

ZÁRÓJELENTÉS

OTKA NF 84193 (2011.04.01.-2015.09.30.)

Készítette: Ósi Attila

Projektcím: Egy szárazföldi refúgium a késő-kréta nyugat-tethysi szigetvilágban: paleobiológiai és biogeográfiai vizsgálatok az iharkúti gerinces faunán és annak összehasonlítása más európai faunákkal

Projekt résztvevői:

Ósi Attila (vezető kutató)

Makádi László (projekt terhére fizetett kutató 2011.04.01.-2014.08.31. között, nevesített kutató 2014.09.01.-2015.09.30. között)

Szabó Márton (projekt terhére fizetett kutató 2014.09.01.-2015.07.31. között, nevesített kutató 2015.08.01.-2015.09.30. között)

Szentesi Zoltán (nevesített kutató)

Rabi Márton (nevesített kutató)

Hajdu Zsófia preparátor (2011.09.01 – 2012.08.31.)

Csengődi Dóra preparátor (2012.09.01 – 2013.08.31.)

Kalmár Réka preparátor (2013.09.01 – 2014.07.31.)

Megjegyzés: A projekt az eredetileg tervezett 48 hónapos futamidőhöz képest féléves hosszabbítást kapott.

I. A négy éves projekt kitűzött céljai röviden

- 1) Az iharkúti gerinces lelőhelyen a három hetes ásatások és iszapolási munkálatok évenkénti lebonyolítása
- 2) A begyűjtött gerinces anyag kipreparálásra, konzerválása és katalogizálása.
- 3) Az iharkúti rhabdodontida dinoszaurusz maradványok taxonómiai és anatómiai vizsgálata
- 4) A heterodont krokodilok funkcionális morfológiai szempontú szintetizáló vizsgálata
- 5) Az iharkúti Squamata maradványok taxonómiai és összehasonlító anatómiai vizsgálata.
- 6) Az európai hylaeochampsidák taxonómiai revíziója.
- 7) Az iharkúti albanerpetontida kétéltűek, továbbá discoglossida, palaeobatrachida, és az egyéb, még meg nem határozott békamaradványok maradványok taxonómiai és anatómiai leírása, a kétéltű fauna összetett vizsgálata és összehasonlítása más faunákkal
- 8) A *Bakonydraco galaczi* repülő hüllő állkapocselemek ontogenetikai és szövettani vizsgálata.
- 9) Az iharkúti, és remélhetőleg a más európai lelőhelyekről származó Scincomorpha gyíkok paleobiológiai vizsgálata.
- 10) A *Hungarosaurus* és más ankyloszauruszok végtagjainak, testtartásának és mozgásának funkcionális morfológiai tanulmányozása.
- 11) Az iharkúti fauna faunisztikai, szedimentológiai, és tafonómiai értékelése.
- 12) Komplex paleobiogeográfiai hipotézis készítése a kréta nyugat-tethysi szigetvilágra kontinentális gerincesek alapján.
- 13) A *Hungarosaurus* és más páncélos dinoszauruszok állkapocsmechanizmusának vizsgálata.

II. A projektben megadott témákban elért eredmények ismertetése

- 1) *Ásatások és labormunkálatok*

Kutatócsoport a projekt futamideje alatt öt alkalommal, évi rendszerességgel bonyolított le 22-26 fő részvételével 3 hetes ásatásokat az iharkúti ősgerinces lelőhelyen (felső-kréta, Csehbányai Formáció, Bakony). Az ásatások révén közel 250 m²-nyi területet tártunk fel és hozzávetőlegesen 4000 új gerinces maradvánnyal, öt részleges páncélos dinoszaurusz csontvázal, körülbelül 650 koproilit lelettel és több száz növénymaradvánnyal gazdagította a Magyar Természettudományi Múzeum gyűjteményeit. 2013-2015 között 3D-s térkép is készült a feltárt területről és a leletek centiméter pontos helyzetéről.

Az ásatások szerves részeként iszapolási munkálatokat is zajlottak, melyek közel 30.000 mikrogerinces lelettel (elsősorban fogak, csonttöredékek és tojáshéjtöredékek) járultak hozzá a leletegyütteshez.

A begyűjtött leletek végső preparálása és a további iszapolási munkálatok a Magyar Természettudományi Múzeum Őslénytani és Földtani Tár laborjaiban zajlottak, ahol részben a már meglévő, részben a projekt terhére vásárolt preparáló eszközök és vegyszerek segítségével történt a maradványok tisztítása és a konzerválása.

2) Szedimentológiai és tafonómiai vizsgálatok

Az ásatások mellett kutatócsoport részletes szelvényezést és üledékföldtani elemzést végzett az iharkúti lelőhelyen, mely során kilenc, a bánya területén látható, a Csehbányai Formáció rétegsorának jelentős részét harántoló szelvény került felvételre. A szedimentológiai vizsgálatok eredményeként mára világos, hogy egy meanderező folyó rakta le az üledékét a területen és a csontokban leggazdagabb SZ-6-os réteg pedig egy nagy sűrűségű zagyár eredményeként jött létre viszonylag rövid idő (kb. egy esős évszak) alatt (Botfalvai et al. in press).

Az iharkúti lelőhely gerinceseket tartalmazó rétegeivel kapcsolatos egyik legérdekesebb kérdés volt a leletanyag tafonómiai jellege. Az ide vonatkozó vizsgálatok többek között megerősítették, hogy a SZ-6-os leletanyag tafonómiai szempontból három különböző eseményt képvisel. A első kategóriában erősen koptatott csontkavicsok találhatóak, a második kategória képviseli a leletanyag 88%-át többnyire törött, kevésbé koptott, izolált csontokkal, míg a harmadik kategóriába összetartozó vagy összefüggő páncélos dinoszaurusz csontvázak tartoznak. Az utóbbi esetben feltehetően egy katasztrófális esemény következtében elhullott tetemek maradványairól van szó (Botfalvai et al. 2015).

A tafonómiai értékelések során néhány harapásnyomokat őrző csontlelet került szem elé. Ezek részletes vizsgálata során derült fény többek között arra, hogy a területről ismert kis termetű *Iharkutosuchus* és feltehetően a nagyobb testű, ragadozó *Allodaposuchus* krokodilok között áldozat-ragadozó kapcsolat lehetett, mely az egyik legkorábbi ilyen bizonyíték krokodilok között (Botfalvai et al. 2014).

3) Az iharkúti lelőhely halfaunájának vizsgálata

Kutatócsoport megkezdte az iharkúti hal-leletanyag feldolgozását. A lelőhelyen két fő csoport, a kajmánhalak (Lepisosteidae) és a Pycnodontiformes rendbe tartozó halak ismertek, mellettük egyéb, eddig még közelebbről meg nem határozott hal-csontelemek is előkerültek. A kajmánhal-leletanyag alapos elemzése során azokat az *Atractosteus* nembe sorolták a pikkelyek felületén végzett mérések, a fogak morfológiája, és a supracleithrum artikulációs felületének vizsgálata alapján. A leletanyag fontossága abban áll, hogy a genus jelenleg ismert legidősebb, európai előfordulását jelentik. Az erről készült írást a szerzők publikálásra benyújtották (Szabó et al. elküldve).

A Pycnodontiformes-leletanyagról készülő kézirat benyújtás előtt áll, melyben a leletanyagot annak szegényessége miatt cf. *Coleodus* sp.-ként határozták meg (Szabó et al. előkészületben). Az iharkúti halfauna leírásához valamennyi ásatás leletanyagát újra átnézték, mely munka során számos fontos, a már korábban ismert taxonokhoz köthető, de új csontelem került beazonosításra. További fontos testfossziliák (úszó-pikkelyek, élpikkelyek, fogak, csigolyák, garatfogak) kerültek elő az elmúlt ásatások leiszapolt csonttartalmú rétegeinek mikroszkópos vizsgálata során (lásd alább). Az iharkúti Pycnodontiformes leletek azért jelentősek, mert elsők között bizonyították a csoport édesvízi előfordulását és segítik a specializált csoport anatómiájának megértését (Ósi et al. 2012a).

A Lepisosteidae és a Pycnodontiformes leletek mellett további, az előző csoportokban nem besorolható leletek pl. csigolyák, garatfogak kerültek beazonosításra, melyek egyéb halcsoportokat is feltételeznek.

4) Az iharkúti kétéltű fauna vizsgálatának eredményei

Sz. Z. külföldi kollégákkal közösen feldolgozta az iharkúti felső-kréta gerinces lelőhelyről előkerült Albanerpetontidae (Allocaudata) leleteket. A vizsgálatok azt mutatják, hogy nagy valószínűséggel az *Albanerpeton* genuson belül két, a fosszilis anyag töredékessége és a diagnosztikus frontoparietale hiánya miatt közelebről meg nem határozható fajba tartoznak. Ezek közül az egyik (cf. *Albanerpeton* A) egy az alsó-kréta formákhoz hasonló primitív, kisméretű forma, míg a másik (cf. *Albanerpeton* B) az eddig ismert legnagyobb méretű Albanerpetontidae. Ez utóbbiból nemrég előkerült két, kb. 50 %-ban megőrződött nagyméretű alsó állkapocs, valamint egy kb. 2 mm-es frontoparietale töredék, de sajnos taxonómiai szempontból ezek sem értékelhetők (Szentesi et al. 2013).

Sz. Z. külföldi kollégával közösen feldolgozta az iharkúti gerinces lelőhely béka anyagát. A leletek alapján leírtak két új fajt és genust (*Hungarobatrachus szukacsi* és *Bakonybatrachus fedori*). Mindkét faj esetében megvizsgálták az iharkúti gerinces lelőhely békáinak iliumán látható izomeredési felületeket, melyek alapján kimutatták, hogy a *Bakonybatrachus* a mai discoglossidáknál jobb ugró- és úszóképességgel rendelkezett, míg a *Hungarobatrachus* egy kiváló ugróképességű állatból másodlagosan fejlődött erőteljes úszóvá (Szentesi és Venczel 2012a, b, Venczel és Szentesi 2012).

Az iharkúti lelőhelyről ismertek még további béka taxonokhoz sorolható, rendkívül töredékes leletek. Ezek közül további discoglossida leletek kerültek publikálásra (Szentesi 2014). A korábban már konferencián említett Palaeobatrachidae (egyetlen töredék) és a doktori dolgozatban is megemlített Pelobatidae leletek revízióra szorulnak. Az utóbbi típusból az elmúlt évben számos, de szintén töredékes lelet és egy, kb. 60 %-ban megőrződött példány került elő, melyek reménykeltők a probléma megoldása szempontjából. A vizsgálatok jelenleg is folynak és a tervek szerint egy kézirat benyújtásával be is fejeződnek még ebben az évben. Az iharkúti lelőhely kétéltű faunája (beleértve az albanerpetontidákat is) egy kevert, gondwanai-laurázsiái eredetet mutat, ami egyes pireneusi lelőhelyekkel (pl. Laño, Blasi 2) mutat hasonlóságot. A *Hungarobatrachus* jelentősége abban áll, hogy jelenleg a legidősebb valódi béka-lelet az európai kontinensen.

Sz. Z. külföldi kollégával közösen megvizsgálta és leírta a spanyolországi Chera és La Solana felső-kréta gerinces lelőhelyek kétéltű anyagát (Company és Szentesi 2012). A vizsgálatok során kimutatták az Albanerpetontidae (Allocaudata) és a Salamandridae (Caudata) családok jelenlétét. A békák (Anura) közül a Discoglossidae (Archeobatrachia), a Palaeobatrachidae és a Pelobatidae (Mesobatrachia) családok jelenlétét valószínűsítették töredékes koponya- és végtagsontok alapján. Európából elsőként sikerült kimutatni a Pelobatidae család jelenlétét a

késő-krétában. A vizsgált lelőhelyek herpetofaunája érdekes módon kizárólag laurázsiai eredetet mutat (Szentesi és Company in press).

5) Az iharkúti gyíkfauna vizsgálatának eredményei

A lezajlott vizsgálatok során megállapítást nyert, hogy az iharkúti gerinces fauna legdiverzebb csoportja a Squamata, eddig 9-10 különböző fajukat sikerült azonosítani (Makádi et al. 2014). Ezek közül a legkülönlegesebb az első ismert édesvízi moszaszaurusz, a *Pannoniasaurus inexpectatus*, mely egy új alcsaládba, a Tethysaurinae-be került besorolásra (Makádi et al. 2012).

A lelőhelyről leírásra került a már korábban előkerült *Bicuspidon* aff. *hatzeziensis*hez hasonlóan szintén a Polyglyphanodontinae alcsaládba tartozó új nem és faj, a *Distortodon rhomboideus* (Makádi 2013a). Az alcsalád tagjai igen gyakoriak az észak-amerikai lelőhelyeken, míg Európában Iharkúton kívül csupán az erdélyi lelőhelyekről mutatták ki egyetlen fajukat.

Hasonló ösföldrajzi kapcsolatokkal rendelkezik az eddig csak Iharkútról ismert *Pelsochamops infrequens*, mely a Chamopsiidae család első Észak-Amerikán kívüli előfordulása (Makádi 2013b).

Az Iharkútról *Chromatogenys tiliquoides* néven leírt új nem és faj a diagnosztikus bélyegek hiánya és több családra jellemző kevert karakterei miatt nem sorolható be egyik kládba sem. Nem zárható ki, hogy a Scincomorpha belül egy korábban ismeretlen csoporthoz tartozik. Fogazatának vizsgálata során bebizonyosodott, hogy az állat részben durofág életmódú volt, és puhatestűeket, rovarokat, tojásokat, de akár magvakat (gyümölcsöket) is fogyasztott (Makádi & Nydam 2015).

A fentebb említett, már faj szinten leírt taxonok mellett az Iharkútról ismert más, többnyire Scincomorpha gyíkok esetében is valószínűsíthető az észak-amerikai rokonság. Ezeknek a csoportoknak az iharkúti szárazföldi gyíkfaunában való dominanciája alátámasztja (Makádi 2013a, b) azokat a korábbi elméleteket, melyek szerint bizonyos migrációs utak még a santoni előtt is lehetővé tették Észak-Amerika nyugati részéből (Laramidia) gerincesek vándorlását a nyugat-tethysi szigetvilágba, de utalhatnak egy közös, korábbi euramerikai faunára, amely ekkorra még nem tagolódott szét.

Amint az a *Chromatogenys* esetében felmerült, az európai késő-kréta faunák időbeli és térbeli izolált jellege az endemikus nemek, fajok mellett kedvezhetett endemikus magasabb taxonok (pl. családok) kialakulásának is, azonban az iharkútihoz hasonló jó megtartású leletek hiánya nehézkessé teszi az egyes fajok, maradványok összehasonlítását és közös, esetleg új csoportokba helyezését. Valószínű tehát, hogy az Iharkútról is leírt észak-amerikai rokonságú csoportok mellett voltak a nyugat-tethysi szigetvilágra endemikus taxonok is a területen (Makádi & Nydam 2015).

A rendelkezésre álló több tucat példányból álló iharkúti Squamata anyagban szembevetendő a nyugat-európai (Spanyolország, Franciaország), campani-maastrichti korú lelőhelyeken előkerült, gondwanai eredetű Iguania hiánya. Ez arra utalhat, hogy a santoni idejére még nem történt meg a csoport nyugat-tethysi szigetvilágba történő bevándorlása (Makádi 2014).

6) Az iharkúti és a közép-európai késő-kréta lelőhelyek krokodilfaunájának vizsgálata

R. M. és kollégája feldolgozták az Iharkútról előkerült primitív krokodilfélék (*Theriosuchus*, *Doratodon*) leletanyagát. A leletek fontos adalékot szolgáltatottak az európai késő-kréta őssálatföldrajz megértéséhez. A *Doratodon*ról szóló publikációban elemezték az európai késő-

kréta gerincesek biogeográfia történetét és megállapították, hogy Európa szinte folyamatosan faunális kapcsolatban állt Afrikával (és közvetetten Dél Amerikával) a kréta során, szemben egy új keletű biogeográfiai modell feltételezésével (Rabi & Sebők 2015).

A *Theriosuchus* iharkúti megléte egy jóval idősebb, kora-kréta ősfaua túlélőjére utal. Az iharkúti új *Theriosuchus* faj leírását és az európai krokodil ökológiai diverzitást összefoglaló kézirat beküldés előtt áll. R. M. és kollégái emellett részletesen dokumentálták az erdélyi *Theriosuchus sympiestodon* krokodilanyagot. Ez az azért különösen fontos, mert a *Theriosuchus* genus az egyik leghosszabb fajöltőjű krokodil: első képviselői már a késő-jurából ismertek és a legkésőbbi képviselőik a maastrichti korú, erdélyi leletek. Az iharkúti kutatásokra nézve ennek azért van jelentősége, mert az erdélyihez nagyon hasonló leletek az iharkúti lelőhelyről is előkerültek (Martin, Rabi et al. 2014).

R. M. külföldi kollégával tovább dolgozik a kelet-közép európai krokodilfaunák vizsgálatán is. Ebben többek között megtörténik az iharkúti *Allodaposuchus* leírása és a belőle levont szélesebb biogeográfiai/taxonómiai következtetések összegzése is (Rabi és Delfino 2012).

7) Az iharkúti lelőhely teknősfaunájának vizsgálata

R. M. átvizsgálta az egész iharkúti gerinces gyűjteményt, rendszerezte és tanulmányozta az iharkúti teknősanyagot. Az ezres példányszámú anyag feldolgozása folyamatban van. A rendszerezés során több eddig alul reprezentált teknős csoportról (pl. Dortokidae) kiderült, hogy nem voltak ritkák Iharkúton. Ezen kívül azonosításra került egy nagy-méretű ritka taxon is, mely leginkább a tengeri teknősökkel mutat affinitást és ezért fontos ökoszisztémával bír.

R. M. hazai és külföldi kolléga közreműködésével elkészítette egy új iharkúti Bothremydidae teknős előzetes leírását az iharkúti lelőhelyről és egy filogenetikai vizsgálat segítségével megállapította, hogy az új faj legközelebbi rokonai Franciaországból valók (Rabi et al. 2012). Emellett elkezdte a Kárpát-medence késő-kréta teknős faunájának taxonómiai revideálását, az iharkúti mellett számos erdélyi és néhány ausztriai lelőhely anyagára vonatkozóan (Vremir és Rabi 2011). Ehhez összesen hat közgyűjtemény anyagát tanulmányozta Kolozsváron, Bukarestben, Bécsben és Budapesten. A kutatás új eredményeket hozott az egykori kárpát-medencei kréta teknős faunák fejlődését, továbbá az ökológiai és ősföldrajzi kapcsolatait illetően (Rabi et al. 2013a).

R. M. és kollégái a mezozoikumi fosszilis rekord segítségével vizsgálták a ma élő legnagyobb diverzitású teknős csoport, a Cryptodirák eredetét és leszármazási kapcsolatait. A projekt érinti az iharkúti és egyéb európai lelőhelyekről ismert különböző Cryptodira teknősfajokat is. Munkájukat, melyek a legátfogóbbnak számít a témában, több multidiszciplináris folyóiratokban adták közre (Rabi et al. 2013b, Zhou, Rabi et al. 2014, Zhou & Rabi, in press).

8) Az *Iharkutosuchus* és más heterodont krokodilok funkcionális morfológiai vizsgálata

Monográfia formájában Ó. A. publikálta a heterodont krokodilok állkapocs-mechanizmusának és táplálék-feldolgozásának evolúciójával kapcsolatos vizsgálatait. Az eredmények arra utalnak, hogy a földtörténet során élt krokodilok életmódja, táplálkozása sokkal változatosabb és komplexebb volt, mint azt korábban gondoltuk, és bizonyos időkben, bizonyos csoportoknál számos tekintetben inkább az emlősökére, mint a tipikus krokodilokéra emlékeztetett (Ósi 2014a).

9) Repülő hüllőkkel kapcsolatos paleobiológiai vizsgálatok

Az iharkúti lelőhely más európai lelőhelyekkel szembeni egyik igen fontos jellemzője a repülő hüllő leletek relatív gyakorisága. Mára több mint 70 állkapocs elem ismert, melyek alapján a legmagasabb egyedszámot az iharkúti gerinces leletanyagban a *Bakonydraco* mutatja (Botfalvai et al. 2015).

Külső kolléga vezetésével Ó. A. részvételével elvégezték és publikálták a *Bakonydraco galaczi* 57 állkapocsmaradványának morfometriai és kvalitatív-kvantitatív csontszövetteni elemzését. Az eredmények azt mutatják, hogy a legkisebb állkapocs-töredékek nem a *Bakonydraco galaczi* fajba tartoznak, hanem egy másik pteroszaurusz faj egyedeit képviselik. E munka hangsúlyozza a diverz kvantitatív módszerek és csontszövetteni vizsgálatok egyre növekvő szerepét a gerinces paleontológiai munkákban (Prondvai et al. 2015). Emellett számos új, a pteroszauruszoknál eddig nem ismert csontszövetteni jelleg is kiderült, melyek elősegítik ennek a paleobiológiai szempontból igen csak kevésbé ismert csoportnak a jobb megismerését.

10) Az iharkúti lelőhely dinoszaurusz anyagának vizsgálata

Ó. A. vezetésével és külső kollégák bevonásával megtörtént a Rhabdodontidae dinoszauruszok csoportjába tartozó iharkúti maradványok összehasonlító anatómiai, taxonómiai, filogenetikai és csontszövetteni vizsgálata. A kutatás rávilágított arra, hogy a hazai rhabdodontid az Ausztriából ismert *Mochlodon suessi* fajhoz áll legközelebb, de egy új taxonról van szó. A *Mochlodon vorosi* névre keresztelt faj adult egyedei kb. 1.6–1.8 m-es testhosszal kistermetűeknek számítanak a Rhabdodontidae családban. A vizsgálatok megkérdőjelezték az Erdélyből ismert rokon a *Zalmoxes* törpeségét, hiszen a Rhabdodontidae családba tartozó formák közül az erdélyi hasonló méretű, vagy kicsivel nagyobb, mint a többi basalis Ornithopoda. Az eredmények alapján sokkal valószínűbb, hogy az 5-6 métert is elérő *Rhabdodon*ok váltak óriássá. Ha a rhabdodontida dinoszauruszok között léteztek törpenövésű formák, akkor azok a közép-európai *Mochlodon* fajok voltak (Ósi et al. 2012b).

Az iharkúti dinoszaurusz fauna leggyakoribb eleme a *Hungarosaurus* páncélos dinoszaurusz (Botfalvai et al. 2015), melynek első, részletes leírásai az előző OTKA projekt (PD 73021) során megtörténtek. Az újabb leletek (mára 10 részleges csontváz és sokezer izolált csont és fog) további paleobiológiai vizsgálatokat tettek lehetővé. Az 5. csontvázból ismert állkapocseletek révén megtörtént a *Hungarosaurus* állkapocsmechanizmusának rekonstrukciója. Eszerint a *Hungarosaurus*nál jelen volt egy dentalis okklúzióval egybekötött palinalis állkapocsmozgás, mely révén e forma hatékonyabban össze tudta rágni növényi táplálékát. Ez egyben arra is utal, hogy a palinalis állkapocsmozgás többször, egymástól függetlenül (*Euoplocephalus*) is kialakult az Ankylosauria dinoszauruszok evolúciója során (Ósi et al. 2014a).

Az előkerült basicraniumon el lehetett végezni a *Hungarosaurus* agyüregrekonstrukciót, mely más, különleges anatómiai tulajdonságokkal együtt arra utal, hogy e forma a többi Ankylosauriatól eltérően megnyúlt, gracilis végtagokkal (mellső-hátsó végtagarány 1:1) rendelkezett, a gerincoszlopa mentén paravertebralis elemek helyezkedtek el és a kisagy területe rendkívül fejlett volt. Ezek együttesen arányaiban magasan tartott fej- és mellső testtájékot, fejlett mozgáskoordinációs képességet, és gyorsabb (cursorialis) mozgást biztosítottak (Ósi et al. 2014b).

Ó. A. és kollégái elsőként publikálták két szimpatrikus Ankylosauria jelenlétét egy európai mezozoikumi gerinces faunában. A kulcsfontosságú lelet egy nem régiben felfedezett Ankylosauria humerus, melyet cf. *Struthiosaurus* sp. -ként azonosítottak. Így a lelőhelyről

már jól ismert *Hungarosaurus* mellett az Európa többi lelőhelyéről beazonosított *Struthiosaurus* is dokumentálásra került. A 4-4,5 méteres, gracilis felépítésű és gyors, agilis mozgású *Hungarosaurus*szal szemben a fele akkora *Struthiosaurus* egy arányaiban zömökebb, rövid mellső végtaggal jellemezhető forma volt (Ősi és Prondvai 2013).

Ő. A. és kollégái publikálták az Erdélyből újonnan előkerült páncélos dinoszaurusz anyagot. A leletek fontossága abban áll, hogy segítenek az európai késő-kréta Ankylosauria taxonok rendszertani viszonyainak megállapításában és az eddig ismert anyag pontosabb taxonómiai besorolásában (Ősi et al. 2014c).

Ő. A. publikálta az európai páncélos dinoszauruszok áttekintését. E munka összegzi az eddig előkerült európai Ankylosauria leleteket és kritikus revíziót ad a nem régiben újra alkalmazott, Európára jellemző Struthiosaurinae klád definícióját illetően (Ősi 2015).

Ő. A. külső kollégák bevonásával megkezdte az Ankylosauria dinoszauruszok táplálkozással kapcsolatos jegyeinek átfogó vizsgálatát és az egyes tulajdonságok evolúciós történetének felderítését. Ez többek között a koponya, a mandibula, a fogazat, az állkapocszáró izomzat eredési és tapadási felületeinek, továbbá a fogak kopott felületeinek részletes összehasonlító vizsgálatát, klasszikus morfometriai értékelést, illetve a fogkopás minták esetében statisztikus elemzést jelent (Ősi 2014b).

11) *Tojáshéjak és az első hazai dinoszaurusztojás felfedezése*

Sz. Z. felismerte az iharkúti felső-kréta gerinces lelőhelyen iszapolt anyagban az első tojáshéj-leleteket, mely felfedezést hazai és nemzetközi konferenciákon is bemutatta (Szentesi 2012). Az első leleteket követően újabb tojáshéj maradványok kerültek elő, mára a számuk megközelíti a 7000-et. Az új leletek részletes feldolgozása és publikálása külső kolléga. vezetésével jelenleg folyik (Prondvai et. 2015). Az eddigi eredmények azt mutatják, hogy az iharkúti tojáshéj-leletek három fő morfológiai csoportba (két féle Theropoda dinoszaurusz és különféle krokodilok) sorolhatók. Ezek között az egyik ragadozó dinoszauruszhoz köthető leletek a leggyakoribbak.

Emellett a 2015-ös év ásatásai során előkerült egy töredékes tojás, mely az eredeti tojásnak kb. 50-60%-át őrizte meg. Az előzetes eredmények alapján a példány a leggyakoribb tojáshéj típust képviseli, azaz dinoszauruszhoz tartozott.

12) *Az iharkúti lelőhely mikrogerinces anyagának vizsgálata*

Az iharkúti lelőhely első 12 évében leiszapolt, több tonnányi SZ-6-os üledék mikroszkóp alatti válogatását 2014.09.01-től Sz. M. végzi a kutatócsoport tagjaival szoros együttműködésben. Ez idáig több mint 40 kg leiszapolt üledék került átvizsgálásra, melyből közel 30.000 lelet került kiválogatásra, melyek gerinces-, gerinctelen-, valamint növénytaxonok maradványait jelentik. A leletanyag fontosabb kategóriái között szerepelnek tojáshéjak (6922 db), ragadozó dinoszaurusz fogak és karomtöredékek (120 db), növényevő dinoszaurusz-fogak és karomtöredékek (183 db), krokodilfogak (a lelőhelyről már ismert valamennyi krokodiltaxontól; összesen 1398 db), *Pannoniasaurus inexpectatus* fogak (231 db), kajmánhal- és Pycnodontiformes halfogak (1397 db ill. 918 db), ganoid halpikkelyek (416 db), hal-leletanyag eddig nem ismert elemei (pl. 4 db hal úszótövis, 6 db úszótövi pikkely, 4 db coronoid elem, stb.), növényi magvak (2489 db) és borostyánszemcsék (187 db), gyík- és kétéltű-állkapcsok (38 db), molluszkamaradványok (2041 db), valamint több, egyelőre közelebről meg nem határozható fog és csontelem (342 db).

A leiszapolt SZ-6-os üledék mikroszkópos válogatása során előkerült gerinces-leletanyag fontosságát kiemeli, hogy a már korábban ismert taxonok új testfossziliái is előkerültek (pl. halak), illetve a korábban ismert taxonok maradványainak számának jelentős növekedését várhatjuk tőle (pl. Theropoda dinoszaurusz-fogak).

A kiválogatott mikrogerines leletanyag taxonómiai és tafonómiai vizsgálata jelenleg is folyik, bár előzetes eredmények már publikálásra is kerültek (Botfalvai et al. 2015, Botfalvai et al. in press).

13) Az Ajkai Kőszén gerinces faunájának vizsgálata

Kutatócsoport megkezdte a felső-kréta Ajkai Kőszén Formáció anyagának meddőhányón, illetve újonnan felfedezett szálfeltárásokban elérhető anyagának vizsgálatát és megtörtént az első előkerült gerinces szórványleletek publikálása (Ősi et al. 2015). E munka jelentősége abban áll, hogy a leletek anatómiai vizsgálata és taxonómiai besorolása után képet kaptunk arról, hogy milyen gerincesek éltek az egykori ajkai mocsarak területén és hogy mennyire eltérő a két különböző környezetben képződött Ajkai Kőszén és Csehbányai Formációk faunája. Az eddigi eredmények arra utalnak, hogy az Ajkai Kőszén Formációból előkerült töredékes csontleletek és fogak a már Iharkútról ismert taxonokat (*Lepisosteiformes*, *Pycnodontiformes*, *Pannoniasaurus*, *Iharkutosuchus*, *Bothremydidae* teknős, *Paraves Theropoda* és *Nodosauridae Ankylosauria* dinoszauruszok) képviselik, mely azt jelzi, hogy ezek a formák mindkét környezetben jelen voltak.

A kutatások másik jelentős eredménye, hogy a Csinger-völgyben kutatócsoport megtalálta az Ajkai Kőszén Formáció kibúvárait és ezzel szálfeltárásokban is tanulmányozható a rétegsor. Az itt kibukkanó szenes agyag és molluszkákból álló réteg iszapolása révén már kerültek elő újabb gerinces maradványok, melyek révén egy 2016-2019 közötti időszakra elnyert projekt keretein belül (OTKA K 116665) megindul az Ajkai Kőszén gerinces faunájának részletes kutatása.

14) Paleobiogeográfiai vizsgálatok eredményei

A projekt futamideje alatt kutatócsoport kisebb közleményekben foglalkozott az iharkúti gerinces lelőhely faunisztikai és őszállatföldrajzi kérdéseivel (Ősi 2011, 2012, Ősi et al. 2012a). Majd ezt követően külső kolléga vezetésével, Ó. A. részvételével kutatók elvégezték a késő-kréta kontinentális Európa őszállatföldrajzi kapcsolatainak átfogó elemzését. A nagyszabású projekt lényege, hogy a késő-kréta gerinces faunákra vonatkozó irodalmat összegyűjtve és elemezve rekonstruálták az egyes gerinces csoportok megjelenését, elterjedését, mozgását az egykori Európa és nyugat-tethysi szigetvilág területén. Az adatok elemzéséből többek között kiderült, hogy Európa késő-kréta kori szigetvilága részben tranzitterületként, részben időről időre elszigetelt, endemikus fajok által benépesített területként működött. Az ázsiai, Gondwana és észak-amerikai eredetű csoportok mellett jelen voltak endemikus, kizárólag Európából ismert csoportok is. A hosszabb rövidebb ideig történő elszigeteltség, mely több európai terület esetében faunisztikai adatok alapján bizonyítást nyert (pl. Bakonyi terület, Hátszegi-medence), számos ökológiai különlegességet eredményezett, mint pl. az alacsony diverzitás, a primitív formák túlsúlya, vagy erős morfológiai változások jelenléte, mint a törpenövés/óriásnövés) (Csiki et al. 2015).

III. A projektben megadott témákhoz részben kötődő eredmények ismertetése

- 1) A projekt futamideje alatt megtörtént egy 1951-ben Kretzoi és Noszky által dokumentált, recézett, lapított fog újraleírása az Alsóperei Bauxit Formációból. A lelet a Mesoeucrocodylia krokodilok közé sorolható és a Gondwana eredetű Notosuchia rokonság esetén ez a lelet jelenti a csoport legidősebb európai előfordulását, míg paralligatorida rokonság esetén ez lenne a csoport első európai képviselője. A lelet újrvizsgálata azért köthető a jelen projekt kutatásaihoz, mert fontos ösföldrajzi adatokkal szolgál az európai kréta időszi krokodil fauna összetételét és a csoport paleobiogeográfiáját illetően, így adalékkal szolgál az iharkúti időszakot megelőző közép-európai krokodilfaunát illetően (Ósi et al. 2015).
- 2) Ó.A. 2012-ben egy ismeretterjesztő könyvben foglalta össze az addigi ismereteket az iharkúti ősgérces lelőhelyről és a gérces faunáról (Ósi 2012).
- 3) Külföldi kollégák publikáltak egy csontleletet az erdélyi felső-kréta rétegekből, mint egy a Gondwana területekről ismert pterozaurusz új fajának képviselőjét. Külső kolléga vezetésével, Ó. A. és R. M. részvételével megcáfolták ezen eredményt és bizonyítást nyert, hogy a lelet valójában egy primitív teknős páncélelemének töredéke (Dyke et al. 2014).
- 4) R. M. vezetésével külföldi kollégák bevonásával megtörtént a mongóliai késő-jura *Anneimys* teknős széleskörű vizsgálata, és rokonsági kapcsolatainak elemzése révén több teknőscsoport (Xinjiangchelyidae, Sinemydidae, and Macrobaenidae) revíziójára is sor került (Rabi et al. 2014). E munka eredményei azon csoportok rendszertani helyzetének megítélésében is fontosak, melyek Iharkútról is ismertek.

IV. Egyéb, a projekt során elért eredmények

- 1) Szentesi Zoltán 2013-ban az ELTE-n sikeresen megvédte PhD disszertációját, mely az iharkúti kételtű faunával kapcsolatos munkáját foglalta össze.
- 2) Rabi Márton 2014-ben a Tübingeni Egyetemen sikeresen megvédte PhD disszertációját, mely a Cryptodira teknősök evolúciójára és leszármazási kapcsolataira fókuszált.
- 3) Ósi Attila 2014 őszén megszerezte az MTA doktori címet, 2015 őszén pedig habilitált az ELTE-n.

V. Az eredmények bemutatása konferenciákon

Kutatócsoport a projekt alatt végzett kutatási eredményeket 2011-2015 között évente bemutatta a European Association of Vertebrate Paleontologists éves találkozásán és a Magyar Őslénytani Vándorgyűléseken, illetve számos egyéb előadóülés keretében. 2012-ben és 2014-ben az amerikai Society of Vertebrate Paleontology éves konferenciáján, 2013-ban pedig a 61. Symposium of Vertebrate Palaeontology and Comparative Anatomy konferencián számoltak be eredményeikről.

VI. A projekt során a témához kapcsolódóan írt és hivatkozott publikációk

- Botfalvai G., Haas J., Mindszenty A. & Ósi A. in press. Facies Architecture and Paleoenvironmental implications of the Upper Cretaceous (Santonian) Csehbánya Formation at the Iharkút vertebrate locality (Bakony Mountains, northwestern Hungary) *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*.
- Botfalvai G., Ósi A. & Mindszenty A. 2015. Taphonomic and paleoecologic investigations of the Late Cretaceous (Santonian) Iharkút vertebrate assemblage (Bakony Mts, Northwestern Hungary). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 417, 379–405.

- Botfalvai G., Prondvai E. & **Ósi A.** 2014. Inferred bite marks on a Late Cretaceous (Santonian) bothremydid turtle and a hylaeochampsid crocodylian from Hungary. *Cretaceous Research*, 50, 304-317.
- Company J. & **Szentesi Z.** 2012. Amphibians from the Late Cretaceous Sierra Perenchiza Formation of Chera Basin (Valencia Province, Spain). *Cretaceous Research*. 37: 240-245.
- Csiki-Sava Z., Buffetaut E., **Ósi A.**, Pereda-Suberbiola X. & Brusatte S.L. 2015. Island life in the Cretaceous - faunal composition, biogeography, evolution, and extinction of land-living vertebrates on the Late Cretaceous European archipelago. *Zookeys*. 469, 1–161.
- Dyke G., Vremir M., Brusatte S.L., Bever G.S., Buffetaut E., Chapman S., Csiki-Sava Z., Kellner A., Martin E., Naish D., Norell M., **Ósi A.**, Pinheiro F.L., Prondvai E., **Rabi M.**, Rodrigues T., Steel L., Tong H., Vila Nova B.C. & Witton M. 2014. *Thalassodromeus sebesensis* - a new name for an old turtle. Comment on “*Thalassodromeus sebesensis*, an out of place and out of time Gondwanan tapejarid pterosaur”, Grellet-Tinner and Codrea (online July 2014 DOI 10.1016/j.gr.2014.06.002). *Gondwana Research*.
- 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*, 99: 261–274.
- Makádi, L.** 2014: Az iharkúti Squamatak kutatásának legújabb eredményei. 17. Magyar Őslénytani Vándorgyűlés, Előadéskivonatok 24–25.
- Makádi L.**, Caldwell M.W. & **Ósi A.** 2012. The First Freshwater Mosasauroid (Upper Cretaceous, Hungary) and a New Clade of Basal Mosasauroids". *PLoS ONE* 7 (12): e51781. doi:10.1371/journal.pone.0051781.
- Makádi, L.** & Nydam, R. L. 2015: A new durophagous scincomorphan lizard genus from the Late Cretaceous Iharkút locality (Hungary, Bakony Mts). *Paläontologische Zeitschrift* available online, DOI 10.1007/s12542-014-0253-1
- Makádi, L.**, **Rabi, M.**, Csengődi, D., **Szentesi, Z.** & **Ósi, A.** 2014: Dinosaurs from the Bakony Mts and other Mesozoic vertebrates from Hungary in the collection of the Hungarian Natural History Museum – the world-famous discoveries of the recent years. *Annales historico-naturales Musei nationalis hungarici* 106: 71–116.
- Martin, J.E, **Rabi, M.**, Csiki, Z. & Vasile, S. 2014. Cranial morphology of *Theriosuchus sympiestodon* (Mesoeucrocodylia, Atoposauridae) and the widespread occurrence of *Theriosuchus* in the Late Cretaceous of Europe. *Journal of Paleontology*, 88(3): 444–456.
- Ósi A.** 2011. A Late Cretaceous (Santonian) terrestrial ecosystem in the western Tethyan archipelago: the Central European Iharkút vertebrate site (Csehbánya Formation, Hungary). *Paleontologia: Cenários de Vida*, 4, 381-399.
- Ósi A.** 2012. Dinoszauruszok Magyarországon. GeoLitera Kiadó, Szeged, pp. 168.
- Ósi A.** 2014. The evolution of jaw mechanism and dental function in heterodont crocodyliforms. *Historical Biology*, 26, 279-414.
- Ósi, A.** 2014. The evolution of feeding-related characters in ankylosaurs. 74th Annual Meeting of the Society of Vertebrate Paleontology, 5-8. Nov. 2014, Berlin, Germany. Abstract Volume p. 199-200.
- Ósi A.** 2015. The European ankylosaur record: a review. *Hantkeniana*, 10, 89-106.
- Ósi A.**, Barrett P., Földes T. & Tokai R. 2014a. Wear Pattern, Dental Function, and Jaw Mechanism in the Late Cretaceous Ankylosaur *Hungarosaurus*. *The Anatomical Record* 297, 1165-1180.

- Ósi A.**, Bodor E.R., Makádi L. & Rabi M. 2015. Vertebrate remains from the Upper Cretaceous (Santonian) Ajka Coal Formation, western Hungary. *Cretaceous Research*.
- Ósi A.**, Codrea V., Prondvai E. & Csiki-Sava Z. 2014c. New ankylosaur material from the Upper Cretaceous of Transylvania. *Annales de Paléontologie* 100: 257-271.
- Ósi A.**, **Makádi L.**, **Rabi M.**, **Szentesi Z.**, Botfalvai G. & Gulyás P. 2012a. The Late Cretaceous continental vertebrate fauna from Iharkút, western Hungary: a review. *Bernissart Dinosaurs and Early Cretaceous Terrestrial Ecosystems* (ed. P. Godefroit), Indiana University Press, pp. 533-568.
- Ósi A.**, Pereda-Suberbiola X. & Földes T. 2014b. Partial skull and endocranial cast of the ankylosaurian dinosaur *Hungarosaurus* from the Late Cretaceous of Hungary: implications for locomotion. *Paleontologia Electronica*.
- Ósi A.** & Prondvai E. 2013. Sympatry of two ankylosaurs (*Hungarosaurus* and cf. *Struthiosaurus*) in the Santonian of Hungary. *Cretaceous Research*. 44, 58–63.
- Ósi A.**, Prondvai E., Butler R. & Weishampel D.B. 2012b. Phylogeny, histology and inferred body size evolution in a new rhabdodontid dinosaur from the Late Cretaceous of Hungary. *PLoS ONE* 7(9): e44318. doi:10.1371/journal.pone.0044318
- Ósi A.**, **Rabi M.** & **Makádi L.** 2015. An enigmatic crocodyliform tooth from the bauxites of western Hungary suggests hidden mesoeucrocodylian diversity in the Early Cretaceous European archipelago. *Peer J*. DOI 10.7717/peerj.1160.
- Prondvai E., Bodor E.R. & **Ósi A.** 2014. Does morphology reflect osteohistology-based ontogeny? A case study of Late Cretaceous pterosaur jaw symphyses from Hungary reveals hidden taxonomic diversity. *Paleobiology*, 40, 288-321.
- Prondvai E., **Szentesi Z.**, **Ósi A.**, Botfalvai G., & Stein K. 2015. Eggshell fragments from the Late Cretaceous of Iharkút, Hungary. *Abstracts of the 13th Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologists* p. 94.
- Rabi M.**, Sukhanov, V.B., Egorova, V., Danilov, I. & Joyce, W.G. 2014. Osteology, relationships, and ecology Of *Annemys* (Testudines: Eucryptodira) from the Late Jurassic of Shar Teg, Mongolia and a phylogenetic definition Of Xinjiangchelyidae, Sinemydidae, and Macrobaenidae. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 34 (2): 327–352.
- Rabi M.**, Vremir, M. & Tong, H. 2013a. Preliminary overview of Late Cretaceous turtle diversity in eastern Central Europe (Austria, Hungary, and Romania), pp. 307–336 In “Morphology and Evolution of Turtles: Origin and Early Diversification” (eds: D. B. Brinkman, P. A. Holroyd, and J. D. Gardner), Springer, Dordrecht.
- Rabi M.**, Zhou, C.-F., Wings, O., Sun, G., Joyce, W.G. 2013b. A New Xinjiangchelyid turtle from the Middle Jurassic of Xinjiang, China and the evolution of the basiptyergoid process in Mesozoic turtles. *BMC Evolutionary Biology*. 13 (203): 1–28.
- Rabi M.**, Tong, H. & Botfalvai, G. 2012. A new species of the side-necked turtle *Foxemys* (Pelomedusoides: Bothremydidae) from the Late Cretaceous of Hungary and the historical biogeography of the Bothremydini. *Geological Magazine* 149: 662–674.
- Rabi M.** & Delfino M. 2012. A Reassessment of the "Alligatoroid" Eusuchian from the Late Cretaceous of Hungary and its Taxonomic Implications. *Abstract volume of the 10th Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologists*, 203-206
- Rabi M.** & Sebök, N. 2015. A revised Eurogondwana model: Notosuchian crocodyliforms and other vertebrate taxa suggest the retention of episodic faunal links during the most of the Cretaceous. *Gondwana Research*. 28: 1197–1211.
- Szabó, M.**, Gulyás, P., **Ósi, A.** elküldve. Late Cretaceous (Santonian) *Atractosteus* (Actinopterygii, Lepisosteidae) remains from Hungary (Iharkút, Bakony Mountains).
- Szabó, M.**, Gulyás, P., **Ósi, A.** előkészületben. Late Cretaceous (Santonian) pycnodontid (Actinopterygii, Pycnodontidae) remains from Hungary (Iharkút, Bakony Mountains).

- Szentesi Z.** 2012. The first eggshells from the Upper Cretaceous (Santonian) Csehbánya Formation (Iharkút, Bakony Mts, Hungary). – In: Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel - Dinópolis (ed.) 10th Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Paleontologists.: p. 253.
- Szentesi Z.** 2014. New frog (Lissamphibia: Anura) remains from the Upper Cretaceous (Santonian) Csehbánya Formation (Iharkút, Bakony Mountains) with a new method: large-scale extraction of microvertebrate fossils. *Hantkeniana* 9 (András Galácz Jubilee Volume): 99-106.
- Szentesi Z.** & Company J. in press. Late Maastrichtian small-sized herpetofauna from Valencia province, eastern Spain. *Historical Biology*
- 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(3): 268-281.
- Szentesi Z.** & Venczel M. 2012a. A new discoglossid frog from the Upper Cretaceous (Santonian) of Hungary. *Cretaceous Research* 34: 327-333.
- Szentesi Z.** & Venczel M. 2012b. Egy fejlett béka a késő-kréta (santoni) Csehbányai Formációból (Iharkút, Bakony hegység).– *Földtani Közlöny* 142(1): 445-468.
- Venczel M. & **Szentesi Z.** 2012. Locomotory techniques in Upper Cretaceous frogs (Iharkút, Hungary).– *Hantkeniana* 7: 19-25.
- Vremir M; **Rabi M.** 2011 Primitive pleurodiran turtles (Dortokidae) in the Late Cretaceous Early Paleogene of central-East Europe., In: Csiki, Z. (Ed.), *Abstract volume of the 8th Romanian Symposium on Paleontology*, Bucarest, pp.133-134.
- Zhou, C.-F. & **Rabi, M.** In press. A sinemydid turtle from the Jehol Biota provides insights into the basal divergence of crown-turtles. *Scientific Reports*.
- Zhou, C.-F., **Rabi, M.** & Joyce, W.G. 2014. A new specimen of *Manchurochelys manchoukuoensis* from the Early Cretaceous Jehol Biota of Chifeng, Inner Mongolia, China and the phylogeny of Cretaceous basal eucryptodiran turtles. *BMC Evolutionary Biology*. 14 (77): 1–16.