer hosszabb az új humerusnál, felvetődhet a kérdés, hogy vajon nem egy juvenilis *Hungarosaurus* felkarcsontjáról van-e szó. A példányon elvégzett csontszövet-tani vizsgálatok azonban kimutatták, hogy az új humerus egy adult egyedhez tartozott; ezt a kifejllett, elcsontosodott epiphysisek és izomtapadási területek is alátámasztják (Ősi és Prondvai 2013).

A leleten látható tulajdonságok és a *Struthiosaurus*hoz sorolt leletekkel mutatott nagyfokú hasonlóság alapján a felkarcsont cf. *Struthiosaurus* sp.-ként került leírásra (Ősi és Prondvai 2013). Ezek alapján bizonyítást nyert, hogy két különböző páncélos dinoszaurusz is létezett az iharkúti gerinces faunában. A *Struthiosaurus*hoz sorolt felkarcsont mérete alapvetően megegyezik a többi *Struthiosaurus*éval, és egy kb. 2-2,5 méteres testhosszúságú, alapvetően rövid, zömök mellső végtagokkal rendelkező Ankylosauriara utal. Ezzel szemben a *Hungarosaurus* a 45,5 cm-es humerusával és az 1:1-es mellső-hátsó végtagarányával egy filigrán felépítésű, gyors mozgású, és testméretéhez képest hosszú lépéstávolságra képes forma volt 4-4,5 méteres testhosszal. A két iharkúti Ankylosauria eltérő testmérete, különböző testarányaik és testtartásuk, továbbá a feltételezett eltérő mozgásbeli képességük azt sejteti, hogy e két szimpatrikus faj eltérő életmódot folytatott, és talán eltérő környezetekben éltek. Utóbbi

elméletet látszik alátámasztani a két fajhoz sorolt leletek aránya is: amíg a *Hungarosaurus*ból számos részleges csontváz és sok száz izolált csont ismert, a *Struthiosaurus* csak néhány csont képviseli. Ez az arány minden bizonnyal eltolódna a *Struthiosaurus* irányába, ha a rengeteg Ankylosauriahoz sorolt, pontosabban nem meghatározható borda, páncélelem, csigolya és végtagcsont pontos taxonómiai azonosítást nyerne, azonban – már csak a csontok méretéből ítélve is –, a *Hungarosaurus* leletei jóval gyakoribbak.



20. ábra. Cf. *Struthiosaurus* sp. felkarcsont (MTM PAL 2012.30.1) a felső-kréta Csehbányai Formációból (Iharkút, Bakony). **A**, posterior nézet. **B**, anterior nézet. **C**, lateralis nézet. (Ősi és Prondvai 2013 nyomán módosítva). **D**, A nagytestű *Hungarosaurus* és a kisebb *Struthiosaurus* összehasonlítása (a rajzot Pecsics Tibor készítette).

Az iharkúti leletegyüttes tehát Európában elsőként szolgáltatott bizonyítékot arra nézve, hogy egy késő-kréta kontinentális gerinces faunában kétféle Ankylosauria dinoszaurusz élt. Továbbá az iharkúti *Struthiosaurus* lelet jelenti a genus legkorábbi előfordulását. Ez felfrissíti azt a korábbi elméletet (Seeley 1881), miszerint az európai késő-kréta Ankylosauriak egy sokkal diverzebb csoportot képviseltek, mint azt a rendkívül töredékes leletanyag alapján gondolhatnánk. Az ausztriai kora-campani Muthmannsdorf szenes, Gosau rétegeiből előkerült csontanyag jelentős része Ankylosauriakhoz tartozik, melynek egyik első, részletes vizsgálata során Seeley (1881) két különböző genust különített el. Egy töredékes basicranium alapján már ismerte a *Struthiosaurus austriacus* (Bunzel 1870), és a postcranialis anyag alapján definiálta a *Crataeomus* genust és két fajtát, *C. pawlowitschii* és *C. lepidophorus* néven. A későbbi vizsgálatok (pl. Pereda-Suberbiola és Galton 1992, 1994, 2001) azonban kimutatták, hogy az ausztriai páncélos dinoszaurusz anyag túlságosan töredékes ahhoz, hogy diagnosztikus karakterekkel is meg lehessen erősíteni a *Crataeomus* két fajának érvényességét, így jelen pillanatban e két faj nomen dubiumként kezelendő (Vickaryous et al. 2004). Az ausztriai leletek között azonban egyértelműen felismerhető egy morfológiai variabilitás, mely, ha nem is bizonyítja, de sejteti a különböző taxonok jelenlétét (Ősi és Prondvai 2013).

Megjegyzendő, hogy a cf. *Struthiosaurus* sp.-ként azonosított humerus (számos más gerinces lelettel együtt, pl. Ankylosauria és teknős páncélelemek, krokodilállkapocs) nem az iharkúti lelőhely dél-délkeleti részén található, leggazdagabb, ún. Szál-6-os rétegekből, hanem a bányagödör nyugati részén, a bányató feletti rétegekből került elő. Bár ezek az újonnan beazonosított, csonttartalmú rétegek litológiaiilag igen hasonlóak a Szál-6-os rétegekhez, a Földolomit Formáció/Csehbányai Formáció határhoz viszonyítva, úgy tűnik, néhány méterrel mélyebben húzódnak, mint a Szál-6-os rétegek. Bár a két csonttartalmú réteg között érdemi korkülönbség nem mutatható ki, felvetődik a gondolat, hogy Iharkúton a *Struthiosaurus* és a *Hungarosaurus* nem éltek egy időben. Ahogy ezt, úgy az ellenkezőjét sem tudjuk bizonyítani egyértelműen.

Az iharkúti leletanyagban található egy Ankylosauria synsacrum töredék, mely a sacralis csigolyák előtti összeforrt lumbalis csigolyákat és az összeforrt neuralis ív anterior részét őrizte meg. Jellemző rá, hogy dorsoventralisan erősebben hajlik, mint a *Hungarosaurus* synsacruma és a csigolyák méretben fele akkorák, mint a *Hungarosaurus*nál. Bár a leletből csontszöveti metszetek még nem készültek, a csigolyák teljes mértékű összeforrottsága arra utal, hogy nem juvenilis, hanem inkább subadult-adult egyedtől származik. Ebben az esetben jó eséllyel a másik, kistermetű (*Struthiosaurus*) taxonhoz tartozhatott. Ha ez bebizonyosodik, akkor a két szimpatrikus Ankylosauria faj iharkúti jelenlétét biztosabban állíthatjuk.

4.17. A hazai Ornithopoda dinoszaurusz*4.17.1. Rendszerező őslénytan*

Ornithopoda Marsh, 1881

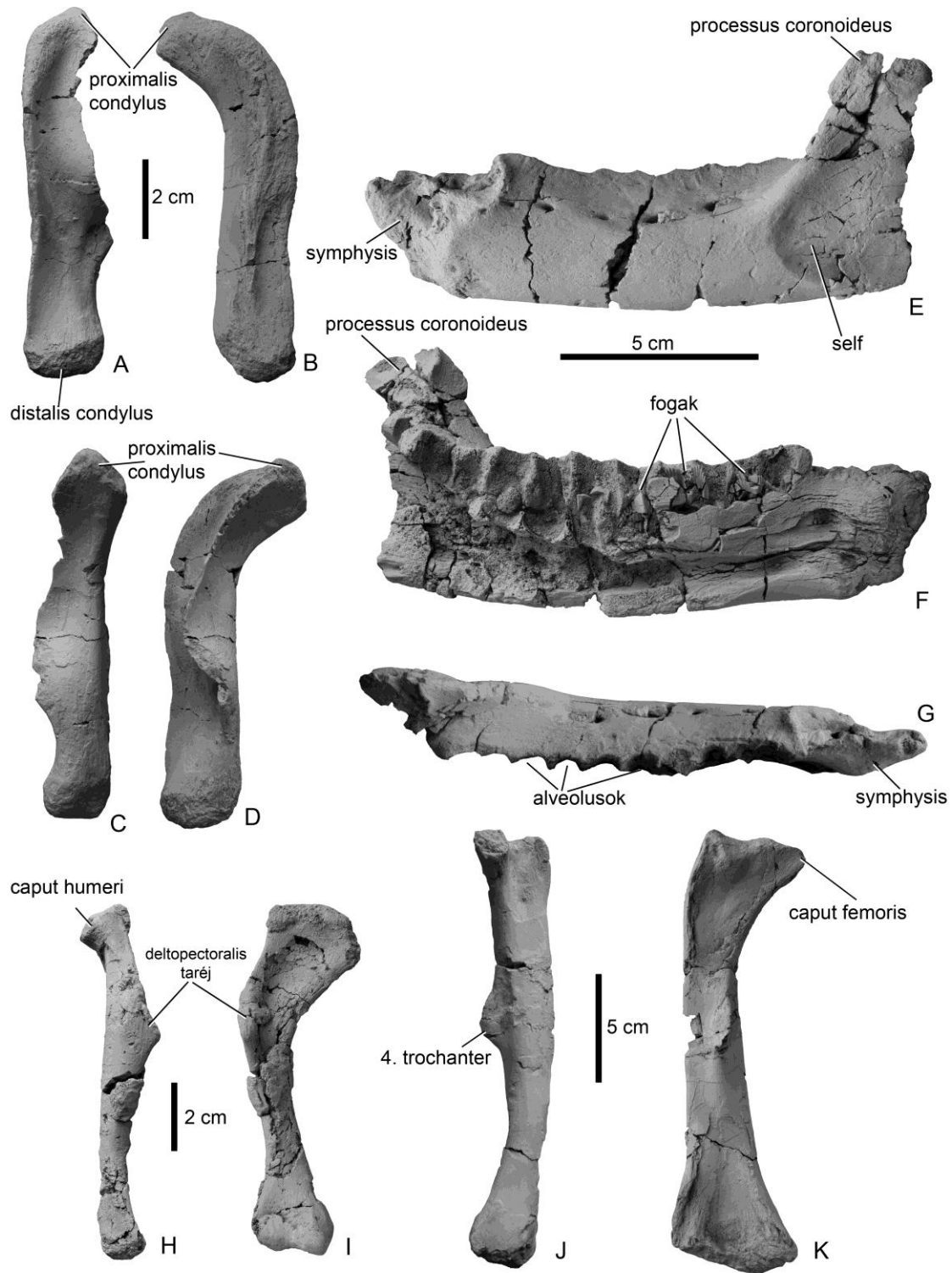
Rhabdodontidae Weishampel, Jianu, Csiki & Norman, 2003

Mochlodon Seeley, 1881

Mochlodon vorosi Ősi, Prondvai, Butler és Weishampel, 2012

Leletanyag: Teljes bal dentale fogakkal (holotípus, MTM V 2010.105.1), bal postorbitale (MTM 2012.14.1), négy frontale (MTM PAL 2013.45.1), két jobb quadratum (MTM V 2010.110.1, V 2010.111.1), négy nasale (PAL 2013.45.1), két bal (MTM V 2010.105.1, 2012.15.1) és két jobb (MTM V 2010.107.1, V 2010.109.1) dentale, hat töredékes dentale (MTM V 2010 106.1, V 2010 107.1, V 2010 108.1, V 2010 109.1, V 2010.112.1, 2012.16.1), 15 felső állkapocsbeli (maxillaris) és 23 alsó állkapocsbeli fog (MTM V 2000.01, V 2000.32, V 2000.33, V 2003.10, V 01.161, V 2003.14,–V.2003.16, V 01.64, 2012.17.1, 2012.18.1), izolált nyaki (MTM 2012.19.1), háti (MTM 2010.118.1) és farki csigolyák (MTM 2012.20.1, 2012.21.1, PAL 2013.43.1), csaknem teljes sacrum (MTM V 2010.121.1), két coracoideum (MTM V 01.53, V 2010.122.1, V 2010.123.1), egy töredékes scapula (MTM 2012.22.1), egy töredékes (MTM 2012.23.1) és egy teljes humerus (MTM V 2010.128.1), egy teljes ulna (MTM 2012.24.1), két csaknem teljes femur (MTM V 01.225, V 2010.126.1), egy töredékes femur (MTM 2012.25.1), egy teljes tibia (MTM V 2010.127.1), két töredékes tibia (MTM V 01.101, 2012.26.1), két ujjperc (MTM 2012.27.1, 2012.28.1), utolsó ujjperc (PAL 2013.44.1) (Ősi et al. 2012b).

Leírás: E kistermetű Ornithopoda dinoszaurusz csontvázából, a medencét leszámítva, minden fontosabb régió ismert. A *Mochlodon vorosi* különbözik az ausztriai Muthmannsdorf alsó-campani Gosau rétegeiből ismert *Mochlodon suessitől* és minden más rhabdodontid fajtól abban, hogy a dentale posterior részének lateralis felszínén, a processus coronoideus alatt, egy erőteljes, széles mélyedés látható. Továbbá a dentale anterior hegye nem anteroventralis irányba mutat, ahogy a *M. suessinél*, hanem anterior irányba, és így a symphysealis régió dorsalis része vízszintes és közel egy síkban van az alveolusokkal (21E-G ábra). A symphysis régió dorsalis részén található egy erőteljes, mély árok, melyet posterior oldalon egy merőleges,

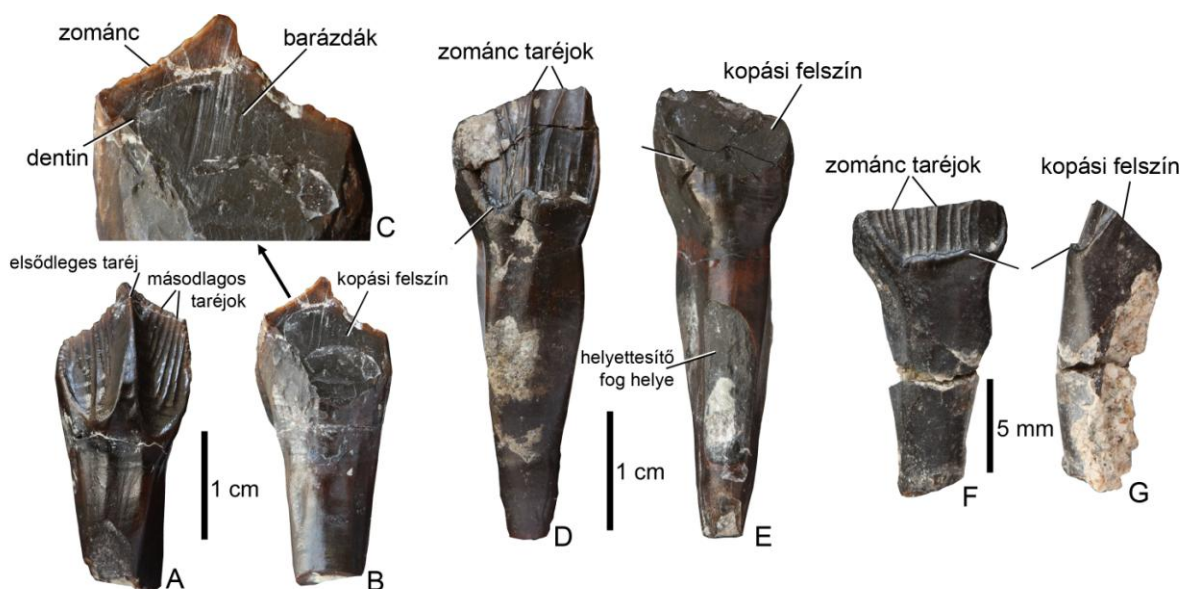


21. ábra. *Mochlodon vorosi* maradványok a felső-kréta Csehbányai Formációból (Iharkút, Bakony). **A**, jobb quadratum (MTM V 2010.111.1) anterior, **B**, lateralis, **C**, posterior, **D**, medialis nézetben. **E**, bal dentale (MTM V 2010.105.1) lateralis, **F**, medialis, **G**, dorsalis nézetben. **H**, jobb humerus (MTM V 2010.128.1) lateralis, **I**, anterior nézetben. **J**, bal femur (MTM V 01.225) medialis, **K**, posterior nézetben. (Ősi et al. 2012b nyomán módosítva).

enyhén lekerekített csontperem határol, mely egyben el is választja ezt a részt az első alveolustól.

A *Mochlodon vorosi* jól elkülöníthető az erdélyi *Zalmoxestől* és a nyugat-európai *Rhabdodontól* részben a quadratum, részben a dentale tulajdonságai alapján (a *M. suessi* quadratuma nem ismert). Amíg a hazai faj quadratumának proximalis fele erősen hajlik posterior irányban (kb. 60°-ban a függőlegeshez viszonyítva, 21B, D ábra) a *Zalmoxes robustus*-nál ez a szög kb. 45°, a *Zalmoxes shqiperorum*-nál kb. 20° és a *Rhabdodon*-nál kb. 25°. A *M. vorosi* dentaleja több szempontból is különbözik a *Zalmoxes* és *Rhabdodon* dentalejától. Ezek a különbségek elsősorban a symphysis régió részleteiben mutatkoznak meg (Ősi et al. 2012b).

A fogak a leggyakoribb rhabdodontid leletnek számítanak Iharkúton, és a többi rhabdodontid fogazatához hasonlóan az alsó és felső fogak itt is jól elkülöníthetők: amíg a felső (maxillaris) fogak labialis felszínükön számos, nagyjából azonos méretű, egymással párhuzamos, zománcal borított bordát viselnek, addig a mandibularis fogak lingualis felszínét egy erőteljes taréjszerű barázda osztja két részre. Ettől mind mesialisan, mind labialisan húzódnak egymással közel párhuzamos, sekély bordák (22. ábra).



22. ábra. *Mochlodon vorosi* fogak a felső-kréta Csehbányai Formációból. **A**, alsó állkapocsbeli fog (MTM 2012.18.1) lingualis, **B**, labialis nézetben. **C**, alsó állkapocsbeli fog (MTM 2012.18.1) kopási felszínének részletei a közel vertikális irányú barázdákkal. **D**, maxillaris fog (MTM 2012.17.1) labialis, **E**, lingualis nézetben. **F**, maxillaris fog (MTM 2012.17.1) labialis, **G**, mesialis nézetben. (Ősi et al. 2012b nyomán módosítva).

A fogakra jellemző, hogy a korona mindegyik oldala zománccal borított, mely az alsókon labialisan, a felsőkön lingualisan vastagabb. A felső fogak lingualis, az alsók labialis oldalukon általában erősen kopottak. A felső fogakon a kopási felület kezdetben $65\text{--}70^\circ$ -ot zár be a vízszinteshez képest, erősebben kopott fogaknál ez a szög $35\text{--}45^\circ$, tehát az okklúzió során a rágási felület folyamatosan változott. Minthogy egy fog két másik szemközti foggal találkozott okklúzió során (Weishampel et al. 2003), a kopási felület két fazettából áll, melyek erőteljes kopás esetén teljesen eggyé váltak. A *Mochlodon vorosi* fogainak kopási felületén látható barázdák közel függőlegesek (22C ábra), tehát a *Zalmoxes*hez hasonlóan az alsó álkapocs orthalisán mozgott.

A gerincoszlopot csak néhány, legtöbbször töredékes, enyhén amphicoel csigolya képviseli, melyek alapvető morfológiájukban megegyeznek a többi rhabdodontid dinoszauruszéval. A mellső függesztőövben a coracoideum és a scapula, feltehetően az idősebb egyedeknél, részlegesen összenőtt. Amíg a coracoideum közel hasonló a *Rhabdodon* és *Zalmoxes* coracoideumához, a scapula igen különböző a *Rhabdodon*éhoz képest; utóbbinál a scapula egy rövid és széles csont, ami a distalis végén baltaszerűen kiszélesedik, a *Mochlodon*é és a *Zalmoxes*é viszont jóval keskenyebb, és a distalis rész nem szélesedik ki.

A mellső végtag a többi Ornithopodához hasonlóan rövidebb és filigránabb, mint a hátsó végtag. A humerus proximalis egyharmada $35\text{--}37^\circ$ -os szögben görbül medialisán (22H, I ábra); ez az érték $10\text{--}12^\circ$ a *Rhabdodon*nál, $8\text{--}27^\circ$ a *Zalmoxes shqiperorum*nál és $22\text{--}35^\circ$ *Z. robustus*nál. Az ulna egy vékony, enyhén hajlott csont igen erőteljes olecranon nyúlvánnyal. A csont distalis vége dorsoventralisan magasabb, mint széles, és enyhén ventralis irányba hajlik. A femur egy robusztus, anteroposterior irányban enyhén hajló csont (22J, K ábra). A proximalis epiphysis jól fejlett, a caput femoris egy anteroposterior irányban lapított nyakkal kapcsolódik az epiphysishez. A negyedik trochanter jól fejlett, distalisán egyre magasabb, és kb. a csont felének vonalában ér véget, ugyanakkor nincs olyan erőteljes distalis nyúlványa, mint pl. az angliai kora-kréta *Hypsilophodon* esetében (Galton 1974). Több izomtapadási terület látható a femuron, melyek közül a legmarkánsabb a negyedik trochantertől medialisán található. Ez az érdes felület a *Musculus caudi-femoralis longus* tapadási területe volt (Galton 1969).

4.17.2. Diskusszió

1) Rokonsági kapcsolatok. Az egyetlen, diagnosztikus jegyeket hordozó csont, mely mind a *Mochlodon suessi*, mind a *Rhabdodon* és *Zalmoxes* két-két faja (*R. priscus* - *R. septimanicus* és *Z. shqiperorum* - *Z. robustus*) esetében ismert, a dentale. Az összehasonlító csonttani vizsgálatok alapján a hazai rhabdodontid dentaleja az ausztriai *M. suessi* dentalejához hasonlít

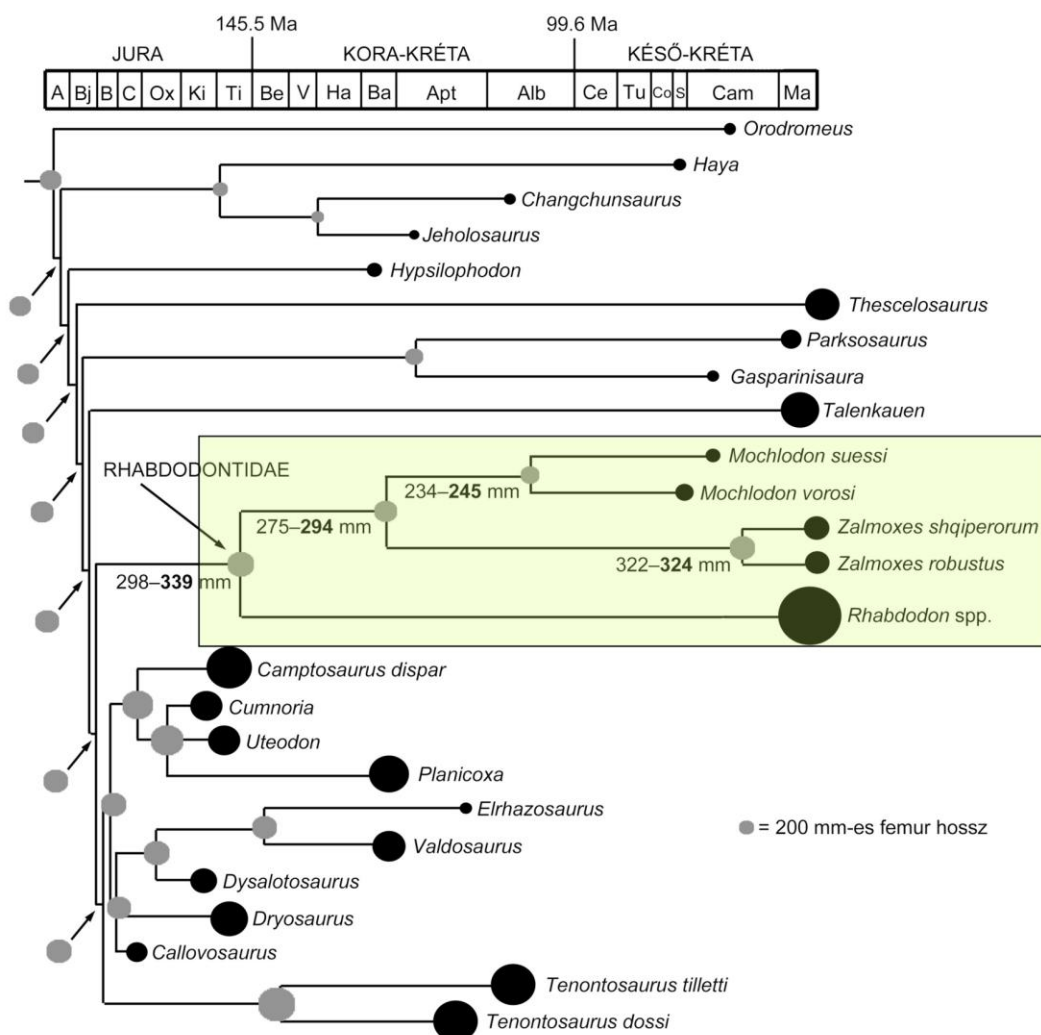
leginkább. A *Zalmoxesszel* és *Rhabdodon*nal összehasonlítva pedig nem csak a dentale, hanem a quadratum, a scapula és egyéb postcranialis elemek tekintetében is fontos különbségek adódnak. Ez alapján a hazai leleteket besoroltuk a korábban nomen dubiumként kezelt (lásd Weishampel et al. 2003) *Mochlodon* genusba, és új diagnózist adtunk a genusnak. A dentalen kimutatható apró eltérések miatt azonban a hazai rhabdodontidot új, a *Mochlodon vorosi* fajnévvel illettük (Ősi et al. 2012b). Az ausztriai anyaggal való közeli rokonságot támasztja alá az ősföldrajzi és korbéli közelség is: a Muthmannsdorfnál feltárt, szenes, Gosau rétegek a Keleti-Alpok részeként a késő-krétában igen közel voltak a Dunántúli-középhegységhez, tektonikailag gyakorlatilag egy egység részeit képezték (Kázmér és Kovács, 1985, Dercourt et al. 2000; Csontos és Vörös 2004). Továbbá a santoni iharkúti fauna csak kb. 2–2,5 millió évvel létezett korábban a kora-campani ausztriainál.

A *Mochlodon voros*ivel kiegészített, Ornithopodakra elkészített kladisztikai analízis megerősítette a Rhabdodontidae család monofiletikusságát, mely alapján a Rhabdodontidaek testvércsoportja az (Ankylopollexia+Dryosauridae)+*Tenontosaurus* klád (Ősi et al. 2012b, 23. ábra).

2) Testméret-evolúció. Az iharkúti *Mochlodon* anyag csontszövettani vizsgálatai nyomán a többi rhabdodontid faj csontszövettani elemzésére is sor került. Ennek segítségével a végtagcsontok mérete és ontogenetikai státusza alapján rekonstruálni lehetett, hogy a *Mochlodon* fajok esetében a felnőtt egyedek testhossza közel azonos volt és nem haladta meg az 1,6-1,8 métert. Míg a *Zalmoxes*nél a felnőtt testhossz kb. 2,5 méter körül mozgott, tehát valamivel nagyobb volt, mint a *Mochlodon*, a nyugat-európai *Rhabdodon* kifejlett egyedei 5-6 méteresre is megnöttek. Ez egyértelműen mutatja, hogy komoly méretbeli különbség létezett a nyugat- és kelet-európai rhabdodontid kládok között (lásd 4.2.6. fejezet).

A kladisztikai analízis eredményét felhasználva, és ismerve a legfontosabb Ornithopoda genusok igazolt/feltételezett adult példányainak combcsonthosszát, nyomon követhető a csoport testméret-evolúciója (23. ábra). A combcsontméreteket a kapott törzsfán megjelenítve (Mesquite 2.75 program használatával a súlyozott, négyzetes parszimónia elvét követve) látható, hogy az Ornithopoda klád basalis formáira jellemző átlag combcsonthossz 280–340 mm körül mozoghatott. A Rhabdodontidae család ősi állapotára 340 mm-es érték adódott, ami igen közel esik a *Zalmoxes* subadult példányokra kapott 320–333 mm-es értékéhez (23. ábra). A *Rhabdodon* adult példányainál viszont 820 mm a combcsont hossza, mely igencsak eltér a többi rhabdodontidétól. A nagyméretű *Rhabdodon*nal összehasonlítva több korábbi munka (pl. Benton et al. 2010, Weishampel és Jianu 2011) tárgyalta, hogy a maastrichti idején létezett

Hátszeg-szigeten (Csiki és Grigorescu 2007), a *Magyarosaurus dacus*hoz hasonlóan (Stein et al. 2010), a *Zalmoxes* is autapomorf nanizmus révén törpenövésű dinoszaurusz lehetett.



23. ábra. Az Ornithopoda dinoszauruszok törzsfája a végtaxonoknál mért és az egyes kládokra kalkulált femurhosszokkal (Ősi et al. 2012b nyomán módosítva). Zölddel az Európára nézve endemikus Rhabdodontidae család.

A combcsonthosszak alapján rekonstruált testméret-evolúció lehetséges forgatókönyvei közül azonban sokkal valószínűbb, hogy a *Zalmoxes* 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. Bár a *Mochlodon* fajoknál rekonstruált femur hossz 159–218 mm között mozog, ez nem

különbözik olyan mértékben a klád ősi állapotára jellemző 234–245 mm-es hosszról, hogy a *Mochlodon*-nál egyértelműen kijelenthesük az autapomorf nanizmus jelenlétét. A *Mochlodon*–*Zalmoxes* klád felé vezető ágon szintén minimális a méretcsökkenés, ami alapján ebben a kládban sem támasztható alá a nanizmus kialakulása (Ősi et al. 2012b:fig. 14).

4.18. Az első európai *Ceratopsia* dinoszauruszok

4.18.1. Rendszerező őslénytan

Ceratopsia Marsh, 1890

Coronosauria Sereno, 1986

Ajkaceratops Ősi, Butler és Weishampel, 2010

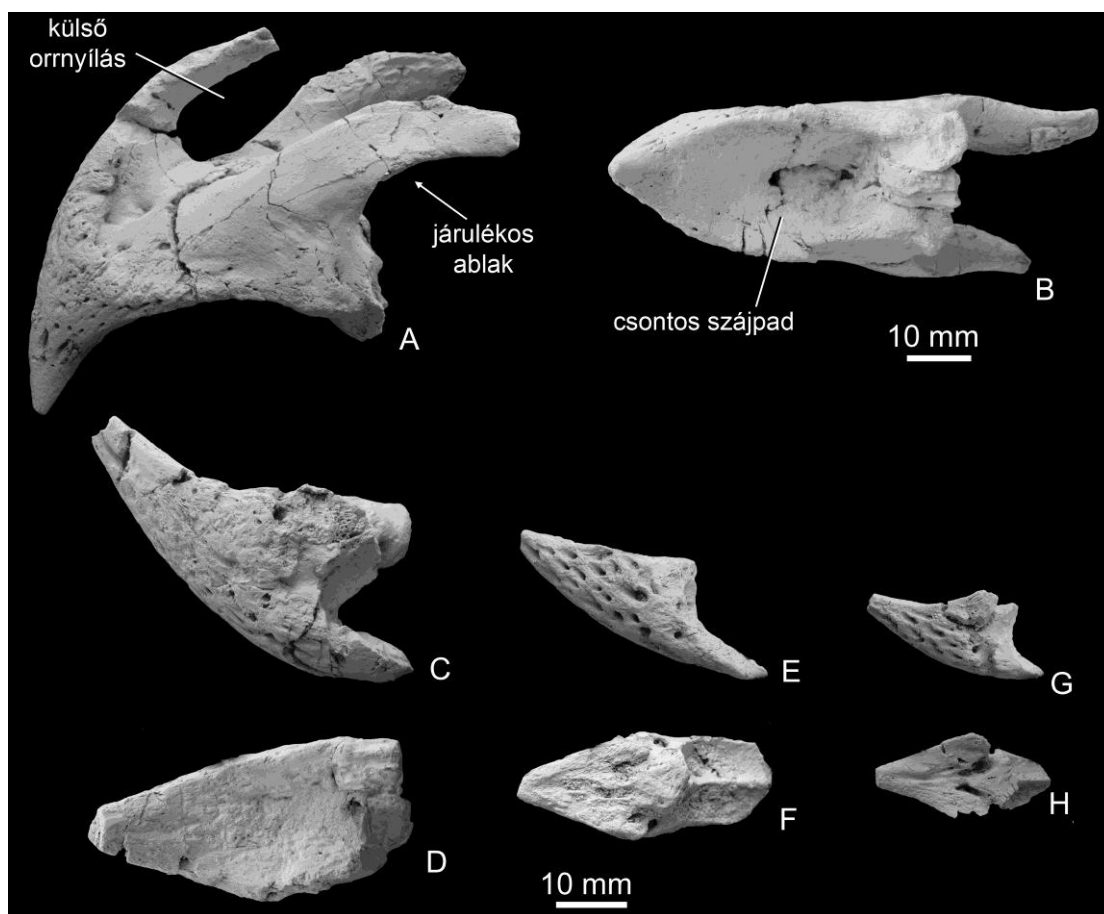
Ajkaceratops kozmai Ősi, Butler és Weishampel, 2010

Leletanyag: rostrum anterior része (holotípus: rostralis csont, bal és jobb premaxilla, MTM V2009.192.1), négy darab predentale (MTM V2009.193.1, V2009.194.1, V2009.195.1, V2009.196.1).

Leírás: A 7 cm-es rostrum töredék igen jó állapotban, az eredeti arányokat megtartva őrződött meg. A kizárólag a *Ceratopsia*-kra jellemző rostralis csont és a bal és jobb premaxilla teljesen összeforrt, csak a két premaxilla nasale felé mutató nyúlványa között látható varratvonal. A rostralis csont, egy papagájcsőrhöz hasonlóan, ventralis irányban erősen kihegyesedik (24A, B ábra), hasonlóan a Közép-Ázsiából ismert *Archaeoceratops oshimai* (You és Dodson 2003), *Protoceratops andrewsi* (You és Dodson 2004) és *Magnirostris dodsoni* (You és Dong 2003) fajokhoz. Külső felszíne egyenetlen, kisebb-nagyobb lyukakkal díszített, mely arra utal, hogy erekkel jól átjárt területről van szó, melyet feltehetően egy erős szarukáva borított. A rostralis csont lateralis nyúlványai a premaxilla ventralis peremének feléig kinyúlnak és egyenetlen felszínűek. A nares externalet a premaxilla határolja, melynek anteroventralis pereme egy kiterjedt selfként egész közel ér a rostrum ventralis pereméig. A rostralis csont a premaxilla medialis részével együtt egy masszív és erősen konkáv másodlagos csontos szájpado formát, melynek lateralis pereme éles. A premaxilla hátsó részén található egy posterodorsalisan induló, majd horizontális síkba hajló, erőteljes, lapított nyúlvány, mely felülről határolja a premaxilla-maxilla közti járulékos ablakot. Ebből kiderül, hogy a nasale nem vett részt ennek az ablaknak a határolásban, hasonlóan a *Bagaceratops*-nál és *Magnirostris*-nál látottakhoz (Ősi et al. 2010c).

A rostrum töredék mellett ismert még négy predentale is, melyek háromszög alakúak, anterior irányban hegyesek és dorsalis felszínük enyhén konkáv. Külső felszínük apró

lyukakkal erősen díszített. Laterodorsalis peremük éles és a posteroventralis nyúlvány széles és nem osztott (24C-H ábra).



24. ábra. Az *Ajkaceratops kozmai* megőrződött csontjai a felső-kréta Csehbányai Formációból (Iharkút, Bakony) (Ősi et al. 2010c után módosítva). **A**, rostralis csont és a jobb és bal premaxilla (MTM V 2009.192.1) lateralis, **B**, ventralis nézetben. **C**, predentale (MTM V 2009.193.1) lateralis, **D**, dorsalis nézetben. **E**, predentale (MTM V2009.194.1) lateralis, **F**, dorsalis nézetben. **G**, predentale (MTM V2009.195.1) lateralis, **H**, dorsalis nézetben.

4.18.2. Diskusszió

A premaxilla–maxilla közti járulékos ablak (az antorbitalis fenestra előtti ablak, 24A ábra) nem csak a közép-ázsiai basalis Coronosauriáknál és az *Ajkaceratops*nál jelenik meg, hanem az észak-amerikai *Zuniceratops*nál és néhány basalis Chasmosaurinae és Centrosaurinae fajnál is (Kirkland és DeBlieux 2010, Wolfe et al. 2007). Itt azonban a járulékos ablakot minden esetben a nasale határolja dorsalisán, és az ablak a koponya méretéhez képest sokkal kisebb és dorsalisabb pozícióban helyezkedik el. Feltehetően a járulékos ablak a Ceratopsiak esetében

többször, konvergens módon megjelent (Ősi et al. 2010c). A premaxilla–maxilla közti járulékos ablak azonban nem csak a Ceratopsiaknál, de a primitív Saurischia *Herrerasaurus ischigualastensis*-nél (Langer 2004), a *Hypsilophodon foxii* Ornithopoda és *Allosaurus fragilis* Theropoda dinoszauruszoknál (Witmer 1997), a rauisuchid *Postosuchus kirkpatricki*-nél és az *Araripesuchus gomesii* krokodilnál (Witmer 1997) sőt, a kora-jura *Dorygnathus pterosaur*-nál (Ősi et al. 2010d) is megjelenik. E járulékos ablak és a mögötte található nyílás része lehetett vagy összeköttetésben állt az orrjáráttal, esetlegesen az antorbitalis üreggel, mely utóbbi esetében az Archosauriaknál bizonyítást nyert, hogy az alapvetően a koponya könnyítésében és annak pneumatizációjában játszik szerepet (Witmer 1997).

Az *Ajkaceratops* koponya- és állkapocseleteinek felfedezésével felmerül a kérdés, hogy az iharkúti leletek közt előfordulnak-e növényevő faj fogai. Minden állkapocselettel képviselt Ceratopsia dinoszaurusz esetében bizonyított, hogy fogakat viselt. A primitív Ceratopsiak fogai azonban rendkívül hasonlóak a Rhabdodontidae Ornithopoda dinoszauruszok alsó állkapocsbeli fogaihoz: a korona levélszerű, közepén egy erőteljes taréjjal, mely a korona rágófelszínnel átellenes oldalát két részre osztja és ezeken a felszíneken egymással közel párhuzamos, hosszanti barázdák futnak. Az ilyen típusú fogakat korábban a Rhabdodontidae családba soroltuk, de jó eséllyel egy részük az *Ajkaceratops*-hoz tartozott. Úgy tűnik, az egyetlen esély arra vonatkozóan, hogy a két csoport fogait elkülönítsük, a kopási felszín részleteiben rejlik. A kopott felszínen található, ívesen hajló barázdák alapján Varriale (2012) a közép-ázsiai basalis Coronosauriak (pl. *Bagaceratops*, *Magnirostris*, *Protoceratops*) esetében kimutatta a palinalis állkapocsmozgás egy változatát, mely során az állkapocszáródáskor a mandibula hátrafelé és fölfelé mozgott. A rokonsági kapcsolatok alapján feltételezhető, hogy az *Ajkaceratops* esetében is létezett ez a fajta állkapocszáródás. A Rhabdodontidae fogakon azonban csak a korona tengelyével párhuzamos, közel vertikális irányú barázdák láthatók, mely kizárja a palinalis mozgást és döntően orthalis záródásra utal. A jövőbeni kutatások egyik célja tehát az, hogy az európai rhabdodontid (*Rhabdodon*, *Zalmoxes*) fogak kopását megvizsgálva esetleges Ceratopsia dinoszauruszok jelenlétét más faunákban (pl. Erdély, Dél-Franciaország) is kimutassuk.

Az *Ajkaceratops* koponya- és predentale leleteit összehasonlítva más Ceratopsiakéval kitűnik, hogy a hazai forma volt az egyik legkisebb testű a csoportban. Bár csontszöveti vizsgálatok még egyik iharkúti maradványból sem készültek, a rostralis csont erőteljes díszítettsége és a csontok közötti szutúrák majdnem teljes hiánya arra utal, hogy ontogenetikailag kifejlett egyeddel van dolgunk. Ezt a hipotézist az is alátámasztja, hogy a két legnagyobb, közel azonos méretű predentale közül az egyiknél a dentale anterior töredéke azzal összezsugorodva megőrződött. Ezek a legnagyobb predentalék méretben illenek a megtalált

dc_809_13

rostrumtöredék méretéhez. A leletek alapján az *Ajkaceratops* kb. 1 méteres testhosszúságú lehetett. Az azonban nem eldönthető, hogy a hazai forma kis mérete összefügg-e az elszigetelt fejlődéssel, és így esetleg törpenövésű formával van dolgunk, vagy már az *Ajkaceratops* ősei is hasonlóan kisméretűek voltak. Remélhetőleg a jövőben felfedezett újabb iharkúti fossziliák és azok vizsgálata erre a kérdésre is választ ad majd.

5. AZ IHARKÚTI ARCHOSAURIA FAUNA PALEOBIOGEOGRÁFIAI ASPEKTUSAI

5.1. Paleogeográfiai háttér

Egy szigetvilágban, mint amilyen Európa volt a mezozoikum jelentős részében (25B ábra), a kontinentális gerinces faunák ősszállatföldrajzi aspektusainak vizsgálatánál elengedhetetlen tudni, hogy a vizsgált időben és térben egymáshoz képest hol és mennyi időn keresztül léteztek és milyen kiterjedésűek voltak a szárazföldek. Az iharkúti fauna kapcsán a késő-krétában létezett ősföldrajzi helyzet a fontos, azon belül is leginkább a santoni–maastrichti intervallum, minthogy nagyon kevés cenomán leletanyag ismert (pl. Vullo et al. 2007, Vullo és Neraudeau 2008, Fejfar et al. 2005), turon–coniaci maradványokat pedig csak néhány izolált csont formájában dokumentáltak (Buffetaut et al. 1991). Bár az ősföldrajzi rekonstrukciók szerint (pl. Smith et al. 1994, Hay et al. 1999, Dercourt et al. 2000, Blakey 2001) a késő-krétában Európa legnagyobb szárazulata északon, a mai Skandinávia–Északnyugat-Oroszország területén volt, a kontinentális gerinces leletanyag döntő többsége Európa déli részén, a Nyugat-Tethys északi peremvidékén, egy tektonikailag sokkal mozgalmasabb környezetben halmozódott fel (Buffetaut és Le Loeuff 1991, Weishampel et al. 2004).

A földtani adatok és a leletanyag (Le Loeuff 1991) alapján tudjuk, hogy a késő-kréta második felében Nyugat-Európában az Ibériai-lemezen (mai Portugália, Spanyolország keleti és északi része), továbbá az európai kontinens délnyugati részén (mai Közép- és Dél-Franciaország) léteztek szárazulatok, ahonnan, főként campani–maastrichti rétegekből, gazdag leletanyag került elő (Pereda-Suberbiola 2009). Ezek a szárazulatok, avagy „Nyugat-európai-szigetek” közel voltak egymáshoz (25B ábra), néha talán össze is kapcsolódtak egymással, és a faunáik is igen hasonlóak (Buffetaut és Le Loeuff 1991, Allain és Pereda-Suberbiola 2003, Antunes és Mateus 2003).

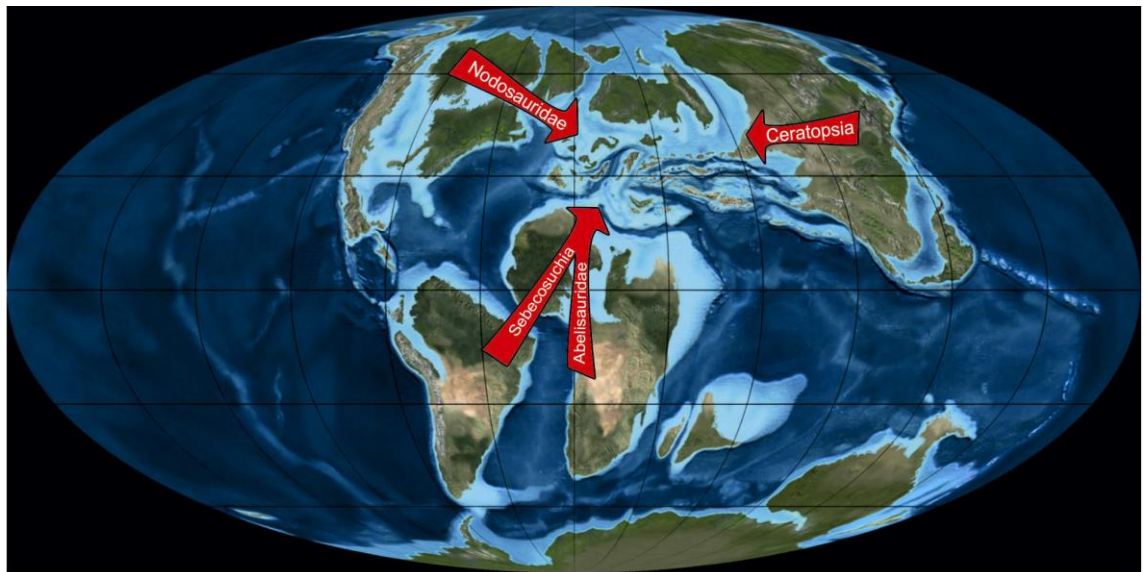
Ettől keletre helyezkedett el a Nyugat-Tethys északi peremvidékének egyik tektonikailag meghatározó eleme, az Apuliai-mikrolemez, mely Afrika és Európa között lassan észak felé mozgott. A késő-kréta idején az Apuliai-mikrolemezt északról, nyugatról és délről többségében óceáni kéreggel rendelkező, viszonylag keskeny, mélytengeri területek határolták (Csontos és Vörös 2004), de a mikrolemez területének jó részét is sekélytenger borította (Dercourt et al. 2000, Dalla Vecchia 2002, Nicosia et al. 2007). A mikrolemez részeként, annak északi csücskét alkotta az Alcapa blokk, benne a Dunántúli-középhegységgel szoros egységben a mai dél- és kelet-alpi területekkel (Csontos és Vörös 2004). Ez az északi szeglet igen közel volt az európai kontinens déli pereméhez, az itt kialakult szárazulatok azonban majdnem olyan közel voltak az Afrika területén létezett szárazföldhöz, mint az észak-európai nagy szárazulathoz. A nyugat-

európai szárazföldektől való távolság csak becsülhető. A földtani adatok és tektonikai modellek (Kázmér és Kovács 1985, Dercourt et al. 2000, Csontos és Vörös 2004) alapján tudható, hogy a Dunántúli-középhegység a mai helyzetéhez képest több száz kilométerrel nyugat-délnyugatabbra helyezkedett el, egységben többek között a mai kelet-alpi és nyugati-kárpáti területekkel. A mai földrajzi távolsággal összevetve a nyugati-európai szigetek tehát vélhetően közelebb voltak az iharkúti szárazulathoz a késő-kréta idején.

Minden bizonnyal a Dunántúli-középhegység santoni idején kialakult szárazulatához legközelebb (egyres esetekben akár csak néhány tíz kilométerre) a kelet- és észak-alpi Gosau üledékképződési szinterek (pl. Muthmannsdorf, Gams) hátterében (Wagreich és Faupl 1994) és talán a Középanyugati-Kárpátok területén (Mišík 1994) kialakult szárazulatok voltak, melyekkel időnként szárazföldi összeköttetés is létezhetett. Ezeknek a szigeteknek a Dunántúli-középhegységben és az alpi területeken kialakult szárazulatait nevezhetjük Ausztróalpi-szigeteknek (sensu Pereda-Suberbiola 2009, 25B ábra).

Az Apuliai-mikrolemez középső és déli részét a periadriai karbonátplattformok alkották (Eberli et al. 1993, Dercourt et al. 1993), ahol a santoni–maastrichti időszakban uralkodóan tengeri üledékképződés folyt. Számos újonnan felfedezett lelet (pl. az Isztriai-félszigeten megtalált *Tethyshadros* dinoszaurusz több csontváza [Dalla Vecchia 2009] és dinoszauruszoktól származó lábnyomok [Dalla Vecchia 2002]) tanúsága szerint azonban hosszabb-rövidebb ideig itt is léteztek szárazulatok (Benton et al. 2010). Csontos és Vörös (2004) modellje alapján a santoni idején az Apuliai-mikrolemez, Afrika keleti irányú nyomásának köszönhetően, már ütközött a keletre lévő Tisza–Keleti-Kárpátok–Déli-Kárpátok blokkokkal. Utóbbiak területe a santonitól maastrichtiig terjedő időszakban többször is szárazulatra került: a nagybárádi széntelepes összlet az onnan előkerült Theropoda dinoszaurusz foggal (Nopcsa 1902) a campani elejére, a Rusca Montană- és Hátszegi-medencék területén feltárt gazdag leletanyag (Therrien 2005, Codrea et al. 2010, Weishampel et al. 2010, Vasile et al. 2012) pedig a maastrichti idejére igazolja nagyobb kiterjedésű szárazföld meglétét. Összességében tehát ezt a szárazulatot nevezhetjük a „Hátszegi-szigetnek” (Csiki és Grigorescu 2007).

Bizonyos tehát, hogy a santoni idején a Dunántúli-középhegység egy jelentős része szárazulatként, vagy egy nagyobb szárazföld részeként létezett a nyugat-tethysi



A



B

25. ábra. Ósföldrajzi helyzet a késő-krétában. **A,** Késő-kréta ósföldrajzi rekonstrukció (Blakey 2001) az Európába bevándorolt és az iharkúti lelőhelyről leírt csoportokkal. **B,** A nyugat-tethysi szigetvilág ósföldrajzi térképe a késő-krétában. Zölddel a szárazulatok, világoskékkel a sekélytengerek és sötétkékkel a mélytengerek vannak jelölve. A számok a különböző európai késő-kréta gerinces lelőhelyeket jelölik. **Franciaország:** 1, Charentes; 2, Le Haute-Garonne; 3, Aude Valley; 4, Villeveyrac, Cruzy; 5, Serviers, Champ-Garimond; 6, Roques-Hautes; 7, Beausset Syncline; 8, Fox Amphoux. **Spanyolország:** 9, Laño; 10, Arén; 11, Tremp. **Portugália:** 12–13, Viso, Aveiro, Taveiro. **Hollandia és Belgium:** 14, Limburg. **Ausztria:** 15, Muthmannsdorf. **Magyarország:** 16, Iharkút. **Szlovénia:** 17, Kozina. **Románia:** 18, Borod (Nagybáród); 19, Hátszegi-medence. **Rövidítések:** AA, Ausztroalpi sziget (binnen a Dunántúli-középhegységi szárazulattal); HSZ, Hátszegi-sziget. Az egyes lelőhelyekre vonatkozó irodalmakat Ősi et al. (2010b) listázza.

szigetvilágban. A Dunántúli-középhegységen és vele kapcsolatban álló Ausztróalpi egységeken kialakult szárazulat mérete együtt gyakorlatilag ismeretlen. A maastrichti idején létezett Hátszegi-sziget (Csiki és Grigorescu 2007, 25B ábra) esetében ugyan végeztek hozzávetőleges becsléseket, de még így is erősen megoszlanak a vélemények. Benton et al. (2010) szerint kb. 100 000 km²-es szárazulattal kell számolni, melyet a Hátszegi-medencén kívül az azt körülölelő szárazföldi maastrichti rétegekkel jellemezhető területek, illetve a Déli-Kárpátok már kiemelkedett hegyvidékei alkothattak.

5.2. Paleobiogeográfia az iharkúti Archosauria fauna tükrében

Bár az európai késő-kréta kontinentális gerinces leletanyag rendkívül hiányos és töredékes összehasonlítva például a közép-ázsiai, észak-amerikai vagy patagóniai lelőhelyekkel (Novacek 1996, Benton et al. 2000, Weishampel et al. 2004), a kb. egy tucat fontosabb, szisztematikusan gyűjtött lelőhelyről eléggé diverz és megbízható leletanyag került elő ahhoz, hogy kialakuljon egy kép a fontosabb Tetrapoda csoportok európai megjelenéséről, elterjedéséről vagy éppen eltűnéséről (Pereda-Suberbiola 2009). Ehhez az iharkúti késő-kréta leletegyüttes is nagymértékben hozzájárult, hiszen santoni korával csökkenti a cenomán–campani közti sokmillió éves, már-már leletanyag-mentes űrt, és az itt felfedezett 30 különböző taxon pedig sok szempontból pontosította vagy éppen megváltoztatta a kontinensünk gerinces őssálatföldrajzáról kialakított képünket (Ősi et al. 2010b, c).

A szárazföldi gerincesek mezozoikumi biogeográfiájának leírásához célszerű faunaprovinciákat elkülöníteni, melyek révén demonstrálható az egyes faunák eredete és elterjedése (lásd pl. Cox 1980; Le Loeuff 1991; Russell 1993; Holtz et al. 2004b, Pereda-Suberbiola 2009). Russell (1993) használja a Paleolaurázsia (Észak-Amerika+Ázsia+Európa) és Gondwana (Afrika+Dél-Amerika+Ausztrália+Antarktis+India+Madagaszkár) faunaprovinciákat, melyek megfelelnek a mezozoikum elején két fő egységre bomlott Pangea északi és déli faunaprovinciáinak. A mezozoikum során az északi és déli nagy szárazulatok további darabolódásával a faunaprovinciákon belül kisebb bioprovinciák jöttek létre, melyek között sok esetben volt kommunikáció. Paleolauráziát Cox (1980) két bioprovinciára, Ázsiamerikára (Ázsia+Észak-Amerika nyugati fele) és Euramerikára (Európa+Grönland+Észak-Amerika keleti fele) osztotta. Észak-Amerika keleti részének hiányos leletanyagára való tekintettel (Holtz et al. 2004b, Weishampel et al. 2004) több szerző inkább a mezoeuramerikai bioprovinciát használja, mely Észak-Amerika mindkét felét és Európát együttesen jelenti (Le Loeuff 1998).

Az iharkúti fauna alapvetően az Európa és a közte és Afrika között kialakult nyugat-tethysi szigetvilág faunaösszetételének és az egyes csoportok vándorlásának megértésében játszik

kulcsfontosságú szerepet (Xu 2010). Ez a szigetvilág az észak-amerikai, ázsiai és nyugat-gondwanai (Afrika+Dél-Amerika) szárazföldek között létezett, mely faunisztikailag egy rendkívül összetett régió volt, ahol a különböző bioprovinciák elemein kívül Gondwana-eredetű és endemikus faunaelemek tették még komplexebbé az állatföldrajzi képet.

A következő összefoglalóban a szinte minden kontinensről ismert, kozmopolita elterjedésű formáktól a kizárólag az európai szigetvilágban vagy csak a Bakonyban előforduló taxonok felé haladva tárgyalom az iharkúti Archosauria fauna ősellatföldrajzi aspektusait.

5.2.1. Kozmopolita formák

Az iharkúti faunában több olyan Archosauria csoport tagjai megjelennek, melyek szinte minden kontinensen, vagy nagyobb bioprovinciában előfordulnak. Ezek közül a repülő formák esetében a legegyszerűbb a helyzet, hiszen ezeknek a fajoknak nem jelentett akadályt egy tengerág felett egyik szigetről a másikra repülni. Mind az azhdarchid pteroszauruszok, mind az Enantiornithes madarak, jelen ismereteink szerint, aktívan repülő formák voltak, így ezek a nagyobb kontinensek mellett Európa szigetvilágát is meghódították (Buffetaut 1998, Company et al. 1999, Buffetaut et al. 2003, Ősi et al. 2011b, Dyke és Ősi 2010 Wang et al. 2011b, Vremir et al. 2013). Az iharkúti Enantiornithes leletek közül a *Bauxitornis* maradványai a nagytű formákat magában foglaló Avisauridae családot képviselik (Brett-Surman és Paul 1985), melyek Európán kívül Libanon (Cau és Arduini 2008) és Észak- és Dél-Amerika (Chiappe 1992, 1993, Varricchio és Chiappe 1995) krétájából ismertek. Az Enantiornithesek csoportja viszont Ausztráliát és az Antarktiszat leszámítva minden kontinensről ismert.

Bár a krokodilok esetében a modern Eusuchia formák Földünk minden kontinensét meghódították, az ide tartozó számos alcsoport közül a legtöbb csak bizonyos kontinensekre korlátozódik. Ez a helyzet a két iharkúti Eusuchia krokodil (*Allodaposuchus*-rokon és *Hylaeochampsidae*) esetében is (lásd alább).

A Theropoda dinoszauruszok közül a Dromaeosauridae Paraves Theropodak mutatnak kozmopolita elterjedést (Rauhut és Werner 1995, Norell és Makovicky 2004, Makovicky et al. 2005). Az iharkútról leírt *Pneumatoraptor* esetében ugyan nem ismertek a Dromaeosauridae-kra nézve diagnosztikus jegyek, a beazonosított scapulocoracoideum minden szempontból ezzel a családdal mutatja a legnagyobb hasonlóságot, beleértve az erdélyi *Balaur* is (Csiki et al. 2010). Ami a Tetanurae Theropodákat illeti, alapvetően kozmopolita elterjedésűek (Holtz et al. 2004a), ám a hazai primitív Tetanurae fogai nem elegendőek a precízebb taxonómiai besoroláshoz, így nem tudható, hogy egy kozmopolita, eurázsiai, vagy esetleg csak Európára korlátozódó csoportról van szó.

5.2.2. *Paleolaurázsiai formák*

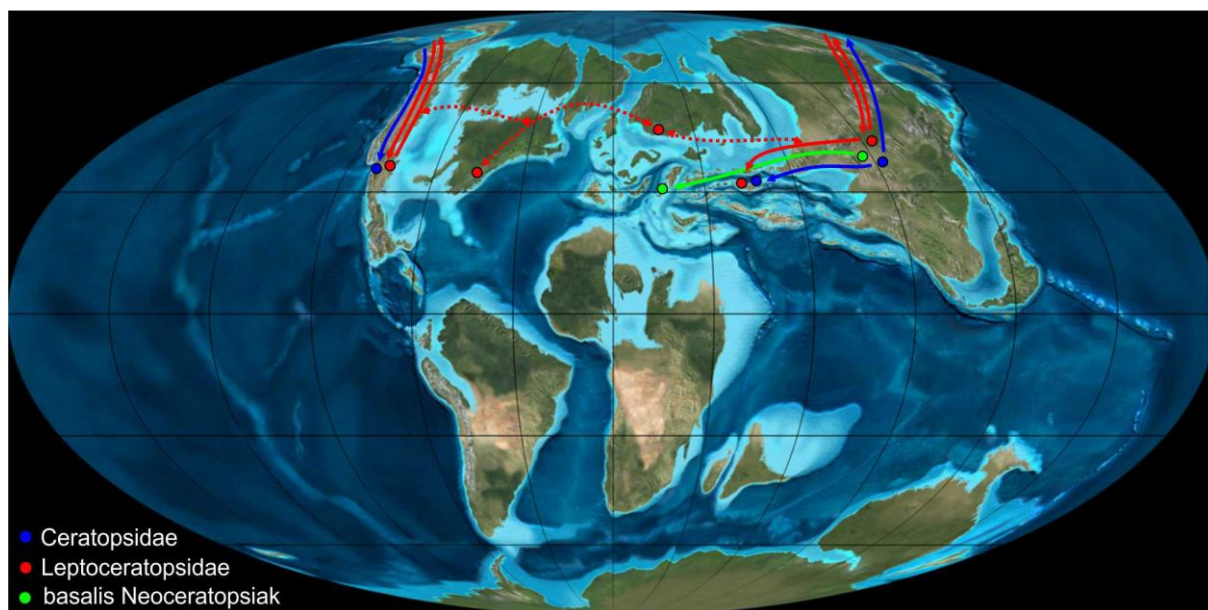
Az iharkúti gerinces fauna nem Archosauria elemeit nézve a Discoglossidae (Szentesi és Venczel 2011) és Pelobatidae békák (Szentesi Zoltán szóbeli közlése, 2011), az Albanerpetontidaék (Szentesi et al. 2013) és a Polyglyphanodontinae gyíkok (Makádi 2006, 2013a) tekinthetők paleolaurázsiai elterjedésűnek. (Megjegyzendő, hogy discoglossid és pelobatid békákat India felső-krétájából is említene [Sahni et al. 1987]. Bár India ekkoriban már nem kapcsolódott egyik déli kontinenshez sem (Blakey 2001), faunáját illetően még egyértelműen Gondwana kontinens volt. Ebben az esetben tehát ezeknél a csoportoknál nem kizárt a kozmopolita elterjedés [contra Pereda-Suberbiola 2009]).

Az iharkúti Archosauriák közül a Ceratopsia dinoszauruszok biztosan paleolaurázsiai csoportnak tekinthetők. Korábban csak Ázsia és Észak-Amerika területéről voltak ismertek. Az *Ajkaceratops* leletei voltak az első biztos fossziliák, melyek a csoport európai megjelenését igazolták (Ősi et al. 2010c, Xu 2010). Van továbbá néhány kevésbé diagnosztikus lelet Dél-Svédországból (Lindgren et al. 2007) és Belgium (Godefroit és Lambert 2007) felső-krétájából is, ám ezek Ceratopsia affinitását sokan kétségbe vonták. A Ceratopsiák valamikor a jura végén, Közép-Ázsiában alakultak ki (Xu et al. 2006) és ott a kréta végéig léteztek (Serenó 2000). Mára tudjuk, hogy Ázsia és Észak-Amerika közötti vándorlásuk a kréta időszakban több ütemben és több irányban (Ázsiából Beringián keresztül Észak-Amerikába és fordítva) zajlott le (26. ábra).

Primitív Neoceratopsiák már a kora-kréta végén elérték Észak-Amerikának mind a nyugati, mind a keleti részét (Chinnery et al. 1998). Amíg korábban evidens volt, hogy ez a vándorlás Beringián keresztül történt (You és Dodson 2004), az Észak-Amerika keleti részéről, továbbá Svédországból (Lindgren et al. 2007) és Belgiumból (Godefroit és Lambert 2007) előkerült fogak azt sugallták, hogy a Neoceratopsiák már az északnyugat-ázsiai Turgai-szoros kialakulása előtt, északnyugati irányban, Skandinávián keresztül benépesítették Észak-Amerika keleti részét. Lindgren et al. (2007) a kora-campani korú svédországi fogakat a Leptoceratopsidae családhoz (Makovicky 2001) sorolta, amelybe Chinnery (2004) vizsgálatai szerint az Észak-Amerika nyugati részéről ismert *Leptoceratops*, *Montanaceratops* és *Prenoceratops*, továbbá a mongóliai *Udanoceratops* tartozik. Ha a svéd leletek valóban ehhez a csoporthoz tartoznak, akkor az Ázsiából északnyugati irányba történt vándorlás reális lehet, és ez jelentheti a Ceratopsiák európai térhódításának egyik útvonulát (26. ábra).

Töredékes, ám annál fontosabb leletek ismertek a klasszikus mongóliai-kínai lelőhelyektől jóval nyugatabbra, a mai Üzbegisztán területén is, cenomán–turon rétegekből. Bár az innen leírt *Asiaceratops* és *Turanoceratops* (Nessov et al. 1989) leleteket egyesek (pl. Sereno 2000) nem

tekintik diagnosztikusnak, kétség kívül *Ceratopsia* maradványokkal van dolgunk (Chinnery 2004, Farke et al. 2009, Sues és Averianov 2009a, b). E maradványok közül a *Turanoceratops* fontossága abban áll, hogy ez az első ismert Észak-Amerikán kívüli Ceratopsoidea. Úgy tűnik tehát, hogy e korábban csak Észak-Amerikából ismertetett csoport Ázsiában is létezett, már a cenomántól kezdve. Ezt az elméletet azóta további, késő-kréta kínai ceratopsoid leletek is alátámasztják (Xu et al. 2010).



26. ábra. Késő-kréta ősföldrajzi rekonstrukció (Blakey 2001 nyomán) a különböző *Ceratopsia* dinoszauruszok elterjedésével és vándorlási útvonalakkal. A zöld pont jelöli az *Ajkaceratops* előfordulását. A szaggatott vonallal jelölt útvonalak esetében egyelőre nem egyértelmű, hogy melyik irányból történt a vándorlás.

A basalis Ceratopsiak európai térhódítását illetően azonban sokkal fontosabb a cenomán–turon korú *Asiaceratops* üzbegisztáni jelenléte. Bár egyesek leptoceratopsid rokonságot látnak benne, az *Asiaceratops* a Neoceratopsiak egy egészen primitív vonalát képviseli (Chinnery 2004). Az ősföldrajzi rekonstrukciók szerint (pl. Smith et al. 1994, Blakey 2001) a mai Üzbegisztán területe a Tethys-óceán északi részének nyugat-kelet irányú, szigetívekkel tarkított vidéke volt a késő-krétában, tulajdonképpen az európai/nyugat-tethysi szigetvilág keletei folytatása. Ezek szerint a közép-ázsiai Ceratopsiak nyugat felé történő vándorlása

a cenomán–turon idején megkezdődött; egy esemény, ami akár a svédországi Ceratopsiak térhódításának is előzménye lehetett. A leletek töredékessége miatt azonban a svéd és üzbég leletek közti rokonságot egyelőre nem lehet megerősíteni. Minthogy az *Ajkaceratops* leletei sokkal közelebb állnak az *Asiaceratops*nál és a *Leptoceratopsida*eknél fejlettebb *Bagaceratops–Magnirostris–Protoceratops* vonalhoz, a hazai fajt tekinthetjük a közép-ázsiai Ceratopsiak második, délen történt, nyugat felé tartó vándorlása hírvivőjének (25A, 26. ábra). Megjegyzendő, hogy ha az *Ajkaceratops*ot nem basalis Neoceratopsiaként kezeljük, hanem csak a Neoceratopsiak között helyet foglaló, *Bagaceratops–Magnirostris–Protoceratops* által alkotott, diagnosztikus jegyekkel nem egyértelműen elkülönített ‘*Bagaceratopsidae*’ klád tagjaként, akkor nem paleolaurázsiai, hanem eurázsiai formának kell tekintenünk. Ebben az esetben az *Ajkaceratops* egy ázsiai bevándorlónak tekinthető, hiszen a klád egyértelműen Ázsiában alakult ki, melynek bizonyos csoportjai nyugat felé vándoroltak (25A ábra).

Sokáig úgy tűnt, hogy az Ankylosauria dinoszauruszok Nodosauridae családjá csak Észak-Amerikából és Európából ismert (Coombs és Maryanska 1990). Újabb leletek és a rokonsági kapcsolataik felülvizsgálata alapján (Thompson et al. 2012) mára úgy tűnik, hogy a nodosaurid Ankylosauriak Európa és Észak-Amerika mellett Ázsiában is előfordultak (Lü et al. 2007, Xu et al. 2007). Bár Ankylosauria leletek Dél-Amerikából (Salgado és Coria 1996), és az Antarktiszról (Salgado és Gasparini 2006) is előkerültek, ezek a maradványok túl töredékesek ahhoz, hogy nodosaurid affinitásukat egyértelműen kijelentsük, így e családot egyelőre paleolaurázsiai csoportként kezeltem.

A Nodosauridae hazai tagjai a *Hungarosaurus* és *Struthiosaurus* (Ősi és Prondvai 2013). A *Hungarosaurus*nál és a *Struthiosaurus*nál felismert közös tulajdonságok, mint a ventralis irányban álló basisphenoideum és a dorsalis felmagasodó cerebellum arra utalnak, hogy e két genus a Nodosauridae család egy jól elkülönült európai kládját alkotják (Ősi et al. elküldve), melyek ősei jóval a santonit megelőzően benépesítették Európa szigetvilágát. Az anatómiai jegyek alapján e késő-kréta európai klád az észak-amerikai kora-kréta Nodosauridae-ekkel mutat közeli rokonságot, így feltételezhető, hogy e *Hungarosaurus–Struthiosaurus* klád ősei nyugat felől népesítették be Dél-Európa szigetvilágát (25A ábra).

5.2.3. A mezoeuramerikai bioprovincia elemei

Amíg Cox (1980) az Ázsiát, Észak-Amerikát és Európát érintő bioprovinciákat ázsiamerikai (Ázsia+Észak-Amerika nyugati fele) és euramerikai (Európa+Grönland+Észak-Amerika keleti fele) bioprovinciákra osztotta fel, és így a határt az észak-déli irányú Nyugati-Belső-tengerágnál (Western Interior Seaway) húzta meg, Le Loeuff (1998) az euramerikai bioprovinciához

hozzávette Észak-Amerika nyugati részét is, és mezoeuramerikai bioprovincia néven használta. Európa egészét illetően Pereda-Suberbiola (2009) a palaeobatrachid és batrachosauroidid Lissamphibiákat, a solemydid és chelydroid teknősöket, az alligatoroid krokodilokat és a nodosaurid Ankylosauriákat említi mint mezoeuramerikai csoportokat. A nodosaurid dinoszauruszokról azonban tudjuk, hogy Ázsiában is léteztek, az alligatorid krokodilok európai előfordulását (*Musturabalsuchus* és *Massaliasuchus*) pedig többen megkérdőjelezték (pl. Martin és Delfino 2010, Puértolas-Pascual et al. 2013) és úgy tűnik, hogy ezek a formák primitív, nem Alligatoroidea Eusuchiak. Az európai (és egyben az iharkúti) Archosauriák közül tehát egy taxon sem sorolható ehhez a bioprovinciához. A többi taxon közül egyedül a Palaeobatrachidae békák ismertek Iharkútról, melyek egyben a család legkorábbi előfordulását is jelentik (Szentesi 2010).

5.2.4. Eurázsiai fajok

Ha az *Ajkaceratops*-ot, mint basalis Neoceratopsiat, paleolaurázsiai taxonként kezeljük, akkor egyetlen csak Európában és Ázsiában előforduló taxon szerepel az iharkúti faunában. Ez a *Theriosuchus*, a krokodilok egy nagy túlélője, melynek számos faja a késő-jurától a maastrichtiig, Angliától Thaiföldreig létezett (Owen 1879; Cuny et al. 1991; Schwarz és Salisbury 2005; Schwarz-Wings et al. 2009, Wu et al. 1996, Lauprasert et al. 2010, Martin et al. 2010, Ősi et al. 2012a, Sebők és Rabi előkészületben). Minthogy a *Theriosuchus* semiaquatikus-terresztriális formának gondolják (Brinkmann 1992, Schwarz és Salisbury 2005), minden bizonnyal szárazföldi kapcsolatra volt szükség a terjeszkedéshez. Késő-jura nyugat-európai maradványai azt sejtetik, hogy talán Észak-Amerika területét is meghódíthatta, hiszen abban az időben északon még létezhetett szárazföldi összeköttetés Grönlandon keresztül. Ugyanakkor Európa nyugati és déli része ekkoriban is szigetvilág volt, és Grönland és a stabil skandináv szárazulat között sekélytengert feltételeznek (Blakey 2001). Az észak-amerikai jelenlétre azonban egyelőre nincs bizonyíték. Mindenesetre az biztos, hogy késő-jura–kora-kréta idején európai képviselői már egy szigetvilágot népesítettek be, ahol a szigetek közti terjeszkedés véletlenszerűen, részben szerencseutakon történhetett.

5.2.5. Gondwana-eredetű formák

A Gondwana-eredetű fajok európai jelenléte az egyik legérdekesebb kérdés a kréta időszak európai szigetvilág gerinces állatföldrajzát illetően. A késő-kréta Gondwana-eredetű formák (pl. Abelisauridae Theropodak) bevándorlását tárgyaló első munkák (pl. Buffetaut et al. 1988, Buffetaut 1989) még azon az állásponton voltak, hogy ezek a csoportok valamikor a késő-

krétában (campani–maastrichti), Afrikán keresztül hódították meg Európa szigetvilágát (25A ábra). A Franciaország albai rétegeiből előkerült abelisaurid *Genusaurus* (Accarie et al. 1995, Buffetaut és Le Loeuff 1995) maradványai azonban azt sejtették, hogy e déli csoport tagjai már a campani–maastrichtit megelőzően is léteztek a nyugat-tethysi szigetvilág egyes részein. Bár a *Genusaurus*nál nem ismertek idősebb abelisaurid leletek Európából, a nemrég Marokkó alsó-jura (pliensbachi) rétegeiből leírt abelisauroid *Berberosaurus* (Allain et al. 2007) arra utal, hogy talán e Gondwana-eredetű csoportok már a jurától kezdődően léteztek kontinensünk éppen aktuális szárazulatain, és leszármazottaik fennmaradtak egészen a maastrichtiig. Bár a *Berberosaurus* idejében a főbb kontinensek ósálatföldrajzi szempontból még egységet alkottak, az Európa déli részét alkotó területek már a kora-jurában is szigetként léteztek (Blakey 2001). Ezek után tehát nem zárható ki az a hipotézis sem, hogy a csoport tagjai többször is meghódították az európai szigetvilágot vagy annak egyes szigeteit. A hazai abelisaurid rekord mindenesetre bizonyítja, hogy a dunántúli-középhegységi szárazulaton a santoni idején éltek e déli Theropodak (Ősi et al. 2010b, Ősi és Buffetaut 2011). A leletek azonban túl töredékesek ahhoz, hogy kiderítsük, milyen közeli rokonságban állnak az albai *Genusaurus*szal vagy a későbbi, campani–maastrichti Abelisauridaekkel (Buffetaut 1989, Astibia et al. 1990, Le Loeuff és Buffetaut 1991, Astibia et al. 1999, Buffetaut et al. 1999, Allain és Pereda-Suberbiola 2003, Tortosa et al. 2010).

Az Abelisauridae Theropodakon kívül a Notosuchia/Sebecosuchia *Doratodon* és bothremydid *Foxemys* tekinthetők Gondwana-eredetű csoportoknak (Ősi et al. 2012a). Bár a *Doratodon* leletek igen töredékesek, abban alapvetően egyetértés van, hogy ez a krokodil a Gondwana kontinenseken elterjedt Ziphosuchia/Sebecosuchia/Notosuchia formákkal mutat közeli rokonságot (Company et al. 2005, Rabi 2009, Bronzati et al. 2012) és őseik dél felől hódították meg Európát (25A ábra). *Doratodon* maradványok előkerültek még campani (Ausztria, Spanyolország) és maastrichti (Románia) rétegekből is. A *Doratodonon* kívül Gondwana-eredetű krokodilok maradványai ismertek még Franciaország campani (*Ischyrochamps*), illetve Portugália, Spanyolország és Franciaország eocén rétegeiből és talán Németország eocénjéből (Berg 1966, Buffetaut 1988, Ortega et al. 1996). A leletek azonban ezekben az esetekben is túl töredékesek ahhoz, hogy e különböző szárazföldi krokodilfajok leszármazási kapcsolatait tisztázni lehessen. Az biztos, hogy az iharkúti leletek jelentik a Gondwana-eredetű krokodilok legkorábbi megjelenését Európában, ám az Abelisauridae Theropodakhoz hasonlóan nem ismert, hogy valójában mikor és hány alkalommal hódították meg Európa szigetvilágát. E csoport esetében is komoly esély van arra, hogy legkésőbb a

santoniban vagy akár már jóval azt megelőzően elérték a szigetvilágot és elterjedtek a különböző szigeteken (pl. Nyugat-európai szigetek, Ausztrálp-szigetek, Hátszegi-sziget).

5.2.6. Európai endemikus fajok

Az európai késő-kréta faunák jórészt elszigetelt fejlődését mi sem bizonyítja jobban, mint az, hogy a békáktól a dinoszauruszokig számos taxon csak az európai lelőhelyekről ismert. Sőt, akadnak olyan fajok, melyek annyira egyediek, hogy rendszertani hovatartozásuk sem egyértelmű, és csak egy lelőhelyről ismertek. Az iharkúti gerinces faunában ilyen a *Hungarobatrachus szukacsi* (Szentesi és Venczel 2010), melynek rokonsági kapcsolatai egyelőre tisztázatlanok, de nem kizárt, hogy egy új, a ma is élő Ranidaekkel rokon csoportot képvisel.

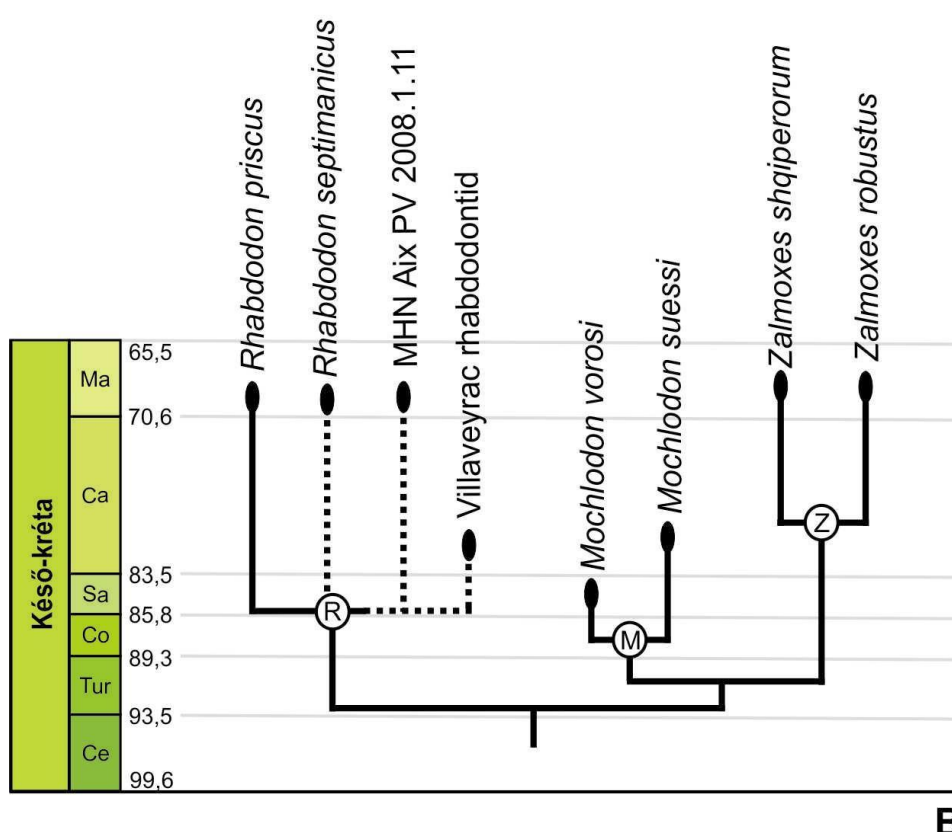
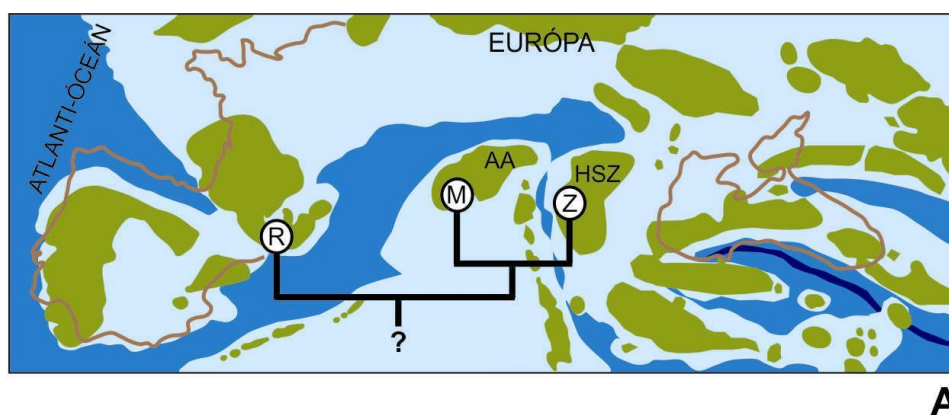
Mielőtt rátérnék a csak Európából ismert Archosauria csoportokra, meg kell említeni a teknősöket is, melyek között két taxonra is jellemző a kizárólagos európai elterjedés. Ezek közül az egyiket alapvetően szárazföldi formának tekintik, így fontos szerepet játszik a szárazföldi fajok elterjedésének megértésében. Ez a *Kallokibotioninae* csoport, ahová az Erdélyből leírt *Kallokibotion bajazidi* (Nopcsa 1923) is tartozik. Iharkútról ismert santon maradványaik mellett Muthmannsdorf alsó-campani rétegeiből is kerültek elő csontjaik (Rabi et al. 2012), melyeket feltételeesen már Nopcsa is a *Kallokibotion*nal rokonított (Nopcsa 1926). A másik, Európára nézve endemikus teknőscsoport a kistermetű, először Spanyolországból ismertetett *Dortokidae* család, melyek a kora-krétától a paleocén/eocén határig léteztek. Maradványaik nem csak Iharkútról (Rabi et al. 2012), hanem Erdély paleocén–eocén rétegeiből is előkerültek (Lapparent de Broin és Murelaga 1999, Rabi et al. 2012).

Az Iharkúton előforduló krokodilok között az *Iharkutosuchus* által képviselt *Hylaeochampsidae* család tekinthető kizárólag európai elterjedésűnek. A család tagjainak maradványait emellett az angliai Wight-sziget barrémi (*Hylaeochamps*, Owen 1874), Olaszország albai (*Pietraroiasuchus*, Buscalioni et al. 2011), továbbá Spanyolország, Franciaország és Olaszország késő-kréta campani–maastrichti rétegeiből (*Acynodon*, Buscalioni et al. 1997, Martin 2007, Delfino et al. 2008) írták le. Egyes kladisztikai elemzések szerint az észak-amerikai albai korú *Pachycheilosuchus* is ide tartozik (Puértolas-Pascual et al. 2013), ám Bronzati et al. (2012) vizsgálatai ezt cáfolták, így egyelőre a csoport kizárólagos európai elterjedésével számolunk.

Szintén a nyugat-európai Wealden rétegekből kerültek elő a *Hylaeochamps*ával azonos korú, spanyolországi *Unasuchus* töredékes leletei, köztük erős, lapos, törésre alkalmas fogak. Bár Brinkmann (1992) óta ezeket a leleteket részletesen nem vizsgálták, a fogazat és a fogakon

található kopási felszín alapján már korábban feltételeztem, hogy ez a krokodil szintén a Hylaeochampsidae családhoz tartozik (Ősi 2013). A csoportban döntően kistermetű, változatos fogazattal bíró fajok vannak; a törő/rágó fogak azonban nem mindegyik taxonra jellemzőek (pl. *Pietraroiasuchus*). A speciális, döntően törő fogazat tehát a barrémitől a maastrichtiig több fajnál is kialakult, mely feltehetően összefüggésben van e fajok elszigetelt fejlődésével és a már korábban említett emlősök alárendelt megjelenésével, esetleg egyes területeken (pl. Iharkút) való teljes hiányával.

Európára nézve endemikus csoport a dinoszauruszok Rhabdodontidae családja. Az ide tartozó fajok kontinensünk minden fontosabb lelőhelyéről (Spanyolország, Dél-Franciaország, Kelet-Ausztria, Iharkút, Erdély) ismertek. A családra elvégzett kladisztikai analízis és testméret-evolúció-elemzés is megerősítette azt az elméletet, miszerint a családnak már a santoni megelődően kialakult egy nyugati és egy keleti ága. A két ág szétválásának helye és időpontja ismeretlen. A nyugati kládba legalább három, de jó eséllyel négy faj tartozik, úgymint a *Rhabdodon priscus*, a *R. septimanicus*, a Villaveyrac-i rhabdodontid és az MHN Aix PV 2008.1.11 számmal ellátott combcsont által képviselt egyed (27B ábra). Míg az első kettő késő-campani-maastrichti rétegekből ismert, és alapvetően nagyméretű fajok, melyek alsó állkapcsuk morfológiájában különböznek (Buffetaut és Le Loeuff 1991), a villaveyrac-i forma jóval idősebb, kora-campani rétegekből került elő (Buffetaut et al. 1996). A MHN Aix PV 2008.1.11 combcsont az előző fajok combcsontjaihoz képest sokkal kisebb, mindösszesen 21 cm-es, mely juvenilis egyedre utalna. A csontszövettani vizsgálatok azonban bebizonyították, hogy ez a *Mochlodon* combcsontjához hasonló méretű lelet egy kifejlett állat volt (Ősi et al. 2012b). A nyugat-európai *Rhabdodon* klád 3-4 különböző fajjal tehát diverzebb lehetett, mint azt korábban gondolták (Garcia et al. 1999), és az óriásnövésszerű formák (*Rhabdodon* sp. combcsont hossza: 82 cm) mellett sokkal kisebb fajok is léteztek (Prondvai előkészületben). Nem kizárt, hogy a család nyugati kládjának evolúciója során egyes csoportok óriásokká váltak (23. ábra), míg más fajok megőrizték őseikre jellemző kis méretüket. Azonban az sem zárható ki, hogy e kistermetű nyugat-európai forma a keleti klád egy nyugatra vándorolt képviselője. Az mindenestre valószínű, hogy a dél-franciaországi területeken a *Rhabdodon* genus legalább 13-15 millió éven keresztül létezett és valamikor a maastrichti közepén tűnt el (López-Martínez et al. 2001, 27B ábra).



27. ábra. A Rhabdodontidae család rokonsági kapcsolatai és elterjedése. **A**, a család, valamikor a santont megelőzően vált el egy nyugati és egy keleti ágra. Ennek az elválásnak a helye és pontos kora ismeretlen. **B**, A Rhabdodontidae család rokonsági kapcsolatai és időbeli elterjedésük (Ősi et al. 2012b nyomán, módosítva). **Rövidítések:** AA, „Ausztroalpi-sziget”; HSZ, „Hátszegi-sziget”; M, *Mochlodon* klád; R, *Rhabdodon* klád; Z, *Zalmoxes* klád.

Az ibériai területek anyaga kevésbé vizsgált, és főként maastrichti rétegekből ismerjük töredékes maradványaikat (Astibia et al. 1990, Pereda-Suberbiola és Sanz 1999, Company 2004). Ebből kifolyólag az sem tisztázott, hogy itt hány féle fajt lehet elkülöníteni, és hogy ezek vajon azonosak-e a dél-franciaországiakkal. Az ősföldrajzi térképek szerint a campani–maastrichti idején az Ibériai-félsziget nyugati, északi és keleti részei a késő-krétában döntően

önálló szárazulatok voltak, melyek közt nem volt kapcsolat; az Ibériai szárazulatok közti első és a Dél-Franciaországgal való kapcsolatot a maastrichti legvégére rekonstruálják (Blakey 2001). Az ibériai és dél-franciaországi területek közötti campani–maastrichti faunavándorlás tehát, ha létezett is, sporadikus lehetett.

A Rhabdodontidae család keleti ágát az alapvetően kistermetű *Mochlodon* és a *Zalmoxes* két-két faja alkotta (Ősi et al. 2012b, 27. ábra). A jelenleg ismert leletanyag alapján azonban a két genus létezése között nincs átfedés: míg a *Mochlodon* a santoni–alsó-campani alatt létezett az Ausztrálp-szigete(ke)n, a *Zalmoxes* legkorábbi maradványai mintegy 10–12 millió évvel későbbre, a maastrichti elejére datálhatók és kizárólag a Hátszegi-szigetről ismertek. Érdekes kérdés, hogy vajon a Nagybáród környékén feltárt alsó-campani szénrétegekből ismert Theropoda (Nopcsa 1902) mellett vajon éltek-e a Rhabdodontidae család képviselői, és ha igen, akkor azok vajon a *Mochlodon*hoz vagy a *Zalmoxes*hez álltak közelebb. Korbán ugyanis közel egyidősek lennének az ausztriai *M. suessivel*, térben azonban ahhoz a szigethez tartoztak, ahonnan a későbbi *Zalmoxes* maradványai előkerültek.

Az anatómiai jegyek alapján a *Mochlodon* egyértelműen közelebb áll a *Zalmoxes*hez, mint a *Rhabdodon*hoz, tehát feltételezhető, hogy a *Mochlodon*–*Zalmoxes* klád közös őse valamikor a santonit megelőzően vált el a nyugat-európai *Rhabdodon* klád ősétől (27. ábra). Minthogy a santoni korú iharkúti leletek a család legidősebb képviselői, e közös ősekről, vagy a szétválás folyamatáról, helyéről semmit nem lehet tudni. Tulajdonképpen a család eredete is homályba vész. A korbán legközelebb eső Ornithopoda leletek Csehország cenomán rétegeiből ismertek (Fejfar et al. 2005), tehát mintegy 15–20 millió éven keresztül semmiféle primitív Iguanodontia nem ismert. A kladsztikai analízis szerinti legközelebbi rokon-csoportok (Ankylopollexia, Dryosauridae, *Tenontosaurus* spp.) apti–albai korúak vagy még idősebbek, és ezek a csoportok komoly anatómiai különbségeket mutatnak a Rhabdodontidae család tagjaihoz képest, így egyelőre a Rhabdodontidae család közvetlen ősei ismeretlenek.

5.3. Elszigeteltség, refugium, törpenövés

Az eddigi eredmények azt mutatják, hogy az iharkúti gerinces fauna sok tekintetben hasonlít Európa többi késő-kréta (campani–maastrichti) kontinentális faunájához. Ez a hasonlóság család szinten erőteljes, ám genus vagy fajsztinten már eltérések mutatkoznak (Ősi et al. 2012a). Emellett az egyik legszembetűnőbb jelenség, hogy számos taxon (pl. *Kallokibotia* [Rabi et al 2012], *Bicuspidon* sp. [Makádi 2006], *Iharkutosuchus*, *Theriosuchus*-rokon krokodil, Nodosauridae Ankylosauriak, primitív Tetanuraek, és talán a *Mochlodon*

vorosi) jóval idősebb, legtöbb esetben kora-kréta formákkal rokonítható. Ez részben azzal függ össze, hogy Európában a santonit közvetlenül megelőző, mintegy 15–20 millió évből kontinentális gerinces fosszíliák csaknem teljesen ismeretlenek. Ez arra utal, hogy ezek a fajok legközelebbi rokonaiktól való elválása óta főbb tulajdonságaikat illetően minimális mértékben változtak. Számos ősi anatómai jegyet megőriztek, ám egyes esetekben azok egészen extrém tulajdonságokkal kombinálódtak (pl. rágásra alkalmas fogazat az *Iharkutosuchus*-nál, cursorialis mozgás a *Hungarosaurus*-nál).

Bár a leletanyag még kevés és sok esetben töredékes, egyre több érv szól amellett, hogy az egykori dunántúli-középhegységi szárazulat – a többi, dél-európai/nyugat-tethysi szárazulathoz hasonlóan – valóban szigetként, feltehetően egy nagyobb sziget részeként létezett. Azt, hogy a dunántúli-középhegységi szenon tengeri üledékciklus előtt milyen hosszú időn keresztül létezett ez a szárazföldi környezet, nehéz megmondani, ám van néhány adat, melyek révén óvatos becslésekbe bocsátkozhatunk. A Csehbányai Formáció az iharkúti lelőhelyen kb. 50 méteres vastagságot ér el. A legutóbbi palynológiai elemzések során az itt vett minták a rétegsor több pontjáról származnak, melyek mindegyike az *Oculopollis zaklinskaiae*–*Tetracolporopollenites* (*Brecolpites*) *globosus* Zónát adja. A palynológiai és nannoplankton adatokra épülő, a közép-európai késő-krétára kidolgozott kronosztratigráfiai korreláció (Siegl-Farkas és Wagreich 1996) alapján tudjuk, hogy ez a palynozóna nem lehetett több 250 000 évnél (Bodor és Baranyi 2012), tehát feltehetően az itt vizsgálható 50 méteres rétegsor ennél rövidebb idő alatt rakódott le. A Csehbányai Formáció fúrásokból ismert vastagsági térképe alapján (lásd pl. Haas 1983, Jocha-Edelényi 1988) tudjuk, hogy legnagyobb vastagsága, például a Bakonyjákó környékén vagy a Csehbányai medencében, eléri a 150 métert. Bakonyjákó környékén a rétegsor az iharkútihoz hasonlóan döntően finom törmelékes kőzetekből áll (Jocha-Edelényi 1988), tehát erre, mint az egyik legnagyobb vastagságú rétegsorra kb. háromszor annyi képződési időt feltételezhetünk, mely maximális esetben 750 000 év (valószínű, hogy ennél jóval kevesebb). Az Iharkúton bányászott Nagytárkányi Bauxit Formációt a lelőhelyen, némi eróziós diszkordanciával, a Csehbányai Formáció fedi. Az iharkúti bauxitlepek képződése egy időhorizonthoz köthető, tehát nem lehetett kimutatni a Dunántúli-középhegység három bauxitképződési szintjeiből az első, Alsóperei Bauxit nyomait, szemben pl. a Halimbai területtel, ahol mindhárom bauxitszint együttes jelenlétére van bizonyíték (Mindszenty et al. 2000). Az iharkúti bauxit képződési időtartamára vonatkozóan nehéz biztosat mondani, de a különböző talajtípusok képződési idejéből (Birkeland 1984, Retallack 1990) annyi tudható, hogy a jó minőségű bauxit (mint oxisol) képződéséhez legalább egy millió év szükséges (Mindszenty et al. 1996), nagyobb vastagságú bauxitlencsék kialakulásához pedig jó eséllyel néhány millió év (Mindszenty et al.

1996, Mindszenty A. 2013, szóbeli közlés). A Dunántúli-középhegységben a szenon szárazulatot megelőző legfiatalabb kőzetek az albai–cenomán korú Pénzeskúti Márga Formáció rétegei (Szives 2007), melynek felszíne a különböző területeken különböző mértékben erodálódott. Legfiatalabb, eróziótól megkímélt rétegei a cenomán közepét képviselik (Bodrogi 1989), de a képződése feltehetően tovább tartott, akár a cenomán végéig, sőt esetleg a turonba is átnyúlhatott (Haas J., 2013, szóbeli közlés). Összességében tehát elmondható, hogy a Dunántúli-középhegységben a késő-krétában kialakult szárazulat feltehetően a turontól, vagy legkésőbb a turon/coniaci határtól a santoni elejéig-közepéig létezett, ami legalább öt millió év. Hogy e dunántúli-középhegységi szárazulat mérete mikor és hogyan változott, és hogy mikor alakult ki szárazföldi összeköttetés pl. a Kelet-Alpok vagy az Északi-Mészkőalpok (Wagreich és Faupl 1994), vagy a középső Nyugati-Kárpátok (Mišík 1994) szárazulataival, egyelőre nem lehet megmondani. Öt millió év mindenestre hosszú idő, és ez alatt egy elszigetelt szárazföldi gerinces fauna sok változáson mehet keresztül, még akkor is, ha az első benépesülést követően nem érkeznek új jövevények. Kiváló példa erre a Galápagos-szigetek madárfaunája. Itt a ragadozók hiányának köszönhetően röpképtelenné váltak a kormoránok (*Phalacrocorax harrisi*), de említhetjük az egyetlen közös ősré visszavezethető híres Darwin-pintyek 15 fajtát (valójában sármány-félék, és nem állnak közeli rokonságban a valódi pintyekkel), melyek leginkább a táplálkozási módot és a fogyasztott táplálék minőségét illetően csőrük méretében és morfológiájában különböznek. A szigetfaunák esetében gyakran tapasztalt méretbeli változásokhoz (nanizmus, gigantizmus) azonban nem szükséges több millió évnnyi elszigeteltség (lásd Benton et al. 2010 és az ott listázott irodalmak). A Mediterráneum szigeteinek plio-pleisztocénben létezett faunái (pl. Kréta, Szicília, Szardínia; Azzarolli 1982, De Vos et al. 2007, Palombo 2007, 2008) vagy a Wrangel-sziget, illetve egyéb, a Csendes-óceán északi részén lévő szigeteken élt mamutok alapján (Guthrie 2004) tudjuk, hogy néhány ezer év is bőven elegendő ahhoz, hogy új, sokszor törpe- vagy óriásnövésű formák alakuljanak ki.

Amíg az erdélyi lelőhelyeken a *Magyarosaurus dacus* Sauropoda dinoszaurusz egyértelműen törpenövésűnek tekinthető (Stein et al. 2010), és a franciaországi *Rhabdodon* egyik faja pedig bizonyítottan óriásnövésűnek (Ősi et al. 2012b), az iharkúti gerinces faunában egyelőre nincs minden szempontból bizonyíthatóan törpe- vagy óriásnövésű faj. Az egyetlen genus, ahol a törpenövés esete felmerülhet, a nemrégiben beazonosított *Struthiosaurus* (Ősi és Prondvai 2013), melyet Európa minden fontosabb késő-kréta lelőhelyéről leírtak. A maradványok azonban igen töredékesek, ezért e genus rendszertani helyzete még vitatott (Carpenter 2001, Ősi 2005, Thompson et al. 2012). Ebből kifolyólag nehéz megmondani, hogy a Nodosauridae családon belül egy basalis taxonnal van dolgunk, mely, a már korábban említett

*Mochlodon*hoz hasonlóan, megőrizte ősei kis (2-3 m) testméretét, vagy a családon belül egy korán elvált ágat képvisel, ahol a 4-5 méteres rokonfajokhoz képest jelentős testméret redukció történt.

Az iharkúti fajok rokonsági kapcsolatainak vizsgálata azonban egyértelműen mutatja, hogy az a néhány millió éven keresztül létezett szárazulat, melynek rész volt a Dunántúli-középhegység, egyfajta refúgiumként létezett, ahol a különböző fajok ősi tulajdonságai hosszú időn keresztül fennmaradhattak.

6. ÖSSZEFOGLALÁS

6.1. Eredmények, következtetések

Célirányos kutatások eredményeként 2000-ben felfedeztük Magyarország első, szisztematikusan gyűjthető mezozoikumi ősszerű gerinces lelőhelyét a Bakonyban, az iharkúti bauxitbányák területén. Egy kutatócsoport keretében az elmúlt 14 év során éves rendszerességgel végeztünk ásatásokat a lelőhelyen, melynek eredményeként a felső-kréta Csehbányai Formáció közel 500 m²-nyi csonttartalmú rétegét tártuk fel, és több mint 10 000 csont- és fogmaradványt, illetve részleges csontvázat gyűjtöttünk be. Ennek az egyedülálló leletanyagnak egy jelentős részét Archosauria faunaelemek (Crocodyliformes, Pterosauria, Dinosauria) maradványai alkotják, melyek e dolgozatban megfogalmazott eredmények alapját képezték.

Az iharkúti Archosauria faunát ezidáig biztosan 14 taxon képviseli, köztük négy krokodil (*Doratodon* sp., *Theriosuchus*-rokon forma, *Allodaposuchus*-rokon forma, *Iharkutosuchus makadii*), két pteroszaurusz (*Bakonydraco galaczi*, *Pterodactyloidea* indet.), hét nem madár dinoszaurusz (*Tetanurae* indet., *Abelisauridae* indet., *Pneumatoraptor fodori*, *Hungarosaurus tormai*, cf. *Struthiosaurus* sp., *Mochlodon vorosi*, *Ajkaceratops kozmai*) és egy madár (*Bauxitornis mindsentyae*). A fajszinten meghatározott formák közül az *Iharkutosuchus*, a *Hungarosaurus* és a *Mochlodon* nagyban hozzájárult az adott csoportok rendszertani kapcsolatainak tisztázásához. Az *Iharkutosuchus* vizsgálatai világossá tették a korábban csak egy angliai faj alapján dokumentált Hylaeochampsidae család (Owen 1874) késő-kréta európai elterjedését, és egyúttal igazolták az Eusuchia krokodilok egy korai ágának specializációját. Az *Iharkutosuchus* paleobiológiai vizsgálatai bizonyították először, hogy a krokodilok esetében is kialakult a korábban csak emlősöknél ismert oldalirányú állkapocsmozgással járó oralis táplálékfeldolgozás.

A *Doratodon* leletek egyértelműen bizonyítják a Gondwana-eredetű Sebecosuchia krokodilok jelenlétét Európában már a santoni idején. A kistermetű *Theriosuchus*-rokon krokodil maradványainak felfedezése pedig tovább erősíti azt az elméletet, miszerint az Atoposauridae krokodilok elterjedt ragadozók/dögevők voltak Európa késő-kréta szigetvilágában.

Az iharkúti gerinces lelőhelyről került elő Európa egyik leggazdagabb pteroszaurusz-leletanyaga, melyből az azhdarchid *Bakonydraco* mellett csontszövet-tani vizsgálatok révén egy új taxont is sikerült felismerni (Prondvai et al. in press). A pteroszaurusz leletanyag

különlegessége a mandibularis symphysisek rendkívüli gyakorisága (közel 60 példány), mely azt mutatja, hogy ezek az állatok igen gyakoriak lehettek az egykori iharkúti szárazulaton.

A nem madár dinoszauruszok között három ragadozót és négy növényevőt sikerült azonosítani. A ragadozó Theropoda dinoszauruszok egy kevert együtttest mutatnak: amíg a csúcsragadozó, primitív Tetanurae Theropodak jura és kora-kréta nyugat-európai formákkal mutatnak rokonságot, az Abelisauridae leletek tovább erősítik a Gondwana-eredetű csoportok jelenlétét a nyugat-tethysi szigetvilágban. A kistermetű *Pneumatoraptor* leginkább a Dromaeosauridae családhoz áll közel, melynek ázsiai affinitást mutató rokona az erdélyi *Balaur* is (Csiki et al. 2010); a hazai leletek töredékessége miatt azonban a *Pneumatoraptor* ázsiai eredete egyelőre nem bizonyítható.

Az iharkúti lelőhely az első Európában, ahonnan két különböző Ankylosauria dinoszaurusz szimpatrikus jelenlétére derült fény (Ősi és Prondvai 2013). A 4-4,5 méteres *Hungarosaurus*ra jellemző volt az erősen felboltozódó kisagy, a megnyúlt és közel azonos hosszúságú mellső és hátsó végtagok, és a gerincoszlop mentén elhelyezkedő paravertebralis elemek. Ezek a tulajdonságok arra utalnak, hogy a többi Ankylosaurianál gyorsabb mozgású, agilis állat lehetett. Ezzel szemben a fele akkora *Struthiosaurus* egy jóval zömökebb, rövid mellső végtaggal jellemezhető genus volt, melynek iharkúti képviselője a genus legkorábbi előfordulása.

A *Hungarosaurus* fogain elvégzett kopásvizsgálatok egyértelműen bizonyították, hogy alsó és felső fogaik egy komplex állkapocsmechanizmus révén találkoztak egymással, mely elősegítette a táplálék hatékony megrágását. A precíz okklúzió mellett jellemző volt a mandibula záródás közbeni hátrafelé mozgása (palinalis mozgás), mely tovább növelte a növényi táplálék hatékonyabb összerágását. A *Hungarosaurus*ra jellemző komplex állkapocsmechanizmus elsőként bizonyítja, hogy az Ankylosauriak Nodosauridae családjában is jelen volt a hatékony oralis táplálékfeldolgozás, mely minden bizonnyal a Thyreophorak között több ágon (*Scelidosaurus*, *Euoplocephalus*), egymástól függetlenül jelent meg.

Az iharkúti rhabdodontid dinoszaurusz, a *Mochlodon vorosi* maradványai segítettek tisztázni a kelet-ausztriai *M. suessi* maradványainak taxonómiai besorolását, és tovább erősítik a két terület dinoszaurusz faunájának közeli rokonságát. A *Mochlodon* fajok és a többi európai rhabdodontid dinoszaurusz csontjain elvégzett csontszövet-tani vizsgálatok, és combcsontjaik hosszának a kladisztikai analízis alapján kapott törzsfán való térképezése jól mutatja, hogy komoly méretbeli különbség létezett a nyugat- és kelet-európai rhabdodontid kládok között. A csoport testméret-evolúciójának rekonstrukciója alapján az Ornithopoda ősök feltételezhető testméretéhez képest az erdélyi *Zalmoxes* valamelyest nagyobb volt, tehát nem tekinthető

törpenövésűnek (contra Benton et al. 2010), a *Mochlodon*-nál tapasztalt testméret pedig csak minimálisan kisebb, mint az őské, tehát a törpenövés a *Mochlodon* fajknál sem igazolható egyértelműen. Ezzel szemben kimutattuk, hogy a combcsont alapján 3-4-szer nagyobb nyugat-európai *Rhabdodon* testmérete autapomorf óriásnövés következménye.

Az iharkúti kutatások során minden bizonnyal a legmeglepőbb felfedezést az *Ajkaceratops* maradványai jelentették, melyek elsőként igazolták a korábban csak Észak-Amerikából és Ázsiából ismert *Ceratopsia* dinoszauruszok európai jelenlétét. Ez a felfedezés egyértelműen mutatta, hogy Európa késő-kréta szigetvilágának gerinces lelőhelyei mindmáig számos újdonságot adhatnak, melyek megismerésével egyre pontosabb képet alkothatunk e szigetvilág őssálatföldrajzi viszonyairól.

Az iharkúti késő-kréta gerincesek állatföldrajzi értékelése egy összetett, különböző eredetű elemekből álló faunát mutat, mely alapján kijelenthető, hogy az egykori iharkúti szárazulat mind refúgiumként, mind tranzitterületként működött, ahol amellet, hogy számos esetben megőrződtek az ősi tulajdonságok, bizonyos fajok a csoportjukban egészen különlegessé váltak. A felfedezett fajok között vannak kozmopolita, paleolaurázsiai, mezoeuramerikai, és eurázsiai elterjedésűek, továbbá egyes fajok Gondwana-eredetűek, míg másokat kizárólag Európából ismerünk. Az iharkúti gerinces fauna család szinten sok tekintetben hasonlít Európa többi késő-kréta kontinentális gerinces faunájához, ám genus- vagy fajsinten már újdonságok mutatkoznak. Az egykori szárazulat elszigetelt, refúgium jellegét mutatja, hogy számos taxon jóval idősebb, legtöbb esetben kora-kréta formákkal rokonítható.

A földtani adatok alapján kijelenthető, hogy a dunántúli-középhegységi szárazulat közvetlenül a szenon tengeri üledékképződést megelőzően, kb. 5 millió éven keresztül (késő-turon–késő-santoni) létezett. Bár az iharkúti leletegyüttes ennek az időtartamnak csak a legvégéről nyújt információt, kivételesen fontos Európa késő-kréta gerinces őssálatföldrajzának megértésében, hiszen jelen pillanatban ez az egyetlen santoni korú kontinentális gerinces lelőhely kontinensünkön. Az iharkúti faunát megelőző, több millió évnnyi időszak, nem csak a Bakonyban, de Európa-szerte is gyakorlatilag ismeretlen. Reméljük, hogy a jövőbeni kutatások, újabb felfedezések szűkítik ezt az űrt és felfedik a késő-kréta időszak szárazföldi gerincesekre nézve még ismeretlen korszakait a nyugat-tethysi szigetvilágban.

6.2. A további kutatások irányai

Az iharkúti ásatások első 12 évében részben a bányatevékenységnek, részben az egyéb feltételek hiányának köszönhetően egyszerű, bontásos technikával tártuk fel a Csehbányai Formáció csonttartalmú rétegeit. 2013-tól egy új, háromdimenziós térképezéssel és

adatrögzítéssel egybekötött gyűjtési technikát alkalmazunk, melynek eredményeként minden előkerült lelet (2013-ban 717 csontlelet, 102 koprolit) pontos koordinátáit és a leletek egymáshoz viszonyított helyzetét is ismerjük. A 2013-ban indult, és első körben 10 évre tervezett, új típusú feltáró munka révén várhatóan egy 500 m²-es területet fogunk tudni háromdimenziós térképen megjeleníteni, ahol az egyes csontok helyzetén kívül a taxonómiai adatokat feltüntetve láthatjuk az esetlegesen összetartozó, ám az áramló közeg által szétmozgatott csontvázak egyes részeit is.

Az iharkúti gerinces fauna egy jelentős része taxonómiai és anatómai szempontból mára dokumentált. Ám összehasonlítva például az erdélyi lelőhelyekről ismert, jóval diverzebb faunával (Weishampel et al. 2010) feltételezzük, hogy további leletek révén még számos taxon felfedezése vár ránk, melyek részletes dokumentálása jövőbeli feladatunk.

A már ismert iharkúti faunával kapcsolatban is számos kérdés vár még megválaszolásra. Ezek közül az egyik, Európa őssálatföldrajza szempontjából is jelentős, a *Ceratopsia* fogak *Rhabdodontidae* fogaktól való elkülönítése, mely sikeres módszer kidolgozása esetén a többi európai gerinces anyag esetében is alkalmazható.

A *Hungarosaurus* fogkopás- és állkapocsmechanizmus-vizsgálatai nyomán további cél a teljes Ankylosauria klád táplálkozással kapcsolatos jegyeinek vizsgálata és azok evolúciója a csoport közel 140 millió éves története során.

A csontszövet-tani vizsgálatok új perspektívát jelentenek akár egy faj, akár egy tágabb csoport paleobiológiai kérdéseinek megválaszolását illetően. Bár az ilyen irányú kutatások a 2011-ben alapított MTA-ELTE Lendület Kutatócsoport keretében már megkezdődtek, remélhetőleg a jövőben ezek folytatódnak, többek között az eddig ilyen szempontból még nem vizsgált taxonokkal.

Hosszú távú cél az európai késő-kréta szigetvilág feltérképezése, újabb lelőhelyek, csonttartalmú rétegek keresése, hogy egyre többet tudjunk meg Európa késő-krétában létezett szárazulatairól, a szárazulatok egymáshoz viszonyított térbeli és időbeli elterjedéséről, és azok élővilágának fejlődéséről, vándorlásáról és elterjedéséről.

Az iharkúti ősgérmes lelőhely ablakot nyitott egy korábban ismeretlen világra Európa késő-kréta szigetvilágában, ám ez az ablak még csak résnyire van nyitva. Hiszem, hogy kemény munkával, újabb felfedezések és további kutatások révén ez az ablak kitárul, és még sok ismeretlenre derül fény.

7. FELHASZNÁLT IRODALOM

- Accarie, H., Beaudoin, B., Dejax, J., Fries, G., Michard, J.-G., Taquet, P. (1995): Découverte d'un Dinosauré théropode nouveau (*Genusaurus sisteronis* n. g., n. sp.) dans l'Albien marin de Sisteron (Alpes de Haute-Provence, France) et extension au Crétacé inférieur de la lignée cératosaureenne. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Sér. IIA*, **320**, 327–334.
- Allain, R. (2002): Discovery of megalosaur (Dinosauria, Theropoda) in the Middle Bathonian of Normandy (France) and its implications for the phylogeny of basal Tetanurae. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **22**, 548–563.
- Allain, R., Pereda-Suberbiola, X. (2003): Dinosaurs of France. *Comptes Rendus Palevol*, **2**, 27–44.
- Allain, R., Tykoski, R., Aquesbi, N., Jalil, N.E., Monbaron, M., Russell, D., Taquet, P. (2007): An Abelisauroid (Dinosauria: Theropoda) from the Early Jurassic of the High Atlas Mountains, Morocco, and the Radiation of Ceratosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **27**, 610–624.
- Antunes, M.T., Mateus, O. (2003): Dinosaurs of Portugal. *Comptes Rendus Palevol*, **2**, 77–95.
- Astibia, H., Buffetaut, E., Buscalioni, A.D., Cappetta, H., Corral, C., Estes, R., Garcia-Garmilla, F., Jaeger, J.J., Jiménez-Fuentes, E., Le Loeuff, J., Mazin, J. M., Orue-Etxebarria, X., Pereda-Suberbiola, J., Powell, J. E., Rage, J.-C., Rodriguez-Lazaro, J., Sanz, J. L., Tong, H. (1990): The fossil vertebrates from Laño (Basque Country, Spain); new evidence on the composition and affinities of the Late Cretaceous continental faunas of Europe. *Terra Nova*, **2**, 460–466.
- Astibia, H., Murelaga, X., Pereda-Suberbiola, X., Elorza, J.J., Gómez-Alday, J.J. (1999): Taphonomy and Palaeoecology of the Upper Cretaceous Continental Vertebrate-Bearing Beds of the Laño Quarry (Iberian Peninsula). *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Alava*, **14**, 43–104.
- Azzarolli, A. (1982): Insularity and its effects on terrestrial vertebrates: evolutionary and biogeographic aspects. In: Gallitelli, E.M. (Ed.): *Palaeontology, Essential of Historical Geology*. S.T.E.M. Mucchi, Modena, 193–213.
- Barrett, P.M. (2001): Tooth wear and possible jaw action of *Scelidosaurus harrisonii* Owen and a review of feeding mechanisms in other thyreophoran dinosaurs. In: Carpenter, K. (Ed.): *The Armored Dinosaurs*. Indiana University Press, Bloomington, 25–52.
- Barrett, P.M., Butler, R.J., Edwards, N.P., Milner, A.R. (2008): Pterosaur distribution in time and space: an atlas. *Zitteliana B*, **28**, 61–107.

- Behrensmeyer, A.K. (1982): Time resolution in fluvial vertebrate assemblages. *Paleobiology*, **8/3**, 211–227.
- Behrensmeyer, A.K. (1991): Terrestrial Vertebrate Accumulations. In: Allison, P., Briggs, D.E.G., (Eds): *Releasing the Data Locked in the Fossil Record*. Plenum Press, New York, 291–335.
- Bennett, S.C. (1996): Year-classes of pterosaurs from the Solnhofen Limestone of Germany: taxonomic and systematic implications. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **16**, 432–444.
- Bennett, S.C. (2001): The osteology and functional morphology of the Late Cretaceous pterosaur *Pteranodon*. Part II. Functional morphology. *Palaeontographica, Abteilung A*, **260**, 113–153.
- Benton, M.J., Shishkin, M.A., Unwin, D.A., Kurochkin, E.N. (2000): *The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia*. Cambridge University Press, Cambridge, 1-696.
- Benton, M.J., Csiki, Z., Grigorescu, D., Redelstorff, R., Sander, P.M., Stein, K., Weishampel, D.B. (2010): Dinosaurs and the island rule: The dwarfed dinosaurs from Hațeg Island. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **293**, 438–454.
- Berg, D.E. (1966): Die Krokodile, insbesondere *Asiatosuchus* und aft. *Sebecus*? aus Eozän von Messel bei Darmstadt/Hessel. *Abhandlungen des Hessischen Landesamtes für Bodenforschung*, **52**, 1–105.
- Birkeland, P.W. (1984): *Soils and geomorphology*. Oxford University Press, New York, 1-372.
- Blakey, R.C. (2001): Regional paleogeographic views of earth history. University of Northern Arizona Geology Department Web site, <http://jan.ucc.nau.edu/~rcb7/globaltext.html>.
- Bodor, E., Baranyi, V. (2012): Palynomorphs of the Normapolles group and related plant mesofossils from the Iharkút vertebrate site, Bakony Mountains (Hungary). *Central European Geology*, **55/3**, 259–292.
- Bodrogi, I. (1989): A Pénzeskúti Márga Formáció plankton Foraminifera sztratigráfiája. *Magyar Állami Földtani Intézet Évkönyve*, **63/5**, 1–127.
- Bodrogi, I., Fogarasi, A. (1995): The Santonian-Campanian boundary in the ‘Senonian’ of the Bakony Mts. (Transdanubian Range). 2nd International Symposium on Cretaceous Stage Boundaries, Brussels (Belgium), 1995, 23.
- Bonaparte, J.F. (1970): *Pterodaustro guinazui* gen. et sp. nov. Pterosaurio de la Formacion Lagarcito, Provincia de San Luis, Argentina y su significado en la geologia regional (Pterodactylidae). *Acta Geologica Lilloana*, **10**, 209–225.
- Bonaparte J.F. (1986): A new and unusual Late Cretaceous mammal from Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **6**, 264–270.

- Bonaparte, J.F. (1991): The Gondwanian theropod families Abelisauridae and Noasauridae. *Historical Biology*, **5/1**, 1–25.
- Bonaparte, J.F., Novas, F.E. (1985): *Abelisaurus comahuensis*, n. g., n. sp., Carnosauria of the Late Cretaceous of Patagonia. *Ameghiniana*, **21**, 259–265.
- Botfalvai, G., Ősi, A. (2013): Taxoneloszlás, biodiverzitás és felhalmozódási körülmények az iharkúti késő-kréta őssgerinces lelőhelyen. 16. Magyar Őslénytani Vándorgyűlés, Program, előadáskivonatok, kirándulásvezető, 13–14.
- Botfalvai, G., Ősi, A., Korbély, B., Czirják, G., Makádi, L., Szentesi, Z., Hajdu, Zs., Iván, V., Hangsághy, Zs., Mindszenty, A. (2012): Fontosabb szedimentológiai jellegek és a csonttartalmú rétegek az iharkúti késő-kréta (santoni) gerinces lelőhelyen. 15. Magyar Őslénytani Vándorgyűlés, Program, előadáskivonatok, kirándulásvezető, 8–9.
- Bramble, D., Wake, D.B. (1985): Feeding mechanisms of lower tetrapods. In: Hildebrand, M., Bramble, D., Liem, K., Wake, D.B. (Eds): *Functional Vertebrate Morphology*. Cambridge: Harward University Press, 230–261.
- Brett-Surman, M.K., Paul, G. (1985): A new family of bird-like dinosaurs linking Laurasia and Gondwanaland. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **5**, 133–138.
- Brinkmann, W. (1989): Vorläufige Mitteilung über die Krokodilier-Faunen aus dem Ober-Jura (Kimmeridgium) der Kohlegrube Guimarota, bei Leiria (Portugal) und der Unter-Kreide (Barremium) von Uña (Provinz Cuenca, Spanien). *Documenta Naturae*, **56**, 1–28.
- Brinkmann, W. (1992): Die Krokodilier-fauna aus der Unter-Kreide (Ober-Barremium) von Uña (Provinz Cuenca, Spanien). *Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen* **5**, 1–123.
- Brochu, C.A. (2004): Alligatorine phylogeny and the status of *Allognathosuchus* Mook, 1921. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **24/4**, 857–873.
- Bronzati, M., Montefeltro, F.C., Langer, M.C. (2012): A species-level supertree of Crocodyliformes, *Historical Biology*, DOI:10.1080/08912963.2012.662680.
- Brown, B. (1908): The Ankylosauridae, a new family of armored dinosaurs from the Upper Cretaceous. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **24**, 187–201.
- Buffetaut, E. (1979): Revision der Crocodylia (Reptilia) aus den Gosau-Schichten (Ober-Kreide) von Österreich. *Beiträge zur Paläontologie von Österreich*, **6**, 89–105.
- Buffetaut E. (1988): The Ziphodont Mesosuchian Crocodile from Messel: a reassessment. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **107**, 211–221.
- Buffetaut, E. (1989): Archosaurian reptiles with Gondwanan affinities in the Upper Cretaceous of Europe. *Terra Nova*, **1**, 69–74.

- Buffetaut, E. (1998): First evidence of enantiornithine birds from the Upper Cretaceous of Europe: postcranial bones from Cruzy (Hérault, France). *Oryctos*, **1**, 127–130.
- Buffetaut, E. (1999): Pterosauria from the Upper Cretaceous of Laño (Iberian Peninsula): a preliminary comparative study. *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Alava*, **14**, 289–294.
- Buffetaut, E., Le Loeuff, J. (1991): Late Cretaceous dinosaur faunas of Europe: some correlation problems. *Cretaceous Research*, **12**, 159–176.
- Buffetaut, E., Le Loeuff, J. (1995): Discovery of a New Theropod Dinosaur *Genusaurus sisteronis* ng., n. sp. in the Marine Albian of Sisteron (Alpes-de-Haute-Provence, France) and the Extension into the Lower Cretaceous of the Ceratosaur Lineage. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Sér. IIA*, **321/1**, 79–80.
- Buffetaut, E., Mechin, P., Mechin-Salessy, A. (1988): Un dinosaure Théropode d'affinités gondwaniennes dans le Crétacé supérieur Provance. *Comptes Rendus de l'Académie Sciences, Sér. IIA*, **306**, 153–158.
- Buffetaut, E., Cuny, G., Le Loeuff, J. (1991): French dinosaurs: The best record in Europe? *Modern Geology*, **16**, 17–42.
- 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. (1999): Un nouveau gisement de vertébrés du Crétacé supérieur à Cruzy (Hérault, Sud de la France). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Sér. IIA*, **328**, 203–208.
- Buffetaut, E., Grigorescu, D., Csiki, Z. (2003): Giant azhdarchid pterosaurs from the terminal Cretaceous of Transylvania (Western Romania). In: Buffetaut, E., Mazin, J.-M. (Eds): *Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs*. Geological Society of London, Special Publication, **217**, 91–104.
- Bunzel, E. (1870): Notice of a fragment of a reptilian skull from the Upper Cretaceous of Grünbach. *Quarterly Review of the Geological Society of London*, **26**, 394.
- Bunzel, E. (1871): Die Reptilfauna der Gosau-Formation in der Neuen Welt bei Wiener-Neustadt. *Abhandlungen der Geologische Reichsanstalt*, **5**, 1–18.
- Busbey, A.B. (1989): Form and function of the feeding apparatus of *Alligator mississippiensis*. *Journal of Morphology*, **202**, 99–127.

- Busbey, A.B. (1995): The structural consequences of skull flattening in crocodilians. *In*: Thomson, J.J. (Ed.): Functional morphology in vertebrate paleontology. Cambridge University Press, 173–192.
- Buscalioni, A.D., Ortega, F., Vasse, D. (1997): New crocodiles (Eusuchia: Alligatoroidea) from the Upper Cretaceous of southern Europe. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Sér. IIA*, **325**, 525–530.
- Buscalioni, A.D., Ortega, F., Weishampel, D.B., Jianu, C.M. (2001): A revision of the crocodyliform *Allodaposuchus precedens* from the Upper Cretaceous of the Hațeg Basin, Romania. Its relevance in the phylogeny of Eusuchia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **21/1**, 74–86.
- Buscalioni, A.D., Piras, P., Vullo, R., Signore, M., Barbera, C. (2011): Early eusuchia crocodylomorpha from the vertebrate-rich Plattenkalk of Pietraroia (Lower Albian, southern Apennines, Italy). *Zoological Journal of the Linnean Society*, **163**, 199–227.
- Cai, Z., Wei, F. (1994): On a new pterosaur (*Zhejiangopterus linhaiensis* gen. et sp. nov.) from Upper Cretaceous in Linhai, Zhejiang, China. *Vertebrata Palasiatica*, **7**, 181–194.
- Carpenter, K. (2001): Phylogenetic Analysis of the Ankylosauria. *In*: Carpenter, K. (Ed.): The Armored Dinosaurs. Indiana University Press, Bloomington, Indiana, 455–483.
- Carpenter, K., Dilkes, D., Weishampel, D.B. (1995): The dinosaurs of the Niobrara Chalk Formation (Upper Cretaceous, Kansas). *Journal of Vertebrate Paleontology*, **15**, 275–297.
- Carrano, M.T., Sampson, S.D. (2008): The phylogeny of Ceratosauria (Dinosauria: Theropoda). *Journal of Systematic Palaeontology*, **6**, 183–236.
- Carrano, M.T., Sampson, S.D., Forster, C.A. (2002): The osteology of *Masiakasaurus knopfleri*, a small abelisauroid (Dinosauria: Theropoda) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **22/3**, 510–534.
- Cau, A., Arduini, P. (2008): *Enantiophoenix electrophyla* gen. et sp. nov. (Aves, Enantiornithes) from the Upper Cretaceous (Cenomanian) of Lebanon and its phylogenetic relationships. *Atti della Società italiana di Scienze naturali e del Museo civico di Storia naturale in Milano*, **149**, 293–324.
- Chiappe, L.M. (1992): Enantiornithine tarsometatarsi and the avian affinity of the Late Cretaceous Avisauridae. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **12**, 344–350.
- Chiappe, L.M. (1993): Enantiornithine (Aves) tarsometatarsi from the Cretaceous Lecho Formation of northwestern Argentina. *American Museum Novitates*, **3083**, 1–27.

- Chiappe, L.M. (1996): Late Cretaceous birds of southern South America: anatomy and systematics of *Enantiornithes* and *Patagopteryx deferrariisi*. Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen, **30**, 203–244.
- Chinnery, B. (2004): Description of *Prenoceratops pieganensis* gen. et. sp. nov. (Dinosauria: Neoceratopsia) from the Two Medicine Formation of Montana. Journal of Vertebrate Paleontology, **24**, 572–590.
- Chinnery, B.J., Lipka, T.R., Kirkland, J.I., Parrish, J.M., Brett-Surman, M.K. (1998): Neoceratopsian teeth from the Lower and middle Cretaceous of North America. In: Lucas, S.G., Kirkland, J.I., Estep, J.W. (Eds): Lower and Middle Cretaceous Ecosystems. New Mexico Museum of Natural History Science Bulletin, **14**, 297–302.
- Clark, J.M., Norell, M.A. (1992): The Early Cretaceous crocodylomorph *Hylaeochampsa vectiana* from the Wealden of Isle of Wight. American Museum Novitates, **3032**, 1–19.
- Codrea, V., Vremir, M., Jipa, C., Godefroit, P., Csiki, Z., Smith, T., Farcas, C. (2010): More than just Nopcsa's Transylvanian dinosaurs: A look outside the Hațeg Basin. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **293**, 391–405.
- Company, J. (2004): Vertebrados continentales del Cretácico Superior (Campaniense–Maastrichtiense) de Valencia. PhD dissertation, Universitat de València, Valencia, Spain, 1-410.
- Company, J., Ruiz-Omeñaca, J.I., Pereda-Suberbiola, X. (1999): A long-necked pterosaur (Pterodactyloidea, Azhdarchidae) from the Upper Cretaceous of Valencia. Geologie en Mijnbouw, **78**, 319–333.
- Company, J., Pereda-Suberbiola, X., Ruiz-Omeñaca, J.I., Buscalioni, A.D. (2005): A new species of *Doratodon* (Crocodyliformes: Ziphosuchia) from the Late Cretaceous of Spain. Journal of Vertebrate Paleontology, **25**, 343–353.
- Coombs, W.P., Jr. (1978a): An endocranial cast of *Euoplocephalus* (Reptilia, Ornithischia). Palaeontographica Abteilung A, **161**, 176–182.
- Coombs, W.P., Jr. (1978b): Forelimb muscles of the Ankylosauria (Reptilia, Ornithischia). Journal of Paleontology, **52**, 642–657.
- Coombs, W.P., Jr., Maryanska, T. (1990): Ankylosauria. In: Weishampel, D.B., Dodson, P., Osmólska, H. (Eds): The Dinosauria. University of California Press, Berkeley, 456–483.
- Cox, C.B. (1980): An outline of the biogeography of the Mesozoic world. Mémoire de la Société Géologique France, **139**, 75–79.

- Csiki, Z., Grigorescu, D. (1998): Small theropods from the Late Cretaceous of the Hațeg Basin (western Romania) – An unexpected diversity at the top of the food chain. *Oryctos*, **1**, 87–104.
- Csiki, Z., Grigorescu, D. (2007): The dinosaur island – new interpretation of the Hațeg Basin vertebrate fauna after 110 years. *Sargetia*, **20**, 5–26.
- Csiki, Z., Vremir, M., Brusatte, S.L., Norell, M.A. (2010): An aberrant island-dwelling theropod dinosaur from the Late Cretaceous of Romania. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **107**, 15357–15361.
- Csontos, L., Vörös, A. (2004): Mesozoic plate tectonic reconstruction of the Carpathian region. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **210**, 1–56.
- Currie, P.J., Rigby Jr., J.K., Sloan, R.E. (1990): Theropod teeth from the Judith River Formation of southern Alberta, Canada. In: Currie, P.J., Carpenter, K. (Eds): *Dinosaur Systematics: Approaches and Perspectives*. Cambridge University Press, Cambridge, 107–125.
- Czirják, G., Hajdu, Zs. (2011): Borostyánok és zárvényaik a felső-kréta Ajkai Köszén Formációból. 14. Magyar Őslénytani Vándorgyűlés, Program, előadaskivonatok, kirándulásvezető, 13–14.
- Cuny G., Buffetaut E., Cappetta H., Martin M., Mazin, J.M., Rose, J.M. (1991): Nouveaux restes de Vertébrés du Jurassique terminal du Boulonnais (Nord de la France). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **180**, 323–347.
- Dalla Vecchia, F.M. (2002): Cretaceous dinosaurs in the Adriatic-Dinaric Carbonate Platform (Italy and Croatia): paleoenvironmental implications and paleogeographical hypotheses. *Memorie Società Geologica Italiana*, **57**, 89–100.
- Dalla Vecchia, F.M. (2009): *Tethyshadros insularis*, a new hadrosauroid dinosaur (Ornithischia) from the Upper Cretaceous of Italy. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **29**, 1100–1116.
- Delfino, M., Codrea, V., Folie, A., Dica, P., Godefroit, P., Smith T. (2008): A complete skull of *Allodaposuchus precedens* Nopcsa, 1928 (Eusuchia) and a reassessment of the morphology of the taxon based on the Romanian remains. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **28/1**, 111–122.
- Dercourt, J., Ricou, L.-E., Vrielinck, B. (1993): *Atlas Tethys, paleoenvironmental maps*, Gauthier-Villars, Paris, 1-307.

- Dercourt, J., Gaetani, M., Vrielynck, B., Barrier, E., Biju-Duval, B., Brunet, M.-F., Cadet, J.-P., Crasquin, S., Sandulescu, M., Eds. (2000): Atlas Peri-Tethys. Palaeogeographical maps. CCGM/CGMW, Paris, 24 maps, 1-269.
- De Vos, J., Van den Hoek Ostende, L., Van den Bergh, G. (2007): Patterns in insular evolution of mammals: a key to island palaeogeography. In: Renema, W. (Ed.): Biogeography, Time, and Place: Distributions, Barriers, and Islands. Topics in Geobiology, Springer, Amsterdam, **29**, 315–345.
- Dunai, M. (2012): *Temnodontosaurus trigonodon* (von Theodori, 1843) a gerecsei alsó-jurából. 15. Magyar Őslénytani Vándorgyűlés, Program, előadáskivonatok, kirándulásvezető, 11.
- 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.
- Eberli, G.P., Bernoulli, D., Sanders, D., Vecsei, A. (1993): From aggradation to progradation: the Maiella Platform. Xbmzzi, Italy. In: Simo T., Scott R.W., Masse J.P. (Eds): Cretaceous Carbonate Platforms. AAPG Memoir, **56**, 213–232.
- Farke A., Sampson S.D., Forster C.A., Loewen M.A. (2009): *Turanoceratops tardabilis* – sister taxon, but not a ceratopsid. Naturwissenschaften, **95**, 645–652.
- Fejfar, O. Kosták, M., Kvacek, J., Mazuch, M., Moucka, M. (2005): First Cenomanian dinosaur from Central Europe (Czech Republic). Acta Palaeontologica Polonica, **50**, 295–300.
- Galton, P.M. (1969): The pelvic musculature of the dinosaur *Hypsilophodon* (Reptilia. Ornithischia). Postilla (Peabody Museum), **131**, 1–64.
- Galton, P.M. (1974): The ornithischian dinosaur *Hypsilophodon* from the Wealden of the Isle of Wight. Bulletin of the British Museum, Geology, **25**, 1–152.
- Galton, P.M. (1989): Crania and endocranial casts from ornithopod dinosaurs of the families Dryosauridae and Hypsilophodontidae (Reptilia: Ornithischia). Geologica et Palaeontologica, **23**, 217–239.
- Galton, P.M., Martin, L.D. (2002): *Enaliornis*, an Early Cretaceous hesperornithiform bird from England, with comments on other Hesperornithiformes. In: Chiappe, L.M., Witmer, L. (Eds): Mesozoic Birds: Above the Head of Dinosaurs. University of California Press, Berkeley, 317–338.
- Garcia, G., Pereda-Suberbiola, X. (2003): A new species of *Struthiosaurus* (Dinosauria: Ankylosauria) from the Upper Cretaceous of Villeveyrac (southern France). Journal of Vertebrate Paleontology, **23**, 156–165.
- Garcia, G., Pincemaille, M., Vianey-Liaud, M., Arandat, B., Lorenz, E., Cheylan, G., Cappetta, H., Michauxa, J., Sudrea, J. (1999): Découverte du premier squelette presque complet de

- Rhabdodon priscus* (Dinosauria, Ornithopoda) du Maastrichtien inferieur de Provence. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Sér. IIA, **328**, 415–421.
- Gaston, R.W., Schellenbach, J., Kirkland, J.I. (2001): Mounted skeleton of the polacanthine ankylosaur *Gastonia burgei*. In: Carpenter, K. (Ed.): The armored dinosaurs. Indiana University Press, Bloomington, 386–398.
- Gauthier, J.A. (1986): Saurischian monophyly and the origin of birds. In: Padian, K. (Ed.): The Origin of Birds and the Evolution of Flight, 8. Memoirs of the California Academy of Sciences, 1–55.
- Gellai, M., Knauer, J., Tóth, K., Szantner, F. (1985): Az iharkúti bauxitterület rétegtani viszonyai. Földtani Közlöny, **115**, 23–44.
- Góczán, F. (1964): Stratigraphic palynology of the Hungarian Upper Cretaceous. Acta Geologica, **8**, 229–264.
- Góczán, F., Siegl-Farkas, Á. (1990): Palynostratigraphical zonation of Senonian sediments in Hungary. Review of Palaeobotany and Palynology, **66**, 361–377.
- Godefroit, P., Lambert, O. (2007): A re-appraisal of *Craspedodon lonzeensis* Dollo, 1883 from the Upper Cretaceous of Belgium: the first record of a neoceratopsian dinosaur in Europe? Bulletin de l' Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Science de la Terre, **77**, 83–93.
- Grigorescu, D. (2010): The Latest Cretaceous fauna with dinosaurs and mammals from the Hăţeg Basin – A historical overview. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **293**, 271–282.
- Grigorescu, D., Venczel, M., Csiki, Z., Limborea, R. (1999): New latest Cretaceous microvertebrate fossil assemblages from the Hăţeg Basin (Romania). Geologie en Mijnbouw, **78**, 301–314.
- Guthrie, R.D. (2004): Radiocarbon evidence of mid-Holocene mammoths stranded on an Alaskan Bering sea island. Nature, **429**, 746–749.
- Haas, G. (1969): On the jaw muscles of ankylosaurs. American Museum Novitates, **2399**, 1–11.
- Haas, J. (1983): Senonian in the Transdanubian Central Range. Acta Geologica Hungarica, **26**, 21–40.
- Haas, J. (1998): A Dunántúli-középhegység felső-kréta képződményeinek rétegtana. In: Bérczi, I., Jámor, Á. (Eds): Magyarország geológiai képződményeinek rétegtana. MOL Rt. és MÁFI, Budapest, 371–378.
- Haas, J. (1999): Late Cretaceous isolated platform evolution in the Bakony Mountains (Hungary). Geologica Carpathica, **50/3**, 241–256.

- Haas, J. (2001): Alpine evolutionary cycle. In: Haas, J. (Ed.): *Geology of Hungary*, Eötvös University Press, Budapest, 1-75.
- Haas, J., Jocha-Edelényi, E. (1979): A dunántúli-középhegységi felsőkréta üledékciklus ösföldrajzi elemzése. *A Magyar Állami Földtani Intézet Évi Jelentése az 1977. évről*, 217–223.
- Haas, J., Jocha-Edelényi, E., Császár, G. (1977): Mezozóos formációk vizsgálata a Dunántúli-középhegységben. *A Magyar Állami Földtani Intézet Évi Jelentése az 1975. évről*, 259–272.
- Haas J., Jocha-Edelényi, E., Császár, G. (1992): Upper Cretaceous coal deposits in Hungary. In: McCabe, P., Parrish, J.T. (Eds): *Controls on the distribution and quality of Cretaceous coals*. Geological Society of America Special Paper, Boulder, Colorado, 245–262.
- Harris, J.D. (1998): A reanalysis of *Acrocanthosaurus atokensis*, its phylogenetic status, and paleobiogeographic implications, based on a new specimen from Texas. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, **13**, 1–75.
- Hay, O.P. (1930): *Second Bibliography and Catalogue of the Fossil Vertebrata of North America*. Carnegie Institution of Washington, **390**, 1–1074.
- Hay, W.W., DeConto, R.M., Wold, C.N., Wilson, K.M., Voigt, S., Schulz, M., Wold-Rossby, A., Dullo, W.-C., Ronov, A.B., Balukhovsky, A.N., Söding, E. (1999): Alternative global Cretaceous paleogeography. In: Barrera, E., Johnson, C.C. (Eds): *Evolution of the Cretaceous Ocean-Climate System*. Geological Society of America, Special Papers, **332**, 1–47.
- Holliday, C.M. (2009): New Perspectives on Dinosaur Jaw Muscle Anatomy. In: Dodson, P. (Ed.): *Unearthing the anatomy of dinosaurs*. The Anatomical Record, Special Issue, **292**, 1246–1265.
- Holliday, C., Witmer, L.M. (2007): Archosaur adductor chamber evolution: Integration of musculoskeletal and topological criteria in jaw muscle homology. *Journal of Morphology*, **268**, 457–484.
- Holtz, T.R., Osmólska, H. (2004): Saurischia. In: Weishampel, D.B., Dodson, P., Osmólska, H. (Eds): *The Dinosauria*. University of California Press, 21–24.
- Holtz, T.R., Molnar, R.E., Currie, P.J. (2004a): Basal Tetanurae. In: Weishampel, D.B., Dodson, P., Osmólska, H. (Eds): *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley, California, 71–110.
- Holtz, T.R., Chapman, R.E., Lamanna M.C. (2004b): Mesozoic biogeography of Dinosauria. In: Weishampel, D.B., Dodson, P., Osmólska, H. (Eds): *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley, California, 627–642.

- Humphries, S., Bonser, R.H.C., Witton, M.P., Martill, D.M. (2007): Did pterosaurs feed by skimming? Physical modelling and anatomical evaluation of an unusual feeding method. *PLoS Biology*, **5/8**, e204.
- Hutchinson, J.R. 2001. The evolution of femoral osteology and soft tissues on the line to extant birds (Neornithes), *Zoological Journal of the Linnean Society* 131, 169–197.
- Huxley, T.H. (1875): On *Stagonolepis Robertsoni*, and on the evolution of the Crocodilia. *Quarterly Journal of the Geological Society London*, **3**, 423–438.
- Ibrahim, N., Unwin, D.M., Martill, D.M., Baidder, L., Zouhri, S., (2010): A new pterosaur Pterodactyloidea: Azhdarchidae from the Upper Cretaceous of Morocco. *PLoS ONE*, **5/5**, e10875.
- Iordansky, N.N. (1964): The jaw muscles of the crocodiles and some relating structures of the crocodilian skull. *Anatomischer Anzeiger*, **115**, 256–280.
- Jaekel, O. (1902a): Wirbelthierreste aus der Trias des Bayonyerwaldes. *In: In Resultate der wissenschaftlichen Erforschung des Balatonsees, Palaontologischer Anhang*. Victor Hornyanszky, Budapest, **1/1**, 4–17.
- Jaekel, O. (1902b): Ueber *Placochelys* n. g. und ihre Bedeutung für die Stammesgeschichte der Schildkröten. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Palaontologie, Abhandlungen*, **1**, 127–144.
- Jaekel, O. (1907): *Placochelys placodonta* aus der Obertrias des Bakony. *Resultate der wissenschaftlichen Erforschung des Balatonsees. Palaontologischer Anhang*. Victor Hornyanszky, Budapest, **3/8**, 1–91.
- Jochs-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.
- Kaup, J. (1834): Versuch einer Eintheilung der Säugethiere in 6 Stämme und der Amphibien in 6 Ordnungen. *Isis von Oken*, **1834**, 311–324.
- Kázmér, M., Kovács, S. (1985): Permian-Paleogene Paleogeography along the Eastern part of the Insubric-Periadriatic Lineament system: Evidence for continental escape of the Bakony-Drauzug Unit. *Acta Geologica Hungarica*, **28**, 71–84.
- Kellner, A.W.A., Langston, W. (1996): Cranial remains of *Quetzalcoatlus* (Pterosauria, Azhdarchidae) from Late Cretaceous sediments of Big Bend National Park, Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **16**, 222–231.
- Kellner, A.W.A., Campos, D.A. (2002): The function of the cranial crest and jaws of a unique pterosaur from the Early Cretaceous of Brazil. *Science*, **297**, 389–392.

- Kielan-Jaworowska Z., Cifelli R.L., Luo Z-X. (2004) Mammals from the age of dinosaurs. New York, Columbia University Press, 1-630.
- Kirkland, J.I. (1998): A polacanthine ankylosaur (Ornithischia: Dinosauria) from the Early Cretaceous (Barremian) of Eastern Utah. In: Lucas, S., Kirkland, J.I., Estep, J.W. (Eds): Lower and Middle Cretaceous Terrestrial Ecosystems. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin, Albuquerque, **14**, 271–281.
- Kirkland, J.I., DeBlieux, D.D. (2010): New basal centrosaurine ceratopsian skulls from the Wahweap Formation (Middle Campanian), Grand Staircase – Escalante National Monument, southern Utah. In: Ryan, M.J., Chinnery-Allgeier, B.J., Eberth, D.A. (Eds): New Perspectives on Horned Dinosaurs. The Royal Tyrell Museum Ceratopsian Symposium, Bloomington, Indiana University Press, 117–140.
- Knauer, J., Siegl-Farkas, Á. (1992): Palynostatigraphic position of the Senonian beds overlying the Upper Cretaceous bauxite formations of the Bakony Mountains. A Magyar Állami Földtani Intézet Évi Jelentése az 1990. évről, 463–471.
- Kordos, L. (1983): Fontosabb szórványleletek a MÁFI gerinces-gyűjteményében (8. közlemény). Dinosaurius lábnyomok (*Komlosaurus carbonis* n. g. n. sp.) a mecseki liászból. A Magyar Állami Földtani Intézet Évi Jelentése az 1981. évről, 503–511.
- Kordos, L. (1989): Dinoszaurusz-lelet a Mecsekben. Tudomány, **5/2**, 17–18.
- Kordos, L. (1997): 180 millió éves krokodilcsontváz a Gerecséből. Természet Világa, **128**, 38–40.
- Kordos, L. (2006): Dinoszauruszok a Kárpát-medencében. Honismeret, **34/1**, 76–80.
- Krause, D.W., Prasad G.V.R., von Koenigswald W., Sahni A., Grine F.E. (1997): Cosmopolitanism among Gondwanan Late Cretaceous mammals. Nature, **390**, 504–507.
- Langer, M.C. (2004): Basal Saurischia. In: Weishampel, D.B., Dodson, P., Osmólska, H. (Eds): The Dinosauria, Second Edition. University of California Press, Berkeley/Los Angeles/London, 25–46.
- Lapparent de Broin, F. de, Murelaga, X. (1999): Turtles from Upper Cretaceous of Laño (Iberian Peninsula). Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Alava, **14**, 135–212.
- Lauprasert, K., Laojumpon, C., Saenphala, W., Cuny, G., Thirakhupt, K., Suteethorn, V. (2010): Atoposaurid crocodyliforms from the Khorat group of Thailand: first record of *Theriosuchus* from Southeast Asia. Paläontologische Zeitschrift, **85**, 37–47.
- Le Loeuff, J. (1991): The Campano–Maastrichtian vertebrate faunas from southern Europe and their relationships with other faunas in the world: Palaeobiogeographical implications. Cretaceous Research, **12**, 93–114.

- Le Loeuff, J. (1998): Evolution paléobiogéographique des faunes de vertébrés continentaux du Jurassique supérieur à la fin du Crétacé. H.D.R. dissertation, Univ. Paul Sabatier, Toulouse, 1-68.
- Le Loeuff, J., Buffetaut, E. (1991): *Tarascosaurus salluvicus* nov. gen., nov. sp., dinosaure théropode du Crétacé supérieur du Sud de la France. *Geobios*, **24**, 585–594.
- Lindgren, J. Currie, P.J., Siverson, M., Rees, J., Cederström, P., Lindgren, F. (2007): The first Neoceratopsian dinosaur remains from Europe. *Paleontology*, **50/4**, 929–937.
- Linnaeus, C. (1758): *Systema Naturae per Regna Tria Naturae, Secundum Classes, Ordines, Genera, Species, cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis*. Tomus I. Editio decima, reformata Lauretius Salvius, Holmiae, Stockholm, 1–824.
- López-Martínez, N., Canudo, J.I., Ardèvol, L., Pereda-Suberbiola, X., Orue-Extebarria, X., Cuenca-Bescós, G., Ruiz-Omeñaca, J.I., Murelaga, X., and Feist, M. (2001): New dinosaur sites correlated with upper Maastrichtian pelagic deposits in the Spanish Pyrenees: Implications for the dinosaur extinction pattern in Europe. *Cretaceous Research*, **22**, 41–61.
- Lü, J.-C., Jin, X., Sheng, Y., Li, Y., Wang, G. & Azuma, Y. (2007): New nodosaurid dinosaur from the Late Cretaceous of Lishui, Zhejiang Province, China. *Acta Geologica Sinica* (English Edition), **81**, 334–350.
- Makádi, L. (2006): *Bicuspidon* aff. *hatzegienzi* (Squamata: Teiidae) from the Upper Cretaceous Csehbánya Formation of Hungary, Bakony Mts. *Acta Geologica Hungarica*, **49**, 373–385.
- Makádi, L. (2013a): A new polyglyphanodontine lizard (Squamata: Borioteiioidea) from the Late Cretaceous Iharkút locality (Santonian, Hungary). *Cretaceous Research*, **46**, 166–176.
- Makádi, L. (2013b): The first known chamopsiid lizard (Squamata) from the Upper Cretaceous of Europe (Csehbánya Formation; Hungary, Bakony Mts). *Annales de Paléontologie*. <http://dx.doi.org/10.1016/j.annpal.2013.07.002>
- Makovicky, P.J. (2001): A *Montanoceratops cerorhynchus* (Dinosauria: Ceratopsia) braincase from the Horseshoe Canyon Formation of Alberta. In: Tanke, D.H., Carpenter, K. (Eds): *Mesozoic Vertebrate Life*. Indiana University Press, Bloomington, 243–262.
- Makovicky, P.J., Apesteguía, S., Agnolin, F. (2005): The earliest dromaeosaurid theropod from South America. *Nature*, **437**, 1007–1011.
- Marsh, C.O. (1881): Principal characters of American Jurassic dinosaurs. Part V., The American Journal of Science and Arts, Series 3, **21**, 417–423.
- Marsh, C.O. (1890): Additional characters of the Ceratopsidae with notice of new Cretaceous dinosaurs. *American Journal of Science*, **39**, 418–426.

- Martin J.E. (2007): New material of the Late Cretaceous globidontan *Acynodon iberoccitanus* (Crocodylia) from southern France. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **217**, 362–372.
- Martin, J.E. (2010): *Allodaposuchus* Nopcsa, 1928 (Crocodylia, Eusuchia) from the Late Cretaceous of southern France and its relationships to Alligatoroidea. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **30**, 756–767.
- Martin, J.E., Delfino, M. (2010): Recent advances on the comprehension of the biogeography of Cretaceous European eusuchians. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **293**, 406–418.
- Martin, J.E., Rabi, M., Csiki, Z. (2010): Survival of *Theriosuchus* (Mesoeucrocodylia: Atoposauridae) in a Late Cretaceous archipelago: a new species from the Maastrichtian of Romania. *Naturwissenschaften*, **97/9**, 845–854.
- Mills, J.R.E. (1967): A comparison of lateral jaw movements in some mammals from wear facets on the teeth. *Archives of Oral Biology*, **12**, 645–661.
- Mindszenty, A., Knauer, J., Szantner, F. (1984): Az iharkúti bauxit üledékföldtani jellegei és felhalmazódási körülményei. *Földtani Közlöny*, **114**, 19–48.
- Mindszenty, A., D’Argenio, B., Aiello, G. (1996): Lithospheric bulge-related uplift as recorded by regional unconformities – the case of Apulia. *Tectonophysics*, **252**, 137–162.
- Mindszenty, A., Csoma, A., Török, Á., Hips, K., Hertelendi, E. (2000): Flexura jellegű előtéri deformációhoz köthető karsztbauxitszintek a Dunántúli-középhegységben. *Földtani Közlöny*, **131**, 107–152.
- Mišík, M. (1994): Senonian paleogeography of the Central Western Carpathians. Abstract book in the IGCP 362 Project Annual Meeting, Smolenica, 1994, 53–56.
- Molnar, R.E. (1980): An ankylosaur (Ornithischia: Reptilia) from the Lower Cretaceous of southern Queensland. *Memoir of the Queensland Museum*, **20**, 77–87.
- Molnar, R.E., Frey, E. (1987): The paravertebral elements of the Australian ankylosaur *Minmi* (Reptilia: Ornithischia, Cretaceous). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, **175**, 19–37.
- Nessov, L.A. (1984): Upper Cretaceous pterosaurs and birds from Central Asia [in Russian]. *Paleontologicheskij Zhurnal*, **1**, 47–57.
- Nessov, L.A., Kaznyshkina, L.F., Cherepanov, G.O. (1989): Ceratopsian dinosaurs and crocodiles of the Mesozoic of Middle Asia. In: Bogdanova, T.N., Khozatsky, L.I. (Eds): *Theoretical and applied aspects of modern paleontology*. Nauka, Leningrad, 144–154.

- Nicosia, U., Petti, F.M., Perugini, G., D'Orazi Porchetti, S., Sacchi, E., Conti, M.A., Mariotti, N., Zarattini, A. (2007): Dinosaur tracks as paleogeographic constraints: new scenarios for the Cretaceous geography of the Periadriatic region. *Ichnos*, **14**, 69–90.
- Nopcsa, F. (1902): Notizen über cretäische Dinosaurier. Sitzungsberichte der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Classe der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, **111/1**, 93–114.
- Nopcsa, F. (1915): Die Dinosaurier des siebenbürgischen Landesteile Ungarns. Mitteilungen aus dem Jahrbuche der königlich ungarischen geologischen Reichsanstalt, **23**, 3–24.
- Nopcsa, F. (1923): On the geological importance of the primitive reptilian fauna of the uppermost Cretaceous of Hungary; with a description of a new tortoise (*Kallokibotium*). Quarterly Journal of the Geological Society of London, **79**, 100–116.
- Nopcsa, F. (1926): Die Reptilien der Gosau in neuer Beleuchtung. Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie B, **14**, 520–523.
- Nopcsa, F. (1928): Paleontological notes on Reptilia. 7. Classification of the Crocodilia. *Geologica Hungarica, Series Paleontologica*, **1**, 75–84.
- Norell, M.A., Makovicky, P. (1999): Important features of the dromaeosaurid skeleton II: information from a newly collected specimens. *American Museum Novitates*, **3282**, 1–5.
- Norell, M.A., Makovicky, P. (2004): Dromaeosauridae. In: Weishampel, D.B., Dodson, P., Osmólska, H. (Eds): *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley, California, 196–209.
- Norman, D.B., Faiers, T. (1996): On the first partial skull of an ankylosaurian dinosaur from the Lower Cretaceous of the Isle of Wight, southern England. *Geological Magazine*, **133**, 299–310.
- Noszky, J. (1951): Jelentés az 1950. évben Magyarországon az É-i Bakony középső és Ny-i részén Alsópere-Zirc-Bakonybél-Ugod és Bakonyjákó térségében végzett bauxitkutató munkálatokról. I-II BKV-Kézirat, 1-297.
- Novacek, M. (1996): *Dinosaurs of the Flaming Cliffs*. Bantam Doubleday Dell Publishing Group Inc. New York, New York, 1-367.
- Novas, F.E., Bandyopadhyay, S. (2001): Abelisaurid pedal unguals from the Late Cretaceous of India. Abstract volume of the VIIth International Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems, Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial, **7**, 145–149.
- O'Connor, P. (2006): Postcranial pneumaticity: an evaluation of soft-tissue influences on the postcranial skeleton and the reconstruction of pulmonary anatomy in archosaurs. *Journal of Morphology*, **267**, 1199–1226.

- O'Connor, P.M., Claessens, L.P.A.M., (2005): Basic avian pulmonary design and flowthrough ventilation in non-avian theropod dinosaurs. *Nature*, **436**, 253–256.
- O'Connor, P.M., Sertich, J.J.W., Stevens, N.J., Roberts, E.M., Gottfried, M.D., Hieronymus, T.L., Jinnah, Z.A., Ridgely, R., Ngasala, S.E., Temba, J. (2010): The evolution of mammal-like crocodyliforms in the Cretaceous period of Gondwana. *Nature*, **466**, 748–751.
- O'Connor, J.K., Chiappe, L.M., Bell, A. (2011): Pre-modern birds: avian divergences in the Mesozoic. In: Dyke, G.J., Kaiser, G. (Eds): *Living Dinosaurs: the evolutionary history of modern birds*. UC Press, 39–116.
- Ortega, F., Buscaloni, A.D., Gasparini, Z. (1996): Reinterpretation and new denomination of *Atacisaurus crassiproratus* (Middle Eocene; Issel, France) as cf. *Iberosuchus* (Crocodylomorpha, Metasuchia). *Geobios*, **29/3**, 353–364.
- Ostrom, J.H. (1961): Cranial morphology of the hadrosaurian dinosaurs of North America. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **122**, 33–186.
- Ostrom, J.H. (1969): Osteology of *Deinonychus antirrhopus*, an unusual theropod from the Lower Cretaceous of Montana. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*, **30**, 1–165.
- Ostrom, J. (1970): Stratigraphy and paleontology of the Cloverly Formation (Lower Cretaceous) of the Bighorn Basin area, Wyoming and Montana. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*, **35**, 1–134.
- Ostrom, J.H. (1974): The pectoral girdle and forelimb function of *Deinonychus* (Reptilia: Saurischia): A correction. *Postilla*, **165**, 1–11.
- Owen, R. (1842): Report on British fossil reptiles, part II. Report of the British Association for the Advancement of Science, **11**, 60–204.
- Owen, R. (1874): Monograph on the fossil Reptilia of the Wealden and Purbeck Formations. No. VI (*Hylaeochampsia*). *Paleontographical Society Monographs*, **27**, 1–7.
- Owen, R. (1878): Monograph on the fossil Reptilia of the Wealden and Purbeck Formations. Supplement No. VIII (*Goniopholis*, *Petrosuchus*, and *Suchosaurus*). *Palaeontological Society Monographs*, **32**, 1–15.
- Owen, R. (1879): Monograph on the fossil reptilia of the Wealden and Purbeck Formations. Supplement No. VI, Crocodilia (*Hylaeochampsia*). *Palaeontological Society Monographs*, **97**, 845–854.
- 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. (2011): Feeding-related characters in basal pterosaurs: implications from jaw mechanism, dental function and diet. *Lethaia*, **44**, 136–152.
- Ősi, A. (2012): *Dinoszauruszok Magyarországon*. GeoLitera Kiadó, Szeged, 1-168.
- 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. (2011): Dental wear and oral food processing in *Caiman latirostris*: analogue for fossil crocodylians with crushing teeth. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paleontologie*, **261**, 201–207.
- 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., Mindszenty, A. (2009): Iharkút, Dinosaur-bearing alluvial complex of the Csehbánya Formation. In: Babinszky, E. (Ed.): *Cretaceous sediments of the Transdanubian Range. Field guide of the geological excursion organized by the Sedimentological Subcommittee of the Hungarian Academy of Sciences and the Hungarian Geological Society*, Budapest, 51–63.
- 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., Rabi, M., Kordos, L., Fitos, A. (2010a): A gerecsei krokodil: a legteljesebb *Steneosaurus* (Thalattosuchia: Teleosauridae) maradvány az alpi liászból. 13. Magyar Őslénytani Vándorgyűlés, Program, előadaskivonatok, kirándulásvezető, 20–21.
- Ősi, A., Apesteguí, S., Kowalewski, M. (2010b): Non-avian theropod dinosaurs from the early Late Cretaceous of Central Europe. *Cretaceous Research*, **31/3**, 304–320.
- Ősi, A., Butler, R., Weishampel, D. (2010c): A Late Cretaceous ceratopsian dinosaur from Europe with Asian affinities. *Nature*, **465**, 466–468.
- Ősi, A., Prondvai, E., Frey, E., Pohl, B. (2010d): New interpretation of the palate of pterosaurs. *The Anatomical Record*, **293**, 243–258.
- Ősi, A., Pálffy, J., Makádi, L., Szentesi, Z., Gulyás, P., Rabi, M., Botfalvai, G., Hips, K. (2011a): Early Jurassic (Hettangian) dinosaur tracksites from the Mecsek Mountains, Hungary. *Ichnos*, **18**, 79–94.
- Ősi, A., Buffetaut, E., Prondvai, E. (2011b): 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. In: Godefroit, P. (Ed.): *Bernissart Dinosaurs and Early Cretaceous Terrestrial Ecosystems*. Indiana University Press, 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
- Ősi, 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.
- Ősi, A., Barrett, P.M., Földes, T., Tokai, R. (elküldve): Wear pattern, dental function and jaw mechanism in the Late Cretaceous ankylosaur *Hungarosaurus*.

- Padian, K. (1986): A taxonomic note on two pterodactyloid families. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **6**, 289.
- Palombo, M.R. (2007): How can endemic proboscideans help us understand the “island rule”? A case study of Mediterranean islands. *Quaternary International*, **169-170**, 105–124.
- Palombo, M.R. (2008): Insularity and its Effects. *Quaternary International*, **182**, 1–184.
- Paul, G.S., Christiansen, P. (2000): Forelimb posture in neoceratopsian dinosaurs: Implications for gait and locomotion. *Paleobiology*, **26**, 450–465.
- Paulin, M.G. (1993): The role of the cerebellum in motor control and perception. *Brain, Behaviour and Evolution*, **41**, 39–50.
- Pearson, R., Pearson, L. (1976): *The vertebrate brain*. Academic Press, London, 1-744.
- Pereda-Suberbiola, X. (2009): Biogeographical affinities of Late Cretaceous continental tetrapods of Europe: a review. *Bulletin d’la Société géologique France*, **180**, 57–71.
- Pereda-Suberbiola, J., Galton, P.M. (1992): On the taxonomic status of the dinosaur *Struthiosaurus austriacus* from the Late Cretaceous of Austria. *Comptes Rendus de l’Académie des Sciences*, **315**, 1275–1280.
- Pereda-Suberbiola, J., Galton, P.M. (1994): Revision of the cranial features of the dinosaur *Struthiosaurus austriacus* Bunzel (Ornithischia: Ankylosauria) from the Late Cretaceous of Europe. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **191**, 173–200.
- Pereda-Suberbiola, X., Sanz, J.L. (1999): The ornithopod dinosaur *Rhabdodon* from the Upper Cretaceous of Laño (Iberian Peninsula). *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Alava*, **14**(Número Especial), 257–272.
- Pereda-Suberbiola, X., Galton, P. (2001): Reappraisal of the nodosaurid ankylosaur *Struthiosaurus austriacus* Bunzel from the Upper Cretaceous Gosau Beds of Austria. In: Carpenter, K. (Ed.): *The Armored Dinosaurs*. Indiana University Press, Bloomington, Indiana, 173–210.
- Prasad, G. V. P., Lapparent de Broin, F. de (2002): Late Cretaceous crocodile remains from Naskal (India): comparisons and biogeographic affinities. *Annales de Paléontologie*, **88**, 19–71.
- Prondvai, E., Bodor, E., Ősi, 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*.
- Prondvai, E. (előkészületben): Histological study of rhabdodontid dinosaurs.
- Puértolas-Pascual, E., Canudo, J.I., Moreno-Azanza, M. (2013): The eusuchian crocodylomorph *Allodaposuchus subjuniperus* sp. nov., a new species from the latest

- Cretaceous (upper Maastrichtian) of Spain. *Historical Biology*, **1**, doi:10.1080/08912963.2012.763034
- Rabi, M. (2005): Alligatoroidea indet. és *Doratodon* cf. *carcharidens* a bakonyi felső-krétából (Csehbányai Formáció, Iharkút). 8. Magyar Őslénytani Vándorgyűlés, Program, előadáskivonatok, kirándulásvezető, 21–22.
- Rabi, M. (2006): Do alligatoroids really derive from North America? Abstract Volume of the 4th Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Paleontologists, Hantkeniana, **5**, 102.
- Rabi, M. (2008): New discovery of the Late Cretaceous ziphodont crocodyliform, *Doratodon* from the Santonian Csehbánya Formation of Hungary. Abstract Volume of the 6th Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Paleontologists, 82.
- Rabi, M. (2009): An update of the Late Cretaceous chelonian and crocodilian fauna of Central Europe. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **29**/3/suppl., 168A.
- Rabi, M., Ősi, A. (2010): Specialized basal eusuchian crocodilians in the Late Cretaceous of Europe: evidence for the hylaeochampsid affinities of *Acynodon* and its implication on alligatoroid biogeography. Abstract Volume of the 8th Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Paleontologists, 71.
- Rabi, M., Delfino, M. (előkészületben): A basal Eusuchian crocodylian from the Upper Cretaceous of Hungary.
- Rabi, M., Vremir, M., Tong, H. (2012): Preliminary overview of Late Cretaceous turtle diversity in eastern Central Europe (Austria, Hungary, and Romania). In: Brinkman, D.B., Holroyd, P.A., Gardner, J.D. (Eds): *Morphology and Evolution of Turtles: Origin and Early Diversification*. Springer, Dordrecht, 307–336.
- Rauhut, O.W.M., Werner, C. (1995): First record of the family Dromaeosauridae (Dinosauria: Theropoda) in the Cretaceous of Gondwana (Wadi Milk Formation, northern Sudan). *Paläontologische Zeitschrift*, **69**, 475–489.
- Retallack, G.J. (1990): *Soils of the Past*. Unwin-Hyman, London, 1-520.
- Rieppel, O. (2001): The cranial anatomy of *Placochelys placodonta* Jaekel, 1902, and a review of the Cyamodontoidea (Reptilia, Placodonta). *Fieldiana*, **45**, 1–101.
- Russell, D.A. (1993): The role of Central Asia in dinosaurian biogeography. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **30**, 2002–2012.
- Rybczynski, N., Vickaryous, M.K. (2001): Evidence of complex jaw movement in the Late Cretaceous ankylosaurid *Euoplocephalus tutus* (Dinosauria: Thyreophora). In: Carpenter, K. (Ed.): *The Armored Dinosaurs*. Indiana University Press, Bloomington, 299–317.

- Sahni, A., Rana, R.S., Prasad, G.V.R. (1987): New evidence for intercontinental Gondwana relationships based on late Cretaceous-earliest Palaeocene coastal fauna from peninsular India. *Proceedings of the Sixth International Gondwana Symposium*, American Geophysical Union, Geophysical Monograph, **41**, 207–218.
- Salgado, L., Coria, R. (1996): First evidence of an ankylosaur (Dinosauria, Ornithischia) in South America. *Ameghiniana*, **33**, 367–371.
- Salgado, L., Gasparini, Z. (2006): Reappraisal of an ankylosaurian dinosaur from the Upper Cretaceous of James Ross Island (Antarctica). *Geodiversitas*, **28/1**, 119–135.
- Schubert, B.W., Ungar, P.S., (2005): Wear facets and enamel spalling in tyrannosaurid dinosaurs. *Acta Palaeontologica Polonica*, **50**, 93–99.
- Schwarz, D., Salisbury, S.W. (2005): A new species of *Theriosuchus* (Atoposauridae, Crocodylomorpha) from the Late Jurassic (Kimmeridgian) of Guimarota, Portugal. *Geobios*, **38/6**, 779–802.
- Schwarz-Wings, D., Rees, J., Lindgren, J. (2009): Lower Cretaceous Mesoeucrocodylians from Scandinavia. *Cretaceous Research*, **30**, 1345–1355.
- Sebők, N., Rabi, M. (előkészületben): Mesoeucrocodylian remains from the Upper Cretaceous Csehbánya Formation.
- Seeley, H.G. (1881): The reptile fauna of the Gosau Formation preserved in the Geological Museum of the University of Vienna. *Quarterly Journal of the Geological Society London*, **37**, 620–702.
- Seeley, H.G. (1888): The classification of the Dinosauria. *Report of the British Association of Advancement of Science*, 1887, 698–699.
- Senter, P. (2007): A method for distinguishing dromaeosaurid manual unguals from pedal „sickle claws”. *Bulletin of the Gunma Museum of Natural History*, **11**, 1–6.
- Sereno, P.C. (1986): Phylogeny of the bird-hipped dinosaurs (order Ornithischia). *National Geographic Research*, **2**, 234–56.
- Sereno, P.C. (1997): The origin and evolution of dinosaurs. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, **2**, 435–489.
- Sereno, P.C. (2000): The fossil record, systematics and evolution of pachycephalosaurs and ceratopsians from Asia. In: Benton, M.J., Shishkin, M.A., Unwin, D.M., Kurochkin, E.N. (Eds): *The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia*. Cambridge University Press, New York, 480–516.
- Siegl-Farkas, Á. (1993): Palynostratigraphy of the Upper Cretaceous in Hungary. *Cretaceous Research*, **14**, 663–668.

- Siegl-Farkas, Á., Wagreeich, M. (1996): Age and palaeoenvironment of the spherulite-bearing Polány Marl Formation (Late Cretaceous, Hungary) on the basis of palynological and nannonplankton investigations. *Acta Biologica, Szeged*, **35**, 23–36.
- Smith, A.G., Smith, D.G., Funnell, B.M. (1994): *Atlas of Mesozoic and Cenozoic Coastlines*. Cambridge University Press, Cambridge, 1-99.
- Smith, J.B., Vann, D.R., Dodson, P. (2005): Dental morphology and variation in theropod dinosaurs: implications for the taxonomic identification of isolated teeth. *Anatomical Record A*, **285**, 699–736.
- Stein, K., Csiki, Z., Rogers, K.C., Weishampel, D.B., Redelstorff, R., Carballido, J.L., Sander, P.M. (2010): Small body size and extreme cortical bone remodeling indicate phyletic dwarfism in *Magyarosaurus dacus* (Sauropoda: Titanosauria). *Proceeding of the National Academy of Science, USA*, **107**, 9258–9263.
- Sues, H.-D. (1978): A new small theropod dinosaur from the Judith River Formation (Campanian) of Alberta, Canada. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **62**, 381–400.
- Sues, H.-D., Averianov, A. (2009a): *Turanoceratops tardabilis*—first definite ceratopsid dinosaur from Asia. *Naturwissenschaften*, **96**, 645–652.
- Sues, H.-D., Averianov, A. (2009b): Phylogenetic position of *Turanoceratops* (Dinosauria: Ceratopsia). *Naturwissenschaften*, **96**, 871–872.
- Szalai, E. (2005): *Paleomágneses vizsgálatok Iharkúton*. Kézirat, ELTE, Általános és Alkalmazott Földtani Tanszék, Budapest, Hungary.
- Szentesi, Z. (2010): *Hungarobatrachus szukacsi* és egyéb békamaradványok a felső-kréta iharkúti gerinces lelőhelyről. 13. Magyar Őslénytani Vándorgyűlés, Program, előadáskivonatok, kirándulásvezető, 26–27.
- Szentesi, Z. (2012): Az iharkúti késő-kréta kételtű fauna vizsgálata taxonómiai, funkcionális anatómiai, paleoökológiai és paleobiogeográfiai szempontból. *Doktori Disszertáció*, ELTE, Őslénytani Tanszék, Budapest, 1-140.
- Szentesi, Z., Venczel, M. (2010): An advanced anuran from the Late Cretaceous (Santonian) of Hungary. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, **256**, 291–302.
- Szentesi, Z., Venczel, M. (2011): A new discoglossid frog from the Upper Cretaceous (Santonian) of Hungary. *Cretaceous Research*, doi:10.1016/j.cretres.2011.11.012.
- Szentesi, Z., Gardner, J.D., Venczel, M. (2013): Albanerpetontid amphibians from the Late Cretaceous (Santonian) of Iharkút, Hungary, with remarks on regional differences in Late Cretaceous Laurasian amphibian assemblages. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **50**, 268–281.

- Szives, O., Csontos, L., Bujtor, L., Főzy, I. (2007): Aptian – Campanian ammonites of Hungary. *Geologica Hungarica*, series Paleontologia, **57**, 1–188.
- Therrien, F. (2005): Paleoenvironments of the Late Cretaceous (Maastrichtian) dinosaurs of Romania: insights from fluvial deposits and paleosols of the Transylvanian and Hațeg basins. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **218**, 15–56.
- Thompson, R.S., Parish, J.C., Maidment, S.C.R., Barrett, P.M. (2012): Phylogeny of the ankylosaurian dinosaurs (Ornithischia: Thyreophora). *Journal of Systematic Palaeontology*, **10**, 301–312.
- Tortosa, T., Buffetaut, E., Dutour, Y., Cheylan, G. (2010): Abelisaur remains from Provence (Southeastern France): phylogenetic and paleobiogeographic implications. Abstract volume of the 8th Meeting of the European Association of Vertebrate Paleontologists, 82.
- Tuba, Gy., Kiss, P., Pósfai, M., Mindszenty, A. (2006): Diagenesis history studies on the bone material of the Upper Cretaceous dinosaur locality in the Bakony Mts. *Földtani Közlöny*, **136/1**, 1–24.
- Turner, A.H., Brochu, C. (2010): A reevaluation of the crocodyliform *Acynodon* from the Late Cretaceous of France. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **30**, (supplement), 178A.
- Turner, A.H., Pol, D., Clarke, J.A., Erickson, G.M., Norell, M.A. (2007): A Basal Dromaeosaurid and Size Evolution Preceding Avian Flight. *Science*, **317**, 1378–1381.
- Vasile, S., Grigorescu, D., Csiki-Sava, Z. (2012): Maastrichtian continental microvertebrates from Fărcădeana (Rusca Montană Basin, Romania). Abstract Volume of the 10th Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologists, 271–273.
- Varriale, F. (2012): The neoceratopsian horizontal shelf is not horizontal and other new information about this structure. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Program and Abstract Volume, 188A.
- Varricchio, D.J., Chiappe, L.M. (1995): A new Enantiornithine bird from the Upper Cretaceous two medicine formation of Montana. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **15**, 201–204.
- Vickaryous, M.K., Russell, A.P., Currie, P.J. (2001): Cranial ornamentation of ankylosaurs (Dinosauria: Thyreophora): Reappraisal of developmental hypotheses. In: Carpenter, K. (Ed.): *The Armored Dinosaurs*. Indiana University Press, Bloomington, 318–340.
- Vickaryous, M.K., Maryanska, T., Weishampel, D.B. (2004): Ankylosauria. In: Weishampel, D.B., Dodson, P., Osmólska, H. (Eds): *The Dinosauria*. 2nd edition. The University of California Press, Berkeley, 363–392.

- Vremir, M., Kellner, A.W.A., Naish, D., Dyke, G.J. (2013): A new Azhdarchid pterosaur from the Late Cretaceous of the Transylvanian Basin, Romania: implications for azhdarchid Diversity and Distribution. PLoS ONE, **8/1**, e54268. doi:10.1371/journal.pone.0054268
- Vullo, R., Neraudeau, D. (2008): Cenomanian vertebrate assemblages from southwestern France: a new insight into the European mid-Cretaceous continental fauna. Cretaceous Research, **29**, 930–935.
- Vullo, R., Neraudeau, D., Lenglet, T. (2007): Dinosaur teeth from the Cenomanian of Charentes, western France: evidence for a mixed Laurasian–Gondwanan assemblage. Journal of Vertebrate Paleontology, **27**, 931–943.
- Wagreich, M., Faupl, P. (1994): Palaeogeography and geodynamic evolution of the Gosau Group of the Northern Calcareous Alps (Late Cretaceous, Eastern Alps, Austria). Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **110**, 235–254.
- Walker, C.A. (1981): A new subclass of birds from the Cretaceous of South America. Nature, **292**, 51–53.
- Walker, C.A., Buffetaut, E., Dyke, G.J. (2007): Large euenantiornithine birds from the Cretaceous of southern France, North America and Argentina. Geological Magazine, **144**, 977–986.
- Wang, X., Csiki, Z., Ősi, A., Dyke, G. (2011a): The first definitive record of a fossil bird from the upper Cretaceous (Maastrichtian), Hațeg Basin, Romania. Journal of Vertebrate Paleontology, **31**, 227–230.
- Wang, X., Dyke, G.J., Codrea, V., Godefroit, P., Smith, T. (2011b): A euenantiornithine bird from the Late Cretaceous Hațeg Basin of Romania. Acta Palaeontologica Polonica, **56**, 853–857.
- Wedel, M.J. (2009): Evidence for bird-like air sacs in saurischian dinosaurs. Journal of Experimental Zoology, **311A**, 611–628.
- Wellnhofer, P., Buffetaut, E. (1999): Pterosaur remains from the Cretaceous of Morocco. Paläontologische Zeitschrift, **73**, 133–142.
- Wellnhofer, P., Kellner, A.W.A. (1991): The skull of *Tapejara wellnhoferi* Kellner (Reptilia, Pterosauria) from the Lower Cretaceous Santana Formation of the Araripe Basin, Northeastern Brazil. Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie, **31**, 89–106.
- Weishampel, D.B., Jianu, C.M. (2011): Transylvanian Dinosaurs. Johns Hopkins University Press, Baltimore, 1-301.

- Weishampel, D.B., Grigorescu, D., Norman, D.B. (1991): The dinosaurs of Transylvania. National Geographic Research and Exploration, **7/2**, 196–215.
- Weishampel, D.B., Jianu, C.M., Csiki, Z., Norman, D.B. (2003): Osteology and phylogeny of *Zalmoxes* (n. g.), an unusual euornithopod dinosaur from the latest Cretaceous of Romania. Journal of Systematic Palaeontology, **1/2**, 65–123.
- Weishampel, D.B., Barrett, P.M., Coria, R.A., Le Loeuff, J., Xu, X., Zhao, X., Sahni, A., Gomani, E.M.P., Noto, C.R. (2004): Dinosaur distribution. In: Weishampel, D.B., et al. (Eds): The Dinosauria. 2nd edition. Berkeley, University of California Press, 517–606.
- Weishampel, D.B., Csiki, Z., Benton, M. Grigorescu, D., Codrea, V. (2010): Palaeobiogeographic relationships of the Hațeg biota – Between isolation and innovation. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **293**, 419–437.
- Whetstone, K.N., Whybrow, P.J. (1983): A “cursorial” crocodilian from the Triassic of Lesotho (Basutoland), southern Africa. Occasional Papers of the Museum of Natural History. The University of Kansas, **106**, 1-37.
- Witmer, L.M. (1997): The evolution of the antorbital cavity of archosaurs: a study in soft-tissue reconstruction in the fossil record with an analysis of the function of pneumaticity. Memoirs of the Society of Vertebrate Paleontology, Journal of Vertebrate Paleontology, **17** (Supplement to 1), 1–73.
- Witmer, L.M., Ridgely, R.C. (2008): The paranasal air sinuses of predatory and armored dinosaurs (Archosauria: Theropoda and Ankylosauria) and their contribution to cephalic structure. Anatomical Record, **291**, 1362–1388.
- Wolfe, D.G., Kirkland, J.I., Smith, D., Poole, K., Chinnery-Algeier, B., McDonald, A. (2007): Ceratopsian Symposium: Short Papers, Abstracts and Programs (ed. Braman, D. R., Royal Tyrrell Museum Palaeontol., Drumheller), 159–167.
- Wu, X.C., Sues, H.D., Brinkman, D.B. (1996): An atoposaurid neosuchian (Archosauria: Crocodyliformes) from the Lower Cretaceous of Inner Mongolia (People’s Republic of China). Canadian Journal of Earth Sciences, **33**, 599–605.
- Xu, X. (2010): Horned dinosaurs venture abroad. Nature, **465**, 431–432.
- Xu, X., Wang, X.-L., Wu, X.-C. (1999): A dromaeosaurid dinosaur with a filamentous integument from the Yixian Formation of China. Nature, **401**, 262–266.
- Xu, X., Forster, C.A., Clark, J.M., Mo., J. (2006): A basal ceratopsian with transitional features from the Late Jurassic of northwestern China. Proceedings of the Royal Society of London B, **273**, 2135–2140.

- Xu, L., Lu, J., Zhang, X., Jia, S., Hu, W., Zhang, J., Wu, Y., Ji, Q. (2007): A new nodosaurid dinosaur fossil from the Cretaceous of Ruyang, Henan. *Acta Geologica Sinica (English Edition)*, **81**, 433–438.
- Xu, X., Wang, K., Zhao, X., Li, D. (2010): First ceratopsid dinosaur from China and its biogeographical implications. *Chinese Science Bulletin*, **55**, 1631–1635.
- You, H.-L., Dodson, P. (2003): Redescription of neoceratopsian dinosaur *Archaeoceratops* and early evolution of Neoceratopsia. *Acta Palaeontologica Polonica*, **48**, 261–272.
- You, H., Dodson, P. (2004): Basal Ceratopsia. In: Weishampel, D.B., Dodson, P., Osmólska, H. (Eds): *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley, California, 478–493.
- You, H., Dong, Z. (2003): A new protoceratopsid (Dinosauria: Neoceratopsia) from the Late Cretaceous of Inner Mongolia, China. *Acta Geologica Sinica*, **77**, 299–303.