

EÖTVÖS LORÁND TUDOMÁNYEGYETEM  
TERMÉSZETTUDOMÁNYI KAR  
FÖLDRAJZ- ÉS FÖLDTUDOMÁNYI INTÉZET

ŐSLÉNYTANI TANSZÉK

**EGY ÚJ BAKONYI MESOEUCROCODYLIA-LELET  
ÖSSZEHASONLÍTÓ CRANIOANATÓMIAI ÉS  
FILOGENETIKAI VIZSGÁLATA**



Készítette:

SZEGSZÁRDI MÁTÉ

Témavezető:

DR. ÓSI ATTILA

Külső konzulens:

DR. RABI MÁRTON

**Budapest**

**2023**

## Tartalomjegyzék

Bevezetés.....	2
Földtani háttér.....	4
Anyag és módszerek.....	8
A leletanyag leírása .....	10
Filogenetikai vizsgálat.....	35
Diszkusszió.....	39
<i>Taxonómiai kérdések</i> .....	39
<i>Paleobiológia</i> .....	42
<i>Cranialis izomzat</i> .....	47
<i>Paleoökológia</i> .....	50
<i>Paleobiogeográfiai vonatkozások</i> .....	51
Konklúzió .....	56
Összefoglalás.....	58
Abstract .....	59
Köszönetnyilvánítás .....	60
Felhasznált irodalom .....	61

## Bevezetés

Az iharkúti lelőhely a mai Magyarország területének egyik első ismert mezozoós terasztrikus ősgérinces-lelőhelye, felfedezése Ősi Attila és Torma András nevéhez fűződik (Ősi 2014). A területen 2000 óta folyó őslénytani kutatások során számos gerinceslelet, köztük halak, kétélűek, teknősök, Squamata és Archosauria (Crocodylomorpha, Pterosauria és Dinosauria, köztük madarak) hüllők, illetve gerinctelen- és növénymaradványok kerültek elő, amelyek egy kiemelkedő diverzitású késő kréta (santoni) életközösségbe engednek betekintést (Ősi et al. 2012a). A terepmunka kezdetben a Szál-1, majd 2003-tól a Szál-6 lelőhelyen folyt; a Szál-7 és -8 lelőhelyekről iszapolási mintákat gyűjtöttek, amelyekből jelentős mikrogerinces-anyag került elő (Botfalvai et al. 2012).

Az iharkúti faunában kiemelt helyet foglalnak el a jelentős életmódbeli diverzitásban jelen lévő Mesoeucroodyliák. Ezek közé tartozik a vitatott rendszertani hovatartozású *Doratodon carcharidens* (Bunzel 1871), amely főként koponyaelemek, illetve izolált fogak

alapján ismert (Rabi & Sebők 2015). A *D. carcharidens*re a feltételezések alapján oldalról lapított koponyája és ziphodont fogai alapján szárazföldi ragadozó életmód lehetett jellemző (Makádi et al. 2014). A *Doratodon* nemzetség Magyarországon kívül előfordul a típuslelőhelynek számító ausztriai Muthmannsdorf alsó campani Gosau típusú sorozat szenes rétegeiben (Bunzel 1871, Buffetaut 1979), a Hátszegi-medence maastrichti képződményeiben (Grigorescu et al. 1999), illetve a kelet-spanyolországi Chera campanijából (*Doratodon ibericus*, Company et al. 2005). A leletanyag hiányossága és a *D. carcharidens*hez képest mutakozó morfológiai különbségek következtében Rabi & Sebők (2015) bizonytalannak tartják a *D. ibericus* *Doratodon* genushoz tartozását, azonban további, ennek ellentmondó leletanyag feltárásáig elfogadják a maxilla és a dentale occlusalis felszínén látható foramenek a *Doratodon* nemzetségre való diagnosztikus voltát, így a cherai faj hovatartozását is. A *D. carcharidens* mellett más nem-Eusuchia Mesoeucrocodylia-leletek is előfordulnak az iharkúti lelőhelyen, amelyek egy „*Theriosuchus*-szerű”, szintén vitatott hovatartozású, kisméretű, heterodont fogazattal rendelkező krokodilhoz tartoznak (Ősi et al. 2012a). Ezeket a leleteket a jelen diplomamunka témáját képező lelet tükreben később részletesen tárgyalom.

Az Eusuchia kládot az iharkúti faunában az *Allodaposuchus* és *Iharkutosuchus* nemzetségek képviselik. Az *Allodaposuchus* sp. (Nopcsa 1928) feltehetően a mai krokodilokhoz hasonló nagyméretű, specializálatlan vízi ragadozó lehetett (Makádi et al. 2014); ezzel szemben az *Iharkutosuchus makadii* (Ősi et al. 2007) kopásnyomokat viselő, többkúpú fogai, komplex heterodont fogazata, és a koponyán látható izomtapadási területek egyaránt bonyolult buccolingualis állkapocsmozgásra utalnak, és arra engednek következtetni, hogy az állat kemény, rostos növényi részekkel táplálkozhatott (Ősi et al. 2007).

A Pannon-medencében előforduló további mezozoós szárazföldi Mesoeucrocodylia-leletek közé tartoznak Magyarországon az Olaszfalu közeléből, az albai Alsóperei Bauxitból előkerült ziphodont fogak, amelyek esetében Ősi et al. (2015) Paralligatoridae-, vagy Notosuchia-hovatartozást feltételezett, valamint a Csehbányai Formációval egyidős, lakusztis környezetet reprezentáló Ajkai Kőszén Formációból származó, az *I. makadii*hoz tartozó, valamint *Theriosuchus*- és *Allodaposuchus*-szerű fogak (Ősi et al. 2016). Az erdélyi Hátszegi-medence is kiemelkedő felső kréta (maastrichti) szárazföldi faunával bír, amelyben a Crocodylomorphák nagy diverzitással vannak jelen: a *Doratodon* nemzetségbe sorolt izolált fogak mellett előfordul az Atoposauridae-szerű, vitatott rendszertani hovatartozású *Sabresuchus sympiestodon* (Martin et al. 2010, Tennant et al. 2016) és *Aprosuchus ghirai*

(Venczel & Codrea 2019), valamint az Eusuchia krokodilok közé tartozó *Allodaposuchus precedens* (Nopcsa 1928) és *Acynodon* sp. (Buscalioni et al. 1997, Botfalvai et al. 2021).

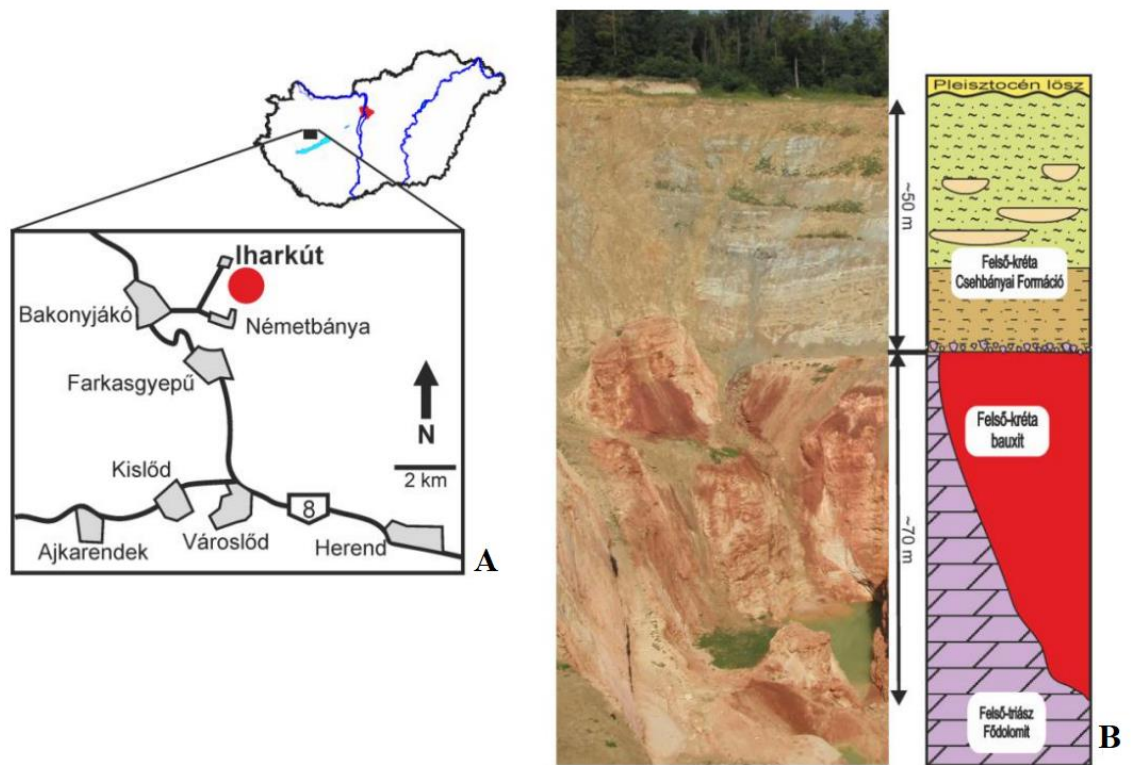
A továbbiakban egy új, közel teljes, a nasale, a quadratum és a pterygoideum kivételével artikulált koponyaleletet fogok bemutatni, amely a 2018-as ásatás során került elő az iharkúti Szál-6 lelőhelyről. A lelet jelentőségét adja, hogy az iharkúti krokodilfauna tagjai többnyire töredékes leletek alapján ismertek, amelyek számos megoldatlan kérdést vetnek fel az általuk reprezentált taxonok rendszertani pozíciójának tekintetében. Az *Iharkutosuchus* és *Allodaposuchus* nemzetségeket kizártnak tekinthetjük, mivel azok jó megtartású koponyaleletek (pl. Ősi et al. 2007, Ősi et al. 2012a) alapján számos morfológiai tulajdonságban különböznek a vizsgált lelettől. Azonban, mivel a másik két taxon kizárólag töredékes leletek alapján ismert, dolgozatom célja annak feltárása, hogy az Iharkútról ismert krokodilok melyikéhez, vagy esetleg egy új, eddig ismeretlen taxonhoz tartozhatott-e a vizsgált koponya, illetve a példány rendszertani és paleobiológiai vonatkozásainak feltérképezése. Ennek keretében elvégeztem a példány cranioanatómiai leírását, összehasonlítását egyéb Mesoeucrocodylia-leletekkel Iharkútról és Magyarországon kívüli lelőhelyekről, valamint a koponya által képviselt Mesoeucrocodylia taxonómiai hovatartozásának feltárását filogenetikai módszerekkel, kitekintve az ebből és a cranialis morfológiából levonható paleobiológiai, paleoökológiai és paleobiogeográfiai következtetésekre.

## Földtani háttér

A lelőhelyen (1. ábra) feltárt legidősebb kőzet a felső triász korú Földolomit Formáció, amelynek karsztos üregeibe települt a Bárdossy & Mindszenty (2013) szerint coniaci-kora santoni korú, és a késő kréta üledékgyűjtő eoalpi deformáció során történő flexurális kiemelkedéséhez köthető Nagytárkányi Bauxit, amelynek kitermelése tette lehetővé a lelőhely felszíni feltárását. A leleteket a santoni korú Csehbányai Formáció tartalmazza, amely jelentős üledékhézzaggal, diszkordánsan települ a felső triász képződményekre (Haas & Jocha-Edelényi 1984). A Csehbányai Formáció átlagosan 50, maximum 150-200 m vastag, ciklikusan váltakozó konglomerátum-, homokkő-, aleurolit- agyagkő- és márgarétegekből, illetve a helyenként középük települő szénzsinórokból áll (Jocha-Edelényi 1997; Botfalvai et al. 2016). A formáció az iharkúti lelőhely területén finomabb kifejlődésű, ahol Botfalvai et al. (2016) négy, különböző keletkezési környezetre utaló fáciesegyüttest különített el. Az első együttest

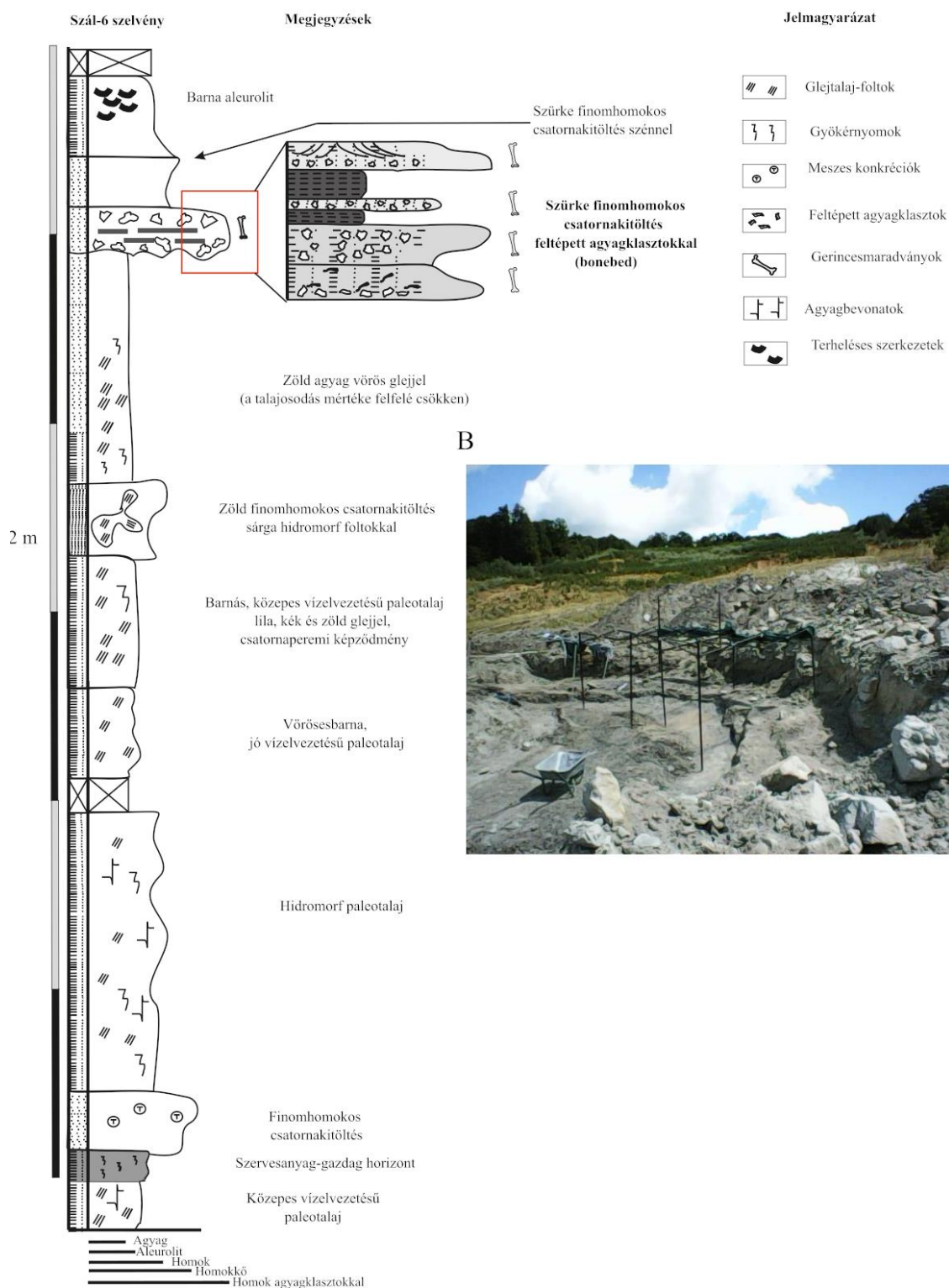
fluviális csatorna- és mederkitöltések alkotják, amelyek közé izolált, jellemzően agyagos fáciesbe vágódó homokkőtestek, homokos konglomerátumok, illetve intraklasztokban és bioklasztokban gazdag, az ártér üledékét átdolgozó viharüledékként értelmezett heterolitikus fáciesek tartoznak – ez utóbbi típus a legjelentősebb a leletanyag szempontjából. A másik három együttest növénytörmelékes árvízi homoklebenyek, sekély tavak üledékeként értelmezett, mikrogerincesekben, édesvízi Mollusca-maradványokban és növénymaradványokban gazdag homokos agyagkő-aleurolit, illetve jó vízelvezetésű vörös, és hidromorf sárga paleotalajok alkotják.

A legtöbb, legsűrűbben megtalálható gerincesmaradványt a Szál-6 feltárás (2. ábra) tartalmazza (Botfalvai et al. 2015). A leletek többsége egy kb. 3 m vastag rétegsorból származik, amely durvaszemcsés homokkő- és szervesanyagdús aleurolit-rétegekből áll, és eróziós felszínnel települ a fekü zöldesszürke agyagkőre. A legalsó csonttartalmú réteg (bonebed) egy 10-50 cm vastag bázisbreccsa, amelyet agyag- és homokkő, agyagklasztok, kavicsok és növényi törmelékszemcsék alkotnak. A breccsa felfelé finomodik, és vékonylemezes aleurolit települ rá, amely szekvencia többször ismétlődik a rétegsorban. A breccsa rosszul osztályozott, agyag- és ritkán karbonátklasztjainak átmérője 0,3 és 2 cm között változik. Ezt a legfontosabb, bonebed típusú réteget egy kisebb mértékben szintén csonttartalmú homokkőréteg fedi. A rétegsor legfelső eleme egy 30-50 cm vastag, laminált, növénymaradványos agyagkő, amely kevesebb csontot tartalmaz, de előkerültek belőle részleges *Nodosauridae*-csontvázak. A gerincesfosszíliák az alsó, breccsás rétegekben gyakoriak. Botfalvai et al. (2015) a rétegsort nagy energiájú villámárvizek üledékeként értelmezte, amely az ártéri üledékek átdolgozásával keletkezett. Erre utal a talpi eróziós felszín, a rossz osztályozottság, valamint a csontok és az esetenként méteres fatörzsek irányítatlansága. A laminált agyag jelenléte, valamint az egyirányú szállítódás által létrehozott üledékes szerkezetek hiánya nagymértékű változékonyságra utal az üledékképződési környezet energetikai viszonyaiban; a felfele finomodó breccsák az árvíz-esemény utáni energiacsökkenésre utalnak. Az eltérő energetikai viszonyok a csontok eltérő megtartásához is vezetnek: a legalsó breccsarétegben izolált és asszociált csontok, és artikulált csontvázak is előfordulnak (Botfalvai et al. 2015).



1. ábra: Az iherkúti lelőhely földrajzi elhelyezkedése (A), és a külfejtés elvi rétegsora (B), Ósi (2014) nyomán.

A



2. ábra: A Szál-6 lelőhely szelvénye (A, Botfalvai et al. 2015 nyomán módosítva), és a feltárás, ahonnan a koponya előkerült (B, saját fotó).



## Anyag és módszerek

Az általam vizsgált leletanyag legnagyobb részét az iharkúti lelőhelyről 2018-ban előkerült koponya alkotja, amelynek mechanikus preparálása preparálótűkkel, az eltörött részek rögzítése pillanatragasztóval történt. A lelet egyelőre nem rendelkezik leltári számmal, azonban a taxonómiai, filogenetikai és összehasonlító anatómiai fejezetekben, valamint az ábramagyarázókban a könnyebb áttekinthetőség kedvéért „Ihar\_1” néven fogok rá hivatkozni. A koponya mellett a Magyar Természettudományi Múzeum leletanyagának részét képező PAL 2013.64.1. pterygoideum és PAL 2013.67.1. jobb quadratum is leírásra kerül a koponya ekvivalens csontjaihoz való nagyfokú morfológiai hasonlóságuk, valamint azoknál jobb megtartásuk miatt.

Az összehasonlítást egyfelől a Magyar Természettudományi Múzeum iharkúti leletanyagán, másfelől különféle, a szakirodalomban előforduló Mesoeucrocodylia-taxonokon végeztem. Az előbbieik közé tartozik a V2010.235.1. és V2010.236.1. töredékes Mesoeucrocodylia-maxilla, a Rabi & Sebők (2015) által leírt PAL 2013.65.1. *D. carcharidens*-maxilla, valamint PAL 2013.66.1. és V2010.237.1. *D. carcharidens*-dentale. Az iharkúti leletanyagot egy eddig nem publikált, heterodont Mesoeucrocodylia-mandibula egészíti ki.

A szakirodalom alapján történő összehasonlítást a nem-Eusuchia Mesoeucrocodylia-kládok képviselőivel végeztem. Ezek közé tartoznak a Notosuchia kládot képviselő *Araripesuchus tsangatsangana* (Turner 2006), *Araripesuchus wegneri* (Buffetaut 1981), *Marillasuchus amarali* (Carvalho & Bertini 1999), *Simosuchus clarki* (Buckley et al. 2000), a Sebecia *Sebecus icaeorhinus* (Simpson 1937), valamint a Baurusuchidae *Baurusuchus salgadoensis* (Carvalho et al. 2005) és *Pissarrachampsia sera* (Montefeltro et al. 2011), az Atoposauridae kládba tartozó *A. ghirai*, *Knoetschkesuchus guimarotae* (Schwartz & Salisbury 2005) és *S. sympiestodon*, a Paralligatoridae kládba tartozó *Paralligator gradilifrons* (Konzhukova 1954), *Shamosuchus djadochtaensis* (Mook 1924), *Wannchampsus kirpachi* (Adams 2014) és *Yanjisuchus longshanensis* (Rummy et al. 2022), valamint a feltehetően közeli Eusuchia-rokon, nem-Eusuchia Neosuchia *Gilchristosuchus palatinus* (Wu & Brinkman 1993), és a bizonytalan (Buscalioni & Sanz, 1990) rendszertani pozíciójú *Bernissartia fagesii* (Dollo 1883).

A koponya vizsgálatában Scopium XTD-6B-LED sztereomikroszkópot használtam a suturák elkülönítéséhez. A példányt fotóállvány használatával, Canon EOS 600D DS126311



fényképezőgéppel fényképeztem. A mérés mérőszalaggal, tolómérővel, valamint az ImageJ (1.54b verzió, 2023; Schneider et al. 2012) képfeldolgozó program segítségével történt.

Az ábrák készítéséhez a Photopea online rastergrafikus eszközt (<https://www.photopea.com>, letöltve: 2023.03.22.), valamint a GIMP nyílt forráskódú rastergrafikai programot (2.10.24. verzió; The Gimp Development Team 2019) használtam. Az ábrákon, valamint a szövegben a taxonómiai elnevezések pontosításához a Paleobiology Database-t használtam (<https://www.paleobiodb.org>, letöltve: 2023.04.11.)

A filogenetikai vizsgálatot a Rummy et al. (2022) által használt adatokon végeztem. Az új koponyalelet tulajdonságait a Mesquite (v. 3.70, Maddison & Maddison 2023) moduláris analitikai programban kódoltam, a Rummy et al. (2022) által megadott karakterek szerint. Az adatok elemzését, valamint a törzsfá elkészítését a TnT (v. 1.6) parszimonikus filogenetikai program Willi Henning Társaság által támogatott változatával végeztem (Goloboff & Morales 2023).

Anatómiai rövidítések: **bo**, basioccipitale; **bsp**, basisphenoideum; **co**, condylus occipitalis; **eo**, exoccipitale; **fit**, fenestra infratemporalis (felső halántéklak); **fm**, foramen magnum; **fr**, frontale; **fst**, fenestra supratemporalis (alsó halántéklak); **icg**, intercondylaris árok (intercondylar groove); **j**, jugale; **lc**, lateralis condylus; **lsp**, laterosphenoideum; **MAMEM**, Musculus adductor mandibulae externus medialis; **MAMEP**, Musculus adductor mandibulae externus profundus; **MAMES**, Musculus adductor mandibulae externus superficialis; **MAMP**, Musculus adductor mandibulae posterior; **mc**, medialis condylus; **meu**, median Eustach-foramen; **MPSP**, Musculus pseudotemporalis profundus; **MPSS**, Musculus pseudotemporalis superficialis; **MPTV**, Musculus pterygoideus ventralis; **n**, nasale; **o**, orbita; **p**, parietale; **pfr**, prefrontale; **po**, postorbitale; **q**, quadratum; **qj**, quadratojugale; **so**, supraoccipitale; **sq**, squamosum.

## A leletanyag leírása

### ***Koponya***

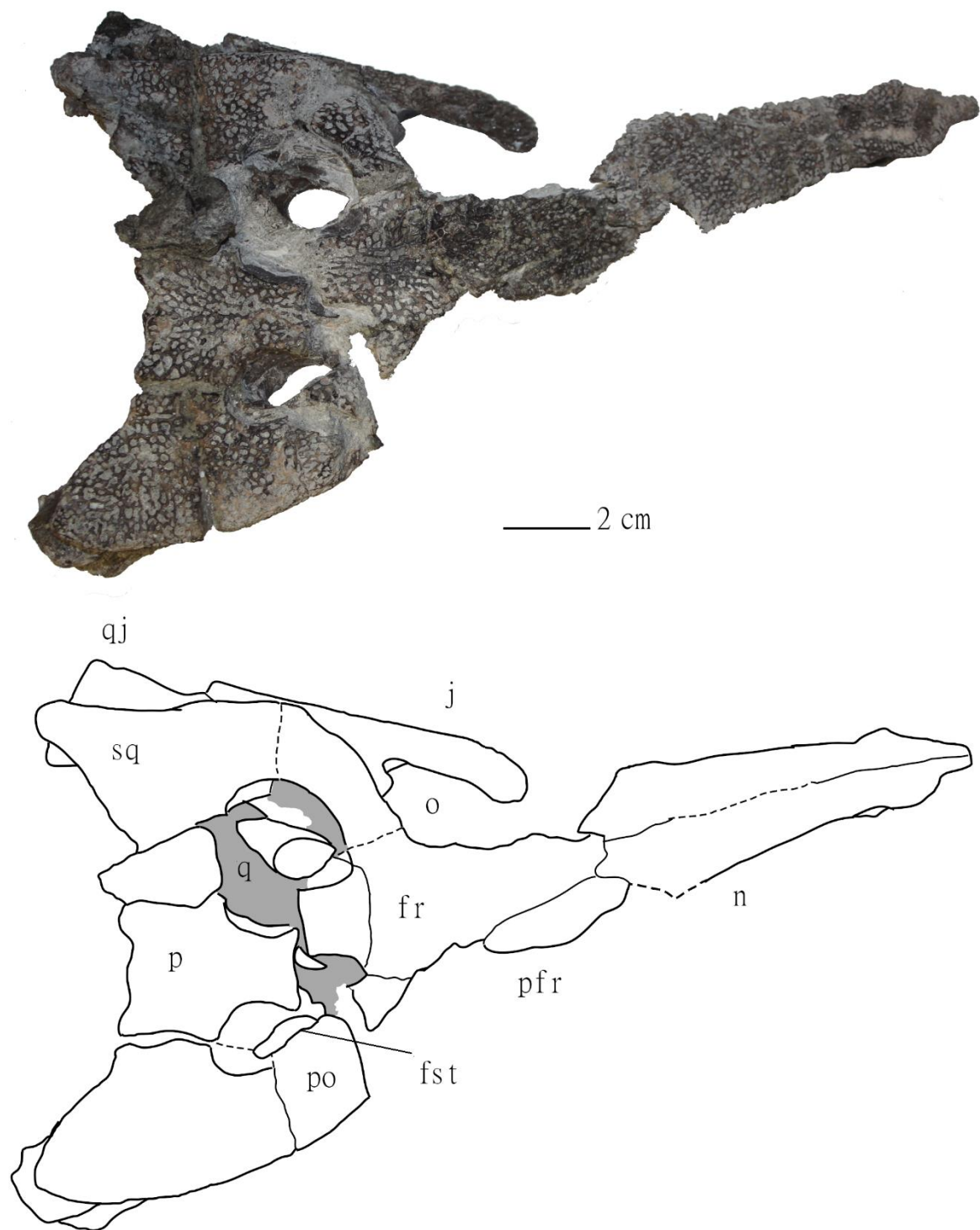
Az Ihar\_1 koponya (3-5. ábra) teljes hossza (a nasale anterior végétől a jobb squamosum posteroventralis nyúlványának posterior végéig) kb. 23 cm, ennek a rostralis szakasz (a premaxilla nélkül; a nasale anterior végétől az orbita anterior pereméig) 44%-át teszi ki. A koponya többsége artikuláltan őrződött meg; ezzel szemben a nasale, a jobb quadratum posterior szakasza és a pterygoideum izoláltan. A koponyát erős dorsoventralis kompresszió érte, amely befolyásolja egyes csontok kiterjedését és orientációját. A jobb jugale és quadratojugale, a bal prefrontale és exoccipitale, mindkét lacrimale, maxilla és premaxilla, valamint a teljes mandibula hiányzik.

A koponyát erős mediolateralis diszlokáció érte, amelynek vonala a koponya dorsalis felszínén a jobb postorbitalén át, a jobb felső halántéklablak anterior pereme mentén, a parietalét mediolateralisan metszve, illetve a bal felső halántéklablak posterior pereme mentén fut. Ennek keretében a koponya anterior része, vagyis a prefrontale, a frontale, a parietale anterior fele, a bal jugale, quadratojugale és quadratum, a bal postorbitale és squamosum, valamint a jobb postorbitale anterior része lateralisán bal kéz felé tolódott. A parietale és a postorbitale esetében enyhe, óramutatóval ellentétes irányú elfordulás is tapasztalható, amely a frontale rostralis szakasza és a prefrontale esetében még erősebb. A bal jugale, valamint kisebb mértékben a postorbitale anterior része és a postorbitalis pillér esetében a lateralis diszlokáció dorsomedialis elfordulással párosul, amelynek következtében a jugale lateralis felszíne dorsolateralis irányban őrződött meg, a postorbitale pillérének jugale alkotta része vízszintesen helyezkedik el, és a postorbitaléhoz való ízesülés suturájának felszíne ventralis irányban látszik. A postorbitale, a quadratum, a squamosum és a parietale egymáshoz képest történt diszlokációjára utal a bal felső halántéklablak erősen deformált volta. A bal squamosum és parietale közé utólag egy posterianalis vázelem, feltehetően csigolya ékelődött, ez is közrejátszhatott az említett diszlokációban. A bal squamosum posterior pereme erősen töredezett.

A koponya legfontosabb méreteit az 1. táblázat foglalja össze.

A koponya teljes megmaradt hossza	232 mm
Az orbita legnagyobb hossza	40 mm
Az orbita szélessége a hosszára merőlegesen	21 mm
Az orbiták közötti legkisebb távolság	23 mm
A felső halántéklak becsült hossza	24 mm
A felső halántéklak becsült szélessége	12 mm
Az oldalsó halántéklak hossza	30 mm
Az oldalsó halántéklak legnagyobb magassága	16 mm
A rostrum hossza a nasale anterior végétől az orbita anterior pereméig	108 mm
A felső halántéklakok közötti legkisebb távolság	15 mm
A condylus occipitalis magassága	9 mm
A condylus occipitalis szélessége	14 mm
Koponya megőrződött részének legnagyobb szélessége	123 mm
Koponyatető legnagyobb szélessége	107 mm
Nasale hossza	93 mm
Quadratum posterior szélessége	18 mm
Quadratum lateralis condylus szélessége	10 mm
Quadratum medialis condylus szélessége	6 mm
Quadratum legnagyobb anteroposterior hossza	71 mm
Jugale anterior szakasza	32 mm
Jugale posterior szakasza	38 mm
Postorbitale pillérének postorbitale alkotta szakasza	12 mm
Postorbitale pillérének jugale alkotta szakasza	11 mm
Basioccipitale teljes szélessége	24 mm
Foramen magnum mediolateralis szélessége	12 mm

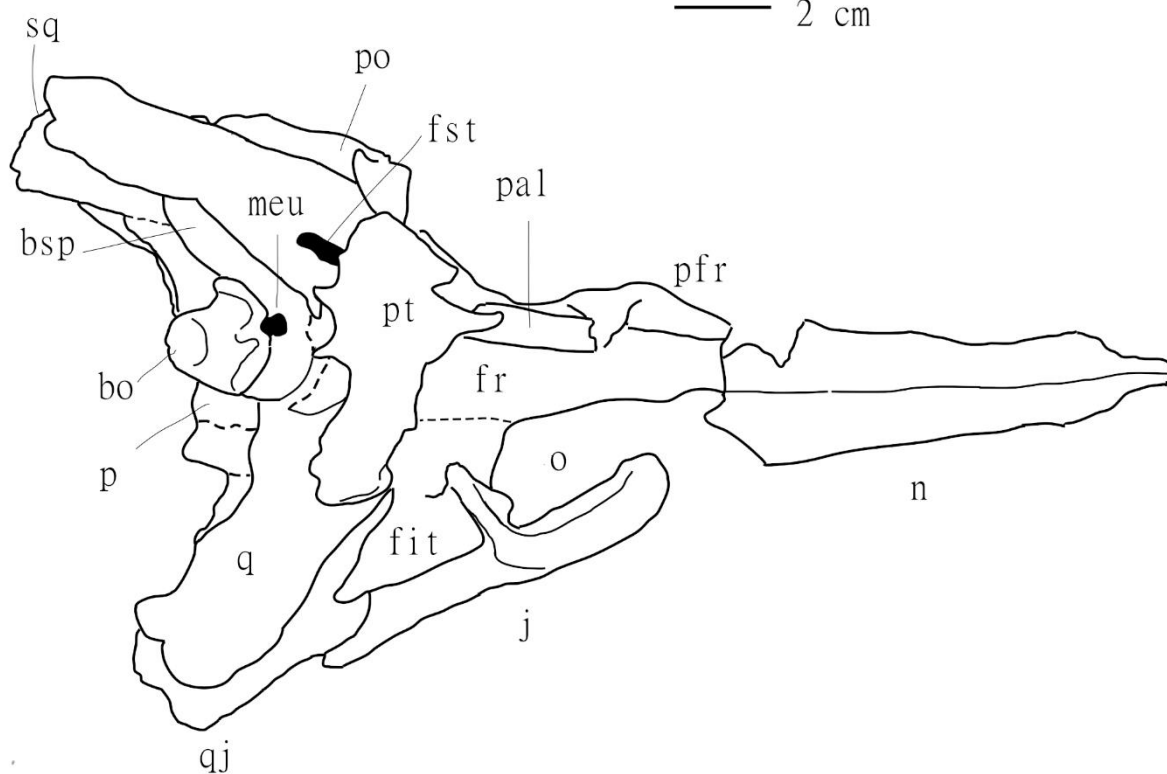
1. táblázat: Az Ihar\_1 koponya fontos méretei mm-ben kifejezve



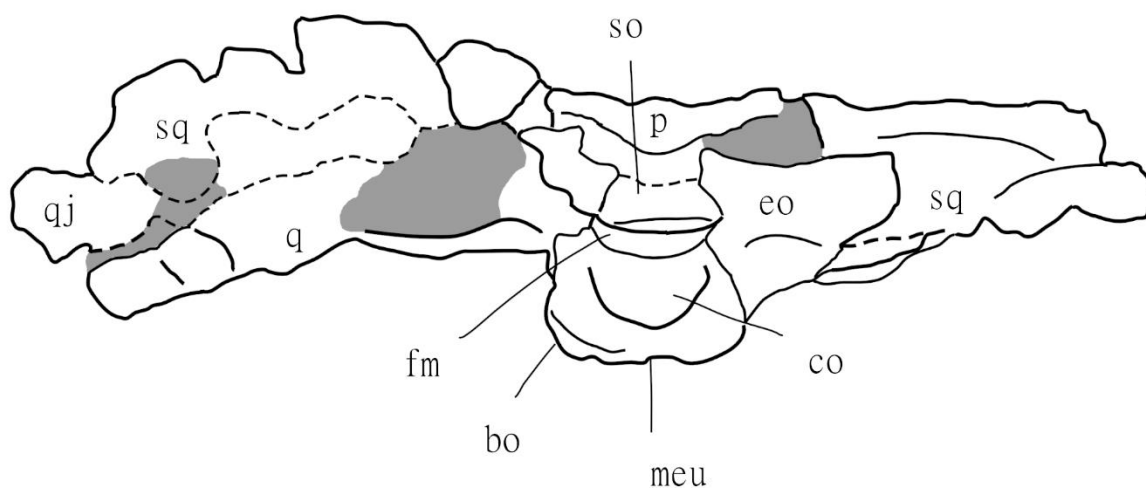
3. ábra: Az Ihar\_1 Mesoeucrocodylia-koponya fényképe és rajza dorsalis nézetből, a nasale törött posterior szakaszának rekonstrukciójával.



— 2 cm



4. ábra: Az Ihar\_1 Mesoeucrocodylia-koponya fényképe és rajza ventralis nézetből



5. ábra: Az Ihar\_1 Mesoeucrocodylia-koonya fényképe és rajza occipitalis nézetből, a jobb quadratum izolált posterior szakasza nélkül

### *Nyílások a koponyán*

Az anterodorsalisan orientált naris externalis nasale által határolt része őrződött meg, amely anteroposterior irányban kb. 1,3 cm hosszú. A megőrződött koponyaelemeken nincs nyoma fenestra antorbitalis jelenlétének.

Az orbitát a jugale, a postorbitale, a frontale és a prefrontale határolja. Dorsolateralisan orientált, és posterior irányban kimagasodik. Anteroposterior irányban hosszabb, mint amilyen magas, hossza a koponya teljes hosszának kb. 20%-a.

Az oldalsó halántéklak ventralis nézetből látszik a koponya bal oldalán. A nyílást a jugale, a quadratojugale és a postorbitale határolja; a kompresszió következtében a squamosummal is érintkezik. Az oldalsó halántéklak közel háromszögletű, és anteroposterior irányban hosszabb, mint amilyen magas (hossz: 2,8 cm; magasság: 1,7 cm). A kompresszióból adódóan az eredeti orientáció kérdéses.

A felső halántéklak kisebb az orbitánál, dorsalis orientációjú, anteroposterior irányban hosszabb, mint amilyen széles, és a postorbitale, a squamosum, a parietale és a frontale határolja. A koponya diszlokációja során a bal felső halántéklak erősen feldarabolódott, a jobb oldali deformációja kisebb mértékű, elsősorban a postorbitale által határolt részt érinti.

A foramen magnumot a supraoccipitale, a basioccipitale és az exoccipitale határolja. A dorsoventralis kompresszió következtében, a supraoccipitale diszlokációja által deformációt szenvedett, így eredeti alakja kérdéses. A median Eustach-forament anterior irányból a basisphenoideum, posterior irányból a basioccipitale határolja.



## ***Rostralis régió***

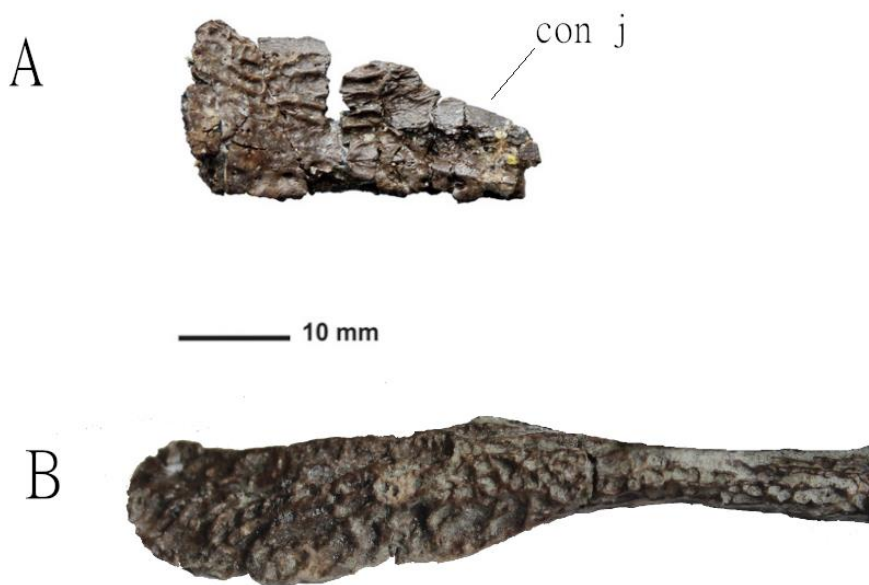
### *Premaxilla*

A premaxilla és a maxilla nem őrződött meg, azonban a nasale processus premaxillarisának lefelé görbülése alapján feltételezhető, hogy a naris externalis részben anterior, részben dorsalis irányú, ebből következik, hogy a premaxilla morfológiájának is ezt kellett követnie. Mivel a processus premaxillaris lefelé görbül, feltételezhetjük, hogy a premaxilla főleg dorsoventralis kiterjedésű volt, és a nasalétól főleg ventralis irányban helyezkedhetett el; anteroposterior kiterjedése elhanyagolható. Ez feltételezi, hogy a rostrum keskenyebb és magasabb volt, mint pl. a mai Alligatoideák esetében. A vizsgált lelethez hasonló koponyamorfológiájú Mesoeucrocodylia-taxonok, pl. az *A. wegeneri* és a *K. guimarotae* jellemzően 5 premaxillaris foggal rendelkeznek. A naris externalis orientációja hasonlít az *A. wegeneri* és a *K. guimarotae* esetében megfigyelhetőhöz, azonban ez utóbbi morfológiája sem egyértelmű az azt ért nagyfokú kompresszió következtében. A nasale morfológiája alapján feltételezhetjük, hogy a premaxilla morfológiája az *A. wegeneri*hez hasonló lehetett.

### *Maxilla*

A maxilla kiterjedésére a nasale és a jugale alapján következtethetünk. A jugale lateralis szegélye a frontale középvonalától kb. 4,5 cm-re található, ezért szimmetrikus koponya esetén feltételezhetjük, hogy a teljes szélesség mintegy 9 cm lehetett. Mivel a jugalét utólagos dorsolateralis forgás érte, feltehetően a maxilla is inkább dorsoventralisan, mint mediolateralisan helyezkedett el. A nasale legnagyobb szélessége a suturától lateralisán kb. 1,5 cm, ezért feltételezhetjük, hogy a maxilla ezen a szakaszon kb. 3 cm széles volt. A maxilla teljes hosszát a jugale-maxilla suturától a nasale naris externalishoz közeli, ahhoz képest posterior irányban elhelyezkedő befűződéséig 11 cm-re becsülhetjük. Az *Alligator mississippiensis* (Daudin 1801) maxillájával végzett alveolusszám-becslés (az *A. mississippiensis* teljes koponyájának méretét az új koponya méretére csökkentettem, és a lekicsinyített koponyán mért alveolus-átmérővel osztottam el a maxilla becsült hosszát) alapján a maxillaris alveolusok száma 18 körül lehetett. Ez a maxilla hosszához mérten arányaiban hasonlít a *W. kirpachi*, és Turner (2015) alapján a *P. gradilifrons* hossz-alveolusszám arányaihoz.

A Magyar Természettudományi Múzeum gyűjteményében három Mesoeucrocodylia-maxillát vizsgáltam, az új lelettel való összehasonlítás céljából. Az első a PAL 2013.65.1. töredékes bal oldali *D. carcharidens*-maxilla (Rabi & Sebők 2015), amely, bár lényegesen kisebb, az új Mesoeucrocodylia-koponya jugaléjához nagyon hasonló mintázatú díszítettséggel rendelkezik (6. ábra). Ezt a mintázatot anteroposterior irányban megnyúlt, húzott mélyedések jellemzik. A példány 5 ovális, anteroposterior irányban megnyúlt alveolust visel, amelyek mellett lingualis irányban occlusalis foramenek láthatók. Bár a *D. carcharidens* fogainak gyökerei ennek megfelelő morfológiát mutatnak, a maxilla hovatartozását megerősítené az esetleg jelen lévő helyettesítő fogak morfológiájának ismerete, annak feltárásához azonban további vizsgálatok szükségesek.



6. ábra: A PAL 2013.65.1. *Doratodon*-maxilla (A, Rabi & Sebők (2015) nyomán módosítva), valamint a vizsgált Mesoeucrocodylia-koponyához tartozó jugale (B, saját fotó) összehasonlítása. A maxillán a jugaléval alkotott sutura felszínét con j felirat jelöli.

A másik két lelet a V2010.235.1. és a V2010.236.1. számú töredékes maxilla (7. ábra). Bár a jugale suturája közelében, a posterior szakaszon a V2010.236.1. díszítése hasonlít az Ihar\_1-hez tartozó jugaléhoz és a PAL 2013.65.1.-hez, a mélyedések annál kevésbé megnyúltak, és az anterior szakaszon kerek gödröcskék váltják fel őket, amelyek a V2010.235.1.-en is jelen vannak. A maxillákra jellemző, hogy a jugale suturája felől anterior irányban haladva először széles basisú, masszív törőfogak, majd egy befűződés után egy nagyobb, apicalis irányban megnyúlt fog, utána pedig egy újabb befűződés, és kisebb alveolusok következnek. A V2010.235.1. maxilla alveolusai sokkal kerekesebbek, mint a PAL 2013.65.1. maxillához tartozók. A V2010.235.1. esetében látható alveolusok sokkal kerekesebb, labiolingualisan kevésbé lapított morfológiát mutatnak, mint a PAL 2013.65.1. alveolusai, annak ellenére, hogy a hozzájuk tartozó, a V2010.236.1. maxillában látható törőfogakra is jellemző kisebb mértékű labiolingualis lapítottság. Emellett a PAL2013.65.1. esetében észlelhető, a *D. carcharidens*-re jellemző occlusalis foramenek sem láthatók a két maxilla esetében – a V2010.236.1. maxilla posterior fogai, illetve a V2010.235.1. alveolusai a maxilla teljes occlusalis felszínét kitöltik. A V2010.236.1. maxilla posterior szakaszának törőfogai hasonlóak egy eddig le nem írt dentale posterior fogaihoz, amelyről a későbbiekben esik bővebben szó. A V2010.235.1. maxilla posterior szakaszán látható a fenestra suborbitalis anterolateralis pereme, ami markánsabb bemélyedéssel, ill. kiemelkedéssel jár, mint a PAL 2013.65.1.-nél, és ezen a szakaszon a csont dorsalis felszíne is megváltozik, ami nem jellemző a *D. carcharidens*-maxilla esetében.



7. ábra: A V2010.235.1. (A) és a V2010.236.1. (B) törőfogú Mesoeucrocodylia-maxilla lateralis nézetből

### *Nasale*

A nasale kb. 9 cm hosszú, anteroposterior irányban megnyúlt, a koponya többi részétől néhány centiméterre, izoláltan őrződött meg. A csont legnagyobb vastagsága az anterior szakaszon 6 mm, legkisebb vastagsága a posterior szakaszon 3 mm. A dorsalis felszín díszített: 1-5 mm átmérőjű gödröcskék láthatók rajta, amelyek lehetnek kerek, vagy anteroposterior irányban megnyúlt formájúak. A két nasale közötti sutura a dorsalis felszínen enyhén hullámos, és többnyire a gödrök közötti „falak” rajzolják ki; a ventralis felszínen kiemelkedő, egyenes „taréjként” figyelhető meg, a csont teljes hosszán végigkövethető. A ventralis felszín sima, enyhe anteroposterior sávozottság figyelhető meg rajta. Mindkét nasalén megfigyelhető egy, a suturától kb. 6 mm-re lateralisán elhelyezkedő, anteroposterior irányban egyenesen futó, a naris externalis felé összetartó borda, amelynek magassága anterior irányban csökken, majd a posterior végétől számítva kb. 6 cm után teljesen eltűnik (anterior irányban a bal oldali nem követhető végig a példány sérüléseiből kifolyólag), és egyesül a nasale szegélyével. A nagyobb kiemelkedések között megfigyelhetők vékony anteroposterior sávok is.

A nasale legnagyobb szélességét a posterior szakaszon éri el, a két nasale együttes szélességével számolva mintegy 3 cm-rel, majd anterior irányban elkeskenyedik. A csont posterior vége törött, ezért a pontos morfológia nem egyértelmű, de a legvége az egykori nasale-frontale és nasale-prefrontale suturához közel elkeskenyedik, kb. 1,4 cm szélességet érve el. Anterior irányban kb. 6 cm-nél egy befűződés figyelhető meg (a szélesség itt 1,6 cm), amelyet újabb kiszélesedés követ egészen a naris externalis határáig. Ez utóbbi szakaszon a nasale anterior vége lefelé görbül, a naris externalis anterior irányba néz, pereme díszített. A nasale posterior végétől kb. 2 cm-re a lateralis szegélyen egy anteroventralisan kiszélesedő perem található, amely a naris externalis határáig tart, majd ott hirtelen egyesül a dorsalis szegéllyel. Ez a perem egy látszólagos befűződéssel kapcsolódik a nasale dorsalis szegélyéhez, de előfordulhat, hogy a dorsoventralis kompresszió térítette el az eredeti irányhoz képest.

A nasale anterior szakasza lefelé hajlik, és a két naris externalis között helyezkedik el, hasonlóan az *A. tsangatsanganához*. Venczel & Codrea (2019) az *A. ghirai* rostrumát is hasonló konfigurációban rekonstruálták, azonban annak anterior szakasza ismeretlen; a maxilla kiterjedése alapján azonban lényegesen rövidebb nasalét feltételeztek. A nasale alakja, illetve a naris externalis anterior-anterodorsalis orientációja és rostralis elhelyezkedése hasonlít a *K. guimarotae*-hoz, de a nasale és a rostrum megnyúltabb a vizsgált koponya esetében.

### *Prefrontale*

A prefrontale mediolateralisan érintkezik a frontáléval. A bal prefrontale hiányzik, a jobb oldalnak egy 3,5 cm hosszú, mindkét irányban elvékonyodó, maximum 1 cm széles szakasza őrződött meg. Dorsalis felszíne a nasaléhoz hasonlóan, de annál kevésbé finoman díszített, ventralis felszíne sima és homorú, kiemelkedő suturával. A csont többnyire lapos, a posterior végétől 1,5 cm-re helyezkedik el a prefrontale pillére, amely posteroventralis irányban kapcsolódik a palatinum megőrződött szakaszához. A pillér dorsalis vége mediolateralisan kiszélesedik és anteroposterior szélessége megvastagszik a prefrontale dorsalis részével való érintkezés zónájában, azonban ventralisan drasztikusan elvékonyodik, összességében filigránként írható le. Az anteroventralis felszín lateralis nézetből posterior irányban homorú, dorsalisan a prefrontale dorsalis testének ventralis felszínét követi, majd ventralis irányban hajlik. A pillér egészére posteroventralis lejtés jellemző, a palatinummal való érintkezés a dorsalis szakasztól posterior irányban helyezkedik el. Anterior irányból nézve a pillér háromszögletű, a lateralis perem ívelten medialis irányba tart.

## ***Koponyatető***

### *Frontale*

A frontale anteroposterior irányban megnyúlt, megőrződött része kb. 4,3 cm hosszú; lateralisan a prefrontale és a postorbitale, posterior irányban a parietale határolja. Anterior szakasza a jobb prefrontaléval együtt feltehetően utólagos deformáció következtében enyhén balra forgatva csatlakozik a cranium többi részéhez, a posterior résztől törés választja el. A frontale és a parietale suturája enyhén hullámos lefutású. A frontale-nasale sutura a koponya anterior végén található, a dorsalis felszínhez képest alacsonyabban. A sutura anteroposterior irányban bordázott, és mintegy 0,5 cm hosszú; a nasale anterodorsalis irányban csatlakozhatott a prefrontaléhoz. A frontale-prefrontale sutura közel egyenes, a ventralis és a dorsalis felszínen egyaránt végigkövethető. A prefrontale lateralis szegélye a frontaléval együtt az orbita dorsomedialis határát alkotja.

A ventralis felszín sima, enyhe anteroposterior barázdákkal. A felszínen bal oldalon megfigyelhető egy mediolateralisan konkáv, szigmoidális taréj, amely mintegy 4,6 cm-en át követhető a frontale posterior peremétől, és magassága anterior irányban csökken. A taréj feltehetően a jobb oldalon is jelen van, ezt azonban az üledék takarja. A két taréj kb. 6-7 mm széles medialis csatornát formáz a lobus olfactorisoknak. A frontalén két alacsonyabb, szintén posterior irányban magasodó, de az előzőeknél anteromedialisabban elhelyezkedő anteroposterior taréj is végigfut, amelyek közel egyenesek.

A frontale látszólag anterior irányban elvékonyodik, de mivel az anterior szakasz bal oldala hiányzik, ez, legalábbis részben, a prezervációnak tudható be, így pontos mértéke, illetve a csont eredeti szélessége nem ismert. A dorsalis felszín díszítettségét a posterior szakaszon, a parietale-frontale határhoz közel mediolateralisan megnyúlt, a frontale középső szakaszán közel kerek, az anterior szakaszon anteroposterior irányban megnyúltabb, néhány mm átmérőjű gödrök alkotják.

A *W. kirpachi*hoz és az *A. tsangatsanganá*hoz hasonlóan a frontale gracilisabb, keskenyebb és anteroposterior irányban hosszabb, mint a *M. amarali*, a *S. clarki* és a *P. sera* esetében (Turner & Sertich 2010). A *S. sympiestodont*tól megkülönbözteti az anterior irányú elkeskenyedés, amely előbbire nem jellemző egészen a nasalis sutura zónájáig. A *K.*

*guimarotae* frontáléjához képest a vizsgált leleté anterior irányban előrébb helyezkedik el, és a felső halántéklak kisebb részét határolja, csak anteromedialis irányból.

### *Postorbitale*

A postorbitale anterior irányban az orbita, posterior irányban a felső halántéklak és a squamosum, medialisán a frontale, ventralisan az oldalsó halántéklak és a jugale, valamint a quadratojugale és a quadratum határolja. A bal oldali postorbitale teljesen, de erősen törött állapotban, a jobb oldali részlegesen, és szintén törötten őrződött meg. A postorbitale-squamosum sutura a jobb oldalon látható, enyhén hullámos lefutású, a bal oldalon a csont sérülése miatt nem egyértelműen azonosítható. A postorbitale dorsalis felszíne díszített, többnyire néhány mm átmérőjű kerek, vagy anteroposterior irányban megnyúlt ovális gödrökkel.

A jugaléhoz egy ventralis processusszal kapcsolódik, vele együtt alkotja a postorbitale pillérét. Ez utóbbi a dorsoventralis kompresszió következtében sérült, és az eredetitől eltérő pozícióban őrződött meg. A postorbitale által alkotott rész mindkét oldalon megőrződött, de a kettő orientációja eltér, ami feltehetően a kompresszióknak tudható be. A bal oldali nyúlvány mediolateralisan csatlakozik a jugaléhoz. Medialis felszíne ventralisan lekerekített, dorsalisan kiszélesedik. Anterior felszíne háromszög formájú, amelynek medialis oldala egyenesen, lateralis oldala medioventralisan lejtve fut ventralis irányban; ez alkotja az orbita peremét. A két oldal között bemélyedés figyelhető meg, amely a medialis oldalhoz közelebb meredek, a lateralis oldalon lankásabb, és szintén háromszög alakot mutat. Az anterior felszín medioventralisan a csont testének anterior felszínéhez csatlakozik. A posterior felszín lefelé kiszélesedik, és az oldalsó halántéklak peremét alkotja. A jobb oldali postorbitale ventralis nyúlványa feltehetően diszlokációt szenvedhetett a kompresszió során, ugyanis posterolateralisan eltérő irányba mutat a jobb oldalhoz képest, és a postorbitale testéhez való csatlakozás feltehető régiójában is törés figyelhető meg rajta. Míg a jobb postorbitale pillére esetében látható, hogy medialisán a quadratojugale, illetve a quadratum határolja, a bal oldali ezen a felületen törést és diszlokációt szenvedett, így a két csont nem érintkezik.

A postorbitale a postorbitalis pillér dorsomedialis részét alkotja, hasonlóan a legtöbb vizsgált taxonhoz. A *W. kirpachi*hoz hasonlóan a postorbitale által alkotott rész vastagabb, mint a jugale szakasza. A postorbitalis pillér transzverzálisan lapított, hasonlóan a *S. clarki* esetében megfigyelhetőhöz.



## *Parietale*

A parietalét anterior irányban a frontale, lateralisán a postorbitale, a squamosum és a felső halántéklablakok határolják. A csont erősen deformált, anterior fele törést szenvedve mintegy 0,4 cm-rel balra mozdult el eredeti pozíciójából, néhány fokos, óramutatóval ellentétes irányú forgás mellett. A posterior szakasz bal oldalán a postcranialis váz egy csontja, feltehetően egy csigolya nyomódott a parietaléba a dorsalis kompresszió során. A parietale posterior végén két lateralis kiemelkedés látható posterior irányban. A dorsalis felszín erősen díszített, többnyire kerek gödrök jellemzik. A dorsalis felszínen egy alacsony, keskeny, anteroposterior irányú borda húzódik medialisán, majd a posterior peremen kiemelkedésben ér véget. A borda posterior szakaszának közelében a díszítettségre anteromedialisán, a borda irányában megnyúlt, ovális gödrök jellemzők.

A felső halántéklablakok dorsalis pereme lateralisán kiemelkedik; a perem az anteromedialis szakaszon a koponyatető mentén vízszintesen folytatódik, és ventralis felszíne hirtelen bezökken, majd ívesen folytatódik a posterior szakaszon. A bal oldali halántéklablak parietale felőli oldalán a csont felületén apró, maximum 1 mm-es foramenek láthatók, amelyek dorsalis irányban gyakoribbak. A dorsalis szakaszon látható egy ovális bemélyedés, amely anteroposterior irányban megnyúlt. A jobb felső halántéklablakon két kisebb ovális bemélyedés is látható, amelyek szintén izomtapadási felszínek lehetnek. Ősi (2013) alapján ezen a területen a *M. adductor mandibulae externus posterior* lehetett jelen.

A posterodorsalis szegély két lateralis, illetve a medialis bordához tartozó kiemelkedése hasonlít a *W. kirpachi* parietaléján láthatóakhoz, azonban a borda a *W. kirpachi* esetében tovább követhető anterior irányban (ez előfordulhat, hogy az eltérő prezervációból következik). Az *Araripesuchus patagonicus* (Ortega et al. 2000) esetében szintén jelen vannak a posterior kiemelkedések, míg az *A. wegneri*-nél a posteromedialis kiemelkedés lényegesen nagyobb, mint a két posterolaterális, és a posterior perem laterális szakaszai posteromedialis irányban futnak, háromszög alakot létrehozva (Turner, 2006). Ezek a *B. fagesii* és *G. palatinus* esetében hiányoznak (Martin et al. 2020, Buscalioni & Sanz 1990). A *S. djadochtaensis* és *P. gradilifrons* parietaléja rendelkezik a medialis bordával, de a posterior kiemelkedésekkel nem (Turner 2015). A *S. sympietodon* parietaléján a medialis vonal nem látható.

## *Squamosum*

A squamosum a koponyatető posterolateralis sarkát alkotja, anterior ága a felső halántéklaktól anterior irányban a postorbitaléhoz, medialis ága a felső halántéklaktól posterior irányban a parietaléhoz csatlakozik (a squamosum-parietale sutura sérülés miatt nem kivehető). A squamosum és a supraoccipitale között nincs kapcsolat. A squamosum-quadratojugale sutura szintén nem látható a kompresszió, illetve a jobb quadratojugale hiánya miatt. A squamosumot mindkét oldalon erőteljes, közel egyenes mediolateralis törés tagolja, amely prezervációs bélyeg. A postorbitale-squamosum sutura a koponya jobb oldalán megfigyelhető, hullámos lefutású. Ennek alapján a squamosum teljes anteroposterior hossza kb. 5,2 cm, a posteroventralis nyúlvánnyal együtt 5,6 cm.

A squamosum dorsalis felszíne erősen díszített, kisebb kerek gödröcskék és összeolvadó, ovális formák egyaránt jellemzőek. A csont háromszögletű, lateralis pereme domborúan, posterior pereme homorúan hajlott, emiatt a posterolateralis sarka enyhén posterolateralis irányba nyúlik. A bal squamosum posterior pereme erősen töredezett, mivel a kompresszió során egy töredékes csigolya ékelődött a squamosum és a parietale közé. A parietale-squamosum határon kerek kiemelkedés figyelhető meg a posterodorsalis szegélyen.

Mivel a jobb quadratojugale és jugale nem őrződött meg, a jobb oldali squamosum ventralis felszíne itt megfigyelhető. A felszín sima, helyenként enyhén repedezett. Az anterolateralis szegélyen lekerekített szélű perem húzódik, amely posterior irányban kiszélesedik és megvastagszik, majd a töréshez képest anterior irányban véget ér. A csont posteroventralis szegélyén egy kb. 3,3 cm hosszúságú, dorsoventralisan lapított nyúlvány húzódik (ez csak a jobb squamosumon őrződött meg), amelyet szigmoidális külső perem határol. A belső perem ventralis irányban erősen hajlított. A kompresszió miatt nem egyértelmű, de feltételezhető, hogy az exoccipitale ennek a peremnek a külső felszínéhez csatlakozott. A nyúlvány pereme a medialis oldalon homorúan találkozik a squamosum dorsalis peremével. A nyúlvány ventralis felszínén, kb. 2,5 cm-re a posterior szegélytől, kerek foramen található a hajlított medialis perem lateralis szegélyéhez közel.

A *S. djadochtaensis* squamosumára jellemző lateralis depresszió, ill. a posterior szakasz hullámos kiemelkedése itt nem látható. A *W. kirpachi* és a *M. amarali* esetében szintén előfordul a díszítetlen posteroventralis nyúlvány, azonban a *S. djadochtaensis* esetében hiányzik. A *W. kirpachinál* az anterolateralis szakaszon nagyobb kiterjedésű a ventralis perem, mint a vizsgált koponyánál. A *S. clarki* esetében a felső halántéklak lényegesen nagyobb, és

a koponya egészétől elkülönülő posterior nyúlvány a posteroventralis nyúlvány teljes hosszát lefedi, ill. túlnyúlik rajta. A *M. amarali* és a *S. clarki* esetében a felső halántéklakot lateralisán határoló szakasz lényegesen keskenyebb. Az *A. ghirai* squamosuma szögletesebb, és a posterior perem élesebben elkülönül a posterior nyúlványtól, közel derékszöget zárva be vele, szemben a vizsgált példánnyal, amely squamosumának posterior pereme ívelt, és a nyúlvány nem különül el élesen. A *P. sera* squamosumának a felső halántéklakot lateralisán határoló szakasza lényegesen keskenyebb, az Ihar\_1 koponyáé széles. A *K. guimarotae* is rendelkezik a posterolateralis processussal, azonban annak felszíne az előbbi esetében díszített.

### ***Temporalis régió***

#### *Jugale*

A jugalék közül egyedül a bal oldali őrződött meg, amelynek teljes hossza mintegy 7,6 cm. A csont a quadratojugaléval és a postorbitaléval érintkezik; az orbitát posterior, az oldalsó halántéklakot anterior irányból határolja. A csontot erős, mintegy 90 fokos dorsolateralis diszlokáció érte, ezért lateralis felszíne dorsalisán, medialis felszíne ventralisan látszik. A maxillával alkotott egykori sutura felszíne a csont medialis felszínének anterior felén látható, kb. 3,7 cm hosszú, és posteromedialis irányú, kiemelkedő, vékony, hullámos taréjok díszítik. Az orbita szegélyét alkotó, többnyire sima, de enyhén rücskös, anterior irányban kiszélesedő felszíntől egy anteroposterior irányban futó perem választja el, amely legnagyobb magasságát a postorbitale pillérének zónájában éri el. A jugale-quadratojugale sutura a csont posterior végén található, és anteromedialis-posterodistalis irányban fut.

A postorbitale pillére utólagos deformáció miatt feltehetően nem eredeti helyzetében őrződött meg. A jugale által alkotott szakasz kb. 1,2 cm hosszú, és a jugale-maxilla suturától a csont jelenlegi helyzetében medialis, eredetileg dorsomedialis irányban folytatódik.

A jugale anterior szakasza ellaposodik, a postorbitale pillérétől posterior irányban nagyjából kör, vagy ovális keresztmetszetű. Ezen a szakaszon a medialis felszín sima - jól elkülönülő izomtapadási felület nem található -, a díszített lateralis felszíntől egy enyhén bemélyedő határvonal választja el. A lateralis felszínen a postorbitale pillére környékén nagyjából kerek, a posterior szakaszon kisebb, anteroposterior irányban megnyúlt ovális, az

anterior szakaszon rendkívül erős, anteroposterior irányban erősen megnyúlt, helyenként összeolvadó gödrök láthatók.

A jugale posterior, az oldalsó halántéklakot határoló szakasza a csont közel felét teszi ki, ezért lényegesen hosszabb a csont egészéhez képest, mint az *A. tsangatsangana* és a *B. salgadoensis* esetében. Ez a tulajdonság a *M. amarali*, *S. clarki*, *W. kirpachi* és a *Y. longshanensis* jugaléira is jellemző. A jugale-quadratojugale kontaktus lefutása hasonlít a *W. kirpachi* esetében megfigyelhetőhöz, de a *W. kirpachi* quadratojugaléja a kontaktushoz közelebb ágazik el, mint a vizsgált koponya esetében. A postorbitale pillére a jugale egészéhez képest medialisán beljebb helyezkedik el, és díszítetlen, a *P. será*hoz hasonlóan. A jugale anterior szakasza arányaiban hosszabb és dorsoventralisan kiterjedése lényegesen kisebb, mint a *S. icaeorhinus* esetében (Molnar 2010).

### *Quadratojugale*

A quadratojugale csak a bal oldalon őrződött meg. A jugaléval anterior sutura által érintkezik; a squamosumtól ventralisan, a quadratumtól dorsolateralisan helyezkedik el, a kompresszió miatt a suturák többnyire nem látszanak. Anterior szakaszán két nyúlvány figyelhető meg: a laterális nyúlvány a jugaléhoz csatlakozik, a medialis nyúlvány pedig a quadratummal hosszan érintkezik, annak mentén a felső halántéklakig követhető. A ventralis felszínen látható, hogy a két nyúlvány V alakban érintkezik, az érintkezés zónájában a csont felszíne enyhén kidomborodik, majd posterior irányban ellaposodik, a quadratummal való érintkezés mentén posteromedialis bemélyedés figyelhető meg. A quadratojugale laterális szegélyén egy anteroposterior irányban futó, posterior irányban enyhén ventralisan görbülő bemélyedés van jelen. Ez a mélyedés a quadratojugale posterior végétől 2 cm-ig tart, és anterior irányban elkeskenyedik, mélysége csökken. Holliday & Witmer (2007) alapján feltételezhető, hogy ez a *M. adductor mandibulae externus superficialis* tapadási helye, amely a quadratum-quadratojugale érintkezés menti mélyedésben folytatódhat.

A dorsalis felszín a többi koponyaelemhez hasonlóan díszített, néhány mm átmérőjű, kerek és ovális gödröcskék is előfordulnak. A csont posterior vége sérült.

A quadratojugale-jugale sutura a *M. amarali*hoz hasonlóan anteromedialis-posterolaterális irányban fut, és a quadratojugale medialisán helyezkedik ez a jugaléhoz képest. A *M. amarali* esetében a medialis és laterális processus egymással nagyobb szöget zár be. A

quadratojugale posterior kiterjedése nagyobb, mint a *M. amarali* esetében, a quadratojugale dorsalisán befedi a quadratumot. A *B. fagesi*hez, a *S. djadochtaensis*hez, a *Y. longshanensis*hez hasonlóan a quadratojugale lateralis része díszített.

### *Quadratum*

A quadratum a koponya posteroventralis részén helyezkedik el. A bal quadratum teljesen a koponyával együtt, a jobb quadratum posterior szakasza izoláltan őrződött meg. A quadratum suturái a kompresszió következtében nehezen azonosíthatók, mindazonáltal kontaktus áll fenn a quadratojugaléval. A quadratum-quadratojugale sutura a bal felső halántéklak régiójában észlelhető, itt a quadratojugale lateralis irányból határolja a quadratumot. A quadratum posterior irányban a medialis és lateralis condylusban végződik. A medialis condylus a bal quadratumban elmozdult eredeti pozíciójából, a jobb oldaliban eredeti helyzetben megőrződött, de ventralis felszíne valószínűleg letörött. Posterior irányban kb. 3 mm-es, és mediolateralisan 5 mm széles kiemelkedést alkot. A lateralis condylus mindkét quadratumon megtalálható, a bal oldali lekerekített, mediolateralisan kb. 10 mm széles, anteroposterior irányban mintegy 6 mm hosszú. A jobb lateralis condylus felszíne apró, szubmilliméteres gödröcskékkal sűrűn díszített, a bal oldalié viszont közel sima, ami a prezervációjuk különbségeiből fakadhat.

A quadratum anterior felén ventralis nézetből elkülönül egy anterodorsalis és egy medialis nyúlvány. A felső halántéklak posterior falát a quadratum anterodorsalis nyúlványának vége alkotja. Ez a quadratum ventralis felszínén folytatódik, kiugró perem nélkül. A medialis nyúlvány ventralis felszíne nem különül el élesen a quadratum testétől. Medialis irányban a laterosphenoideum irányába tart, amellyel a pterygoideummal együtt a maxillomandibularis, v. trigeminalis forament határolja (Lessner & Holliday, 2022). A nyúlvány medialis végén látható a pterygoidalis condylus, amelynek azonban csak a dorsalis vége őrződött meg, így a quadratum-pterygoideum kapcsolat nem rekonstruálható.

A ventralis felszín posteromedialis szakaszán bemélyedés figyelhető meg, amely kb. a csont feléig tart anterior irányban, és hosszabb, mint amilyen széles. A bemélyedés anterior irányban elkeskenyedik, mélysége nő. A mélyedést anterolaterális irányból egy szigmoidális lefutású perem határolja, amely a jobb quadratum esetében a bal quadratuménál élesebb. Ez a perem hasonlít a Iordansky (1973) által A taréjként jelölt formához, amely az állkapocszáró izmokhoz kapcsolódó ínak tapadási helyeként szolgál. Holliday & Witmer (2007) alapján

ebben a régióban a *M. adductor mandibulae posterior* lehetett jelen. A jobb quadratum lateralis peremének posterior szakaszán bemélyedés figyelhető meg, ez azonban a bal quadratumon nem látható, ezért elképzelhető, hogy prezervációs bélyeg.

A quadratum dorsalis felszíne csak a jobb oldali csont esetében az izolált posterior szakaszon, a bal oldalon a csont anterodorsalis, az eredetileg a felső halántéklakot határoló nyúlványa látszik a felső halántéklakon keresztül, annak diszlokációja következtében. A bal quadratum anterior szakaszán a felső halántéklak posterior felszínét alkotó peremre éles, posterodorsalis projekció jellemző a quadratum egészéhez képest. Dorsalis nézetből a quadratum dorsalis nyúlványa közel kör keresztmetszetű, majd posterior irányban feltehetően ellaposodik. Az izolált szakasz felszíne díszítetlen, anteromedialis részén bemélyedés figyelhető meg, amit egy éles perem vesz körbe. A perem egyenesen indul az izolált darab anterolateralis szegélyétől 0,7 cm-re, majd egy kisebb és egy nagyobb ívelt beugrás tarkítja; ez utóbbi a csonttöredék medialis szegélyének anterior szakaszához csatlakozik. Mindkét ívelt beugráshoz tartozik egy hirtelen mélységbeli növekedés a perem által határolt többi részhez képest. A perem által határolt szakasz többi része sima, anterior irányban enyhén lejt. A csonttöredék anteromedialis részén megfigyelhető egy posterior irányban mélyülő foramen, amely közel ovális alakú, és anteroposterior irányban hosszabb, mint amilyen széles. A prezervációból kifolyólag nem egyértelműen megállapítható, hogy a foramen folytatódik-e a quadratum anterior szakaszán.

A jobb quadratumon látható egy élesen elkülönülő posteromedialis felszín, amely közel merőleges a ventralis és a dorsalis felszínre. A felületen posteroventralisan futó, íves barázdák, posterior szakaszán mm-es átmérőjű, kerek foramenek láthatók. Ezen felszín azonosítását a bal quadratumon a prezerváció nem teszi lehetővé.

Az *A. tsangatsanganához* hasonlóan a squamosum és a quadratojugale nagyrészt befedi a quadratumot dorsalis nézetből, ami eltér a *P. serától*, amelynek quadratuma posterior irányban túlnyúlik a craniumon.

A Magyar Természettudományi Múzeum gyűjteményében látható PAL 2013.67.1. jobb oldali quadratumot az új lelettel való nagyfokú morfológiai hasonlósága miatt ugyanazon taxonhoz tartozónak tekintjük. A PAL 2013.67.1. jobb oldali quadratum hossza kb. 6 cm. A csont lateralis nézetből szigmoidális alakú, a posterior szakasz dorsalis, az anterior szakasz ventralis, a felső halántéklakot határoló szakasz ismét dorsalis irányban ívelt. A medialis condylus itt teljes épségében megőrződött, posterior felszíne egyenes, és medialisan

éles peremmel csatlakozik a quadratum medialis széléhez. A quadratum keresztmetszete közel háromszögletű, posterior szakaszán dorsalis taréj fut, amely anterior irányban elkeskenyedik és egyre magasabb lesz, éle enyhén medialis irányba tart. Anterior irányban haladva észrevehető egy dorsoventralisan lapított, medialis irányú kiemelkedés, amelynek dorsomedialis felszíne a quadratum medialis felszínét követi, ventralisan pedig egy kiemelkedő, íves taréj határolja, amely anterior irányból a quadratum medialis peremét követi, majd a kiemelkedés magasságában ívesen kitér lateralis irányba. Az Ihar\_1 koponyához tartozó quadratummal összehasonlítva feltételezhető, hogy ez a medialis irányú nyúlvány posterolateralis szakasza, amelynek folytatása nem őrződött meg. Holliday & Witmer (2007) alapján elképzelhető, hogy a ventralis taréj a M. adductor mandibulae posterior tapadási helyét határolja. A kiemelkedéstől anterior irányban a medialis felszínen sekély, jól körülhatárolt bemélyedés található, amelyet éles, ívelt perem határol.

Az anterior szakaszon a dorsalis perem ellaposodó felszínt alkot. Az anterolateralis felszínen megfigyelhető egy neurovascularis foramen, amely posterior irányban mélyül, és ovális, közel kerek keresztmetszetű. A foramentől anterior irányban ívelt lefutású perem fut a csont teljes dorsoventralis szélességén. Az anterior szakasz medialis felszínén nagyméretű, ovális bemélyedés található, amely feltehetőleg prezervációs bélyeg. Az anterior felszín a felső halántéklablak posteroventralis peremét alkotja.

## **Palatalis régió**

### *Pterygoideum*

A pterygoideum a koponyától izolált állapotban őrződött meg. A két oldalon található nyúlvány közül teljes hosszában csak a bal oldali őrződött meg, ez kb. 3,3 cm hosszú. A nyúlványok ventrolateralisan állnak ki a csonttestből, tövük posterior peremén megfigyelhető egy-egy visszahajló, posterior irányban kiálló kiemelkedés, amelyek 0,6 cm-rel emelkednek ki a csontból. A bal nyúlvány ventralis felszíne sima, ventralisan enyhén domború, és kifelé posteroventralis irányban hajlik. A nyúlvány 1,2 cm hosszú és 0,7 cm széles, megvastagodott felszínben ér véget. A nyúlvány végének felszíne anteromedialisan dől, dorsalis szakaszát anteroposterior, ventralis szakaszát posteroventralis irányú rovátkák díszítik. A nyúlványok



ventralis felszíne többnyire homorú, de kb. a posterior egyharmadánál domborulat figyelhető meg. A nyúlványok egymással közel  $140^\circ$ , a vízszintessel  $20-30^\circ$  szöget zárnak be.

A pterygoideum testének dorsalis szakasza oldalról lapított, dorsalisan elkeskenyedő tarajt alkot, amely kb. 0,8 cm magas és 3 cm széles. Anterodorsalisan jobbra dől, de ez lehet, hogy a prezerváció következménye. Posterior felszínén dorsoventralis barázdák figyelhetők meg, amelyek feltehetően a basisphenoideum ízesülési felszínét jelzik. A jobb oldali ventralis felszínen kb. 1 mm átmérőjű foramen látható.

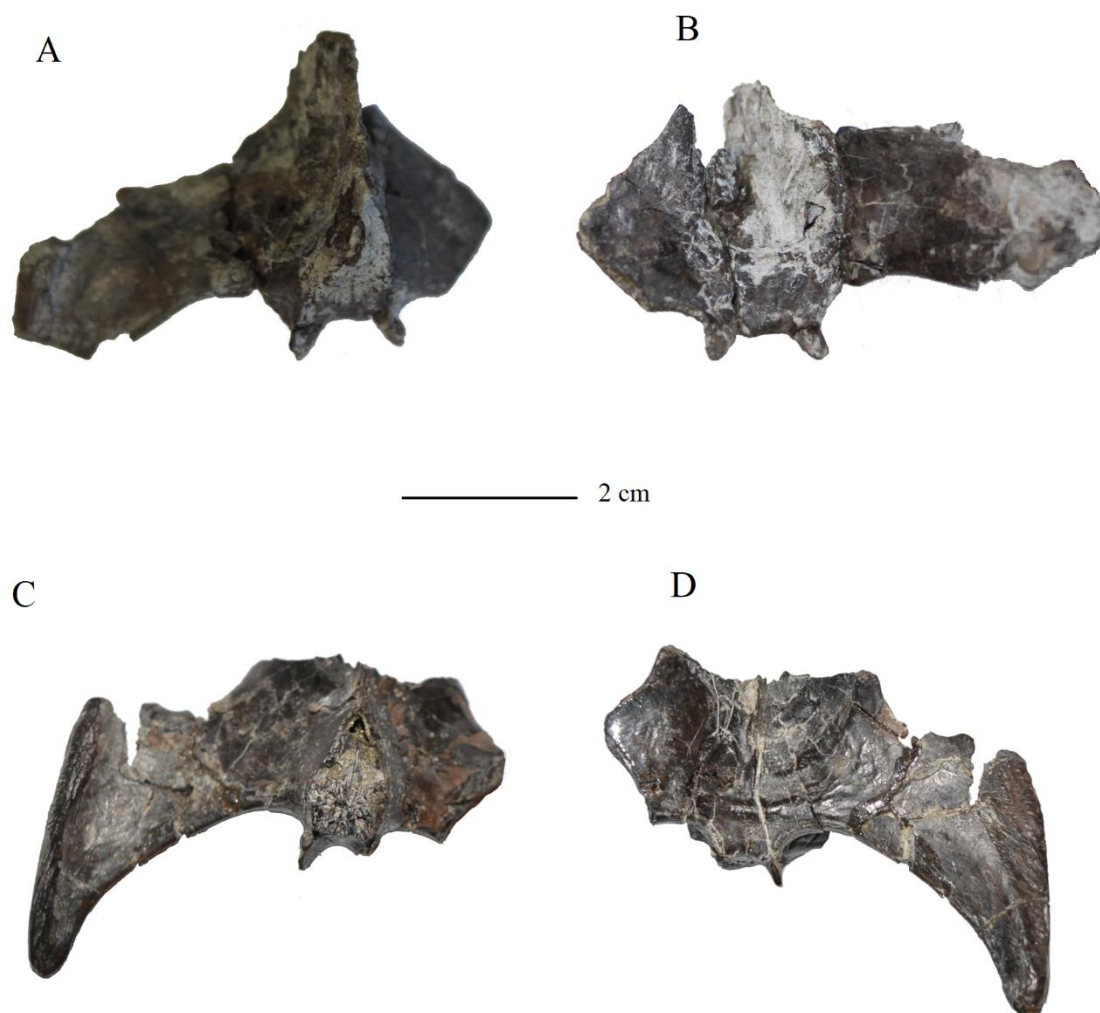
A choanát a pterygoideum nem foglalja magába, ami kizárja az Eusuchia-eredetet. A *W. kirpachi* és a *M. amarali* esetében a lateralis nyúlványok a csont posterior végétől távolabb helyezkednek el anterior irányban, mint a vizsgált példányon, és a csont középső részén lateralis befűződés látható, amely a vizsgált példányról hiányzik. A *S. clarki* pterygoideumával szemben lényeges különbség, hogy annak nyúlványai keskenyebbek, de dorsoventralisan vastagabbak, és anterior irányban kitérnek, illetve, hogy a végükön található megvastagodott felszín ventralis irányban vastagszik meg, szemben a vizsgált lelettel, ahol dorsalisán.

A Magyar Természettudományi Múzeum leletanyagához tartozó PAL 2013.64.1. pterygoideum morfológiáját és megőrződését tekintve gyakorlatilag azonos (8. ábra) az Ihar\_1 koponyához tartozóval, azzal a különbséggel, hogy a csont testének ventralis pereme kevésbé, a bal oldali lateralis felszín viszont épebben megőrződött, ezért a továbbiakban ez utóbbit fogom tárgyalni.

A bal szárny ventralis felszínének lateralis szakaszát posterolaterális irányú perem különíti el a felszín többi részétől. A peremtől medialisán, a szárny csúcsán izomtapadási nyomok láthatók, amelyek Iordansky (2011) alapján feltehetően a pterygoidális aponeurosis ventralis részéhez tartozhattak. A perem által medialis irányból határolt lateralis szakasz anterior irányban kiszélesedik, és lateralis-posterolaterális irányú barázdák láthatók rajta. A lateralis felszín anteroposterior irányban 3,2 cm hosszú, és erősen díszített; a ventralis és középső részen kisebb gödrök, a dorsalis peremen dorsoventralis barázdák figyelhetők meg. A lateralis felszín ventralis pereme közel egyenes, míg a dorsalis perem az anterior szakaszon dorsalisán kidomborodik, így a felszín anterior vége keskeny, majd posterior irányban kiszélesedik, és kb. a posterior egyharmadánál újra elkeskenyedik.

Az Ihar\_1 koponyához tartozó pterygoideumon nem megfigyelhető egyéb bélyegek közé tartozik egy enyhén ívelt, alacsony, lekerekített borda v. taréj a csont medialis részének ventralis felszínén, egy félkörös, posteromedialis irányú perem a ventralis felszín anterior

szakaszán, amely egy félkörös mélyedést határol, és csak a bal pterygoideumon megfigyelhető. Ez a félkörös perem hasonló a *W. kirpachi* pterygoideumán megfigyelhetőhöz. A két pterygoideum suturájánál kiemelkedő septum figyelhető meg, amely lehet prezervációs bélyeg, azonban a choana septuma is, a *Paralligator* sp.-hoz hasonlóan (Turner, 2015).



8. ábra: Az Ihar\_1 Mesoeucrocodylia-koponyához tartozó (A-B) és a PAL2013.64.1. (C-D) *Doratodon*-pterygoideumok. Az A és C képek dorsalis, a B és D képek ventralis nézetet mutatnak.

## *Palatinum*

A palatinumnak mindössze egy 2,5 cm hosszú szakasza őrződött meg, amely egy posteroventralisan dőlő, homorú laminával kapcsolódik a prefrontale ventralis kiemelkedéséhez. A csontot három prominens borda díszíti, amelyek anteroposterior irányban, egyenesen húzódnak. A bordák a csonttesttől kifelé elkeskenyednek, és posterior irányban összetartanak. A csont dorsoventralisan rendkívül vékony (a bordákkal együtt is mindössze 1 mm vastag), és a nasalétól 1,5 cm-re őrződött meg ventralisan; a kettő közötti hiátust üledék tölti ki. A díszítő bordák helyén a palatinum dorsoventralisan meghajlik, így anterior nézetből a csont cikkcakkos megjelenésű.

## **Occipitalis régió**

### *Supraoccipitale*

A supraoccipitalét oldalról az exoccipitale határolja. Erős dorsoventralis diszlokáció érte, amelynek során ventralis irányban elmozdult, illetve posteroventralis irányban kifordult eredeti helyzetéhez képest. Az elmozdulás miatt a parietaléval és basioccipitaléval való kapcsolata nem, a foramen magnum csak részben látszik. A csont kb. 1,4 cm széles és 0,5 cm magas. Az eredeti anterior felszín a csont jelenlegi helyzetében posterodorsalisán helyezkedik el; többnyire sima, helyenként enyhén pöttyözött. Az eredetileg posterior, jelenleg ventralis felszín közelítőleg félkör alakú, enyhén díszített, két anterolateralis homorulat figyelhető meg rajta; a medialis szakasz ezzel szemben domború, középen enyhe befűződéssel.

### *Exoccipitale*

A bal exoccipitale hiányzik, a jobb részlegesen őrződött meg. Az exoccipitalét medialisán a basioccipitale és a supraoccipitale, dorsalisán a parietale és a squamosum, anterior irányból a basisphenoideum, ventralisan a quadratum határolja. A csont dorsalis részének posterior felszíne lekerekített, kifelé domború, latromedialisán hengeres, és néhány mm-es, keskeny mediolateralis barázdák figyelhetők meg rajta. A megőrződött szakasz mediolateralis szélessége kb. 2 cm. A posterior felszín anterodorsalis irányban folytatódik, és anterior irányban érintkezik a squamosummal – a squamosum és az exoccipitale érintkezése nem látszik, és

előfordulhat, hogy a dorsoventralis kompresszió eltolta a két csontot egymáshoz képest, ezért nem látszik köztük sutura. Az exoccipitale medialis peremén egy kb. 4 mm magas dorsalis nyúlvány látható, amely, mivel tőle lateralisan törés figyelhető meg, lehet prezervációs reliktum is. A dorsalis és ventralis részt éles perem, ill. törés határolja, amely a medialis részen lateroventralisan ferdén, a lateralis részen közel egyenesen mediolateralisan fut.

A csont ventralis felének anterior felszíne sima. A basioccipitale-sutura és a hengeres dorsalis csonttest által körülvelt felszín háromszögletű, és enyhén hullámos. A felső csonttesttől ventralis irányban félkörös bemélyedés figyelhető meg, amely lateralisan eléri a csont ventrolateralis szegélyét, medialisan pedig egy éles peremben végződik, a csont medialis szélétől néhány mm-re. A medialis basioccipitale-sutura mentén a ventralis szakaszon szintén megfigyelhető egy sekély bemélyedés, amelyet lateralisan egy éles peremű, kör alakú bemélyedés határol (ez is lehet prezervációs bélyeg).

Az exoccipitale megnyúlt és keskeny processus paroccipitalisa a *M. aralai*hoz, és a *G. palatinus*hoz teszi hasonlóvá, szemben a *B. salgadoensis* lateralisan rövidebb, de dorsoventralisan magasabb exoccipitaléjával. Az *A. ghirai*, a *S. clarki* és a *P. gradilifrons* exoccipitaléjára szintén nagyobb dorsoventralis kiterjedés jellemző, mint az Ihar\_1 esetében.

### *Basioccipitale*

A basioccipitalét anterior irányból a basisphenoideum és a condylus occipitalis, oldalról az exoccipitale határolja, a quadratummal és a supraoccipitaléval való kapcsolata a kompresszióból adódó deformáció miatt nem egyértelmű.

A basioccipitale ventralis pereme erősen, kb. 1-2 mm átmérőjű, kerek gödröcskével díszített. A perem jellegzetes W alakot mutat, amelynek közepe posterior irányból határolja az ún. median Eustach-forament. A median Eustach-foramen a basisphenoideum és a basioccipitale alkotta rész között befűződik; ennek a befűződésnek nagyrészt a basioccipitale alkotja, és a bal oldalon hangsúlyosabb.

A csont legnagyobb szélessége mintegy 23 mm, ami anterior irányban csökken. A basioccipitale anterior felszíne sima, és a basisphenoideumban folytatódik. A posterior felszín többnyire szintén sima, dorsalis posterior irányban enyhén ívelt, és két lateralis kiemelkedés által közrefogott medialis bemélyedés útján megy át a condylus occipitalisba. A condylus a csonttesthez kapcsolódó szakaszának lateralis széle medialisan kivastagszik, így a condylus

posterior nézetből közel félhold alakú. Posteromedialisan egy bemetszés vágja ketté, amely a condylus posterodorsalis részén a leghangsúlyosabb, és anteroventralis irányban egyre inkább elvékonyodik, ill. egyre sekélyebb lesz, majd teljesen eltűnik. Oldalnézetből a condylus feje közel gömbölyű, enyhén homorú dorsalis, és erősen homorú ventralis csatlakozással a basioccipitale testéhez.

### *Basisphenoideum*

A basisphenoideumot anterolateralisan a quadratum, posteromedialisan a basioccipitale és a median Eustach-foramen, posterolateralisan az exoccipitale határolja. Feltehetően a pterygoideummal is kapcsolatban lehetett, de az izoláltan őrződött meg, és a sutura nem felismerhető. A basisphenoideum jobb oldali része hiányzik. A bal oldalon egy kb. 2,7 cm hosszú, mediolateralis nyúlvány fut a csontból, amelynek posterior felszínéhez kapcsolódik az exoccipitale, illetve a basioccipitale. A díszítetlen anterior felszínhez a quadratum kapcsolódik. A csont medialis részének ventralis felszíne kerek gödrökkel enyhén díszített, és anterior irányból határolja a median Eustach-forament. Az anterior peremen két oldalt egy-egy kiemelkedés látható, a jobb oldali magasabb a balnál, és anterior irányból a jobb quadratum hasonló kiemelkedéssel csatlakozik hozzá.

A basisphenoideum a median Eustach-foramen anterior részét alkotja, mint a *Y. longshanensis*, ill. a *W. kirpachi* esetében. A *Y. longshanensis* basisphenoideumának medialis teste anteroposterior irányban szélesebb, mint az Ihar\_1 koponya esetében.

### *Laterosphenoideum*

Egy lateralis nézetből közel háromszögletű csont, amelyet lateralisán a quadratum és a felső halántéklablak, dorsalisán feltehetően a parietale (a közvetlen kontaktus nem látható), anterior irányból a basisphenoideum határol. A csonton két markáns, anteroposterior irányú borda fut egymással párhuzamosan. A lateralis felszín sima, a felső halántéklablak medioventralis falát alkotó dorsolateralis szakaszt medialisán homorú perem határolja el a csontfelszín többi részétől. A lateralis felszín posterior szakasza a bal oldalon egy kerek forament határol anterior irányból, ez azonban nem látható a jobb oldalon, ezért elképzelhető, hogy prezervációs bélyeg. A két borda között egy ismeretlen eredetű, oldalról lapított csonttöredék húzódik anteroposterior irányban.

## Filogenetikai vizsgálat

A kladisztikai elemzést a Rummy et al. (2022) által használt mátrix használatával és kibővítésével végeztem, mivel a Paralligatoridae klád tekintetében ez a legfrissebb filogenetikai adatsor. Az Ihar\_1 koponya által reprezentált, „iharkúti formának” (Iharkút Form) elnevezett taxonnal együtt a mátrix 115 taxont és 324 morfológiai karaktert tartalmaz (ld. Rummy et al. 2022). A korábbi taxonokon meghatározott karaktereken nem változtattam, és a mátrixhoz nem adtam hozzá új karaktert, mivel a koponya nem mutatott új, potenciálisan diagnosztikus bélyegeket a Rummy et al. (2022) által vizsgáltakhoz képest. Az adatmátrix elemzése a TnT 1.6. verziójával történt (Goloboff & Morales 2023). Külcsoportként a korábbi kutatásokhoz hasonlóan (pl. Rummy et al. 2022, Turner 2015) a *Gracilisuchus stipanicorum* (Romer 1972) taxont használtam. A maximális famennyiséget 10000-re állítottam, amelyben 1000 Wagner-fát állítottam elő, majd TBR (Tree Bisection and Reconnection) módszerrel elvégeztem az ágak felcserélését, fánként 10 változatot megtartva. Kuzmin et al. (2019), valamint Rummy et al. (2022) első analíziséhez hasonlóan a karaktereket nem súlyoztam, valamint az 5., 277. és 281. karaktert kihagytam az elemzésből.

Az elemzés 84 fát tartott meg, amelyek közül 30 érte el a parszimónia maximumát (a legjobb pontszám 1657). A 84 fa, és az összes taxon használatával létrehozott Nelsen-konszenzusfán az iharkúti taxon, bár egyértelműen a Paralligatoridae kládhoz tartozott, a *S. djadochtaensis*, *W. kirpachi* és a Glen Rose-i paralligatorid által alkotott kláddal, valamint a basalis pozíciójú *B. pastosbonensis* kivételével az összes többi Paralligatoridae-fajjal politómiában szerepelt. A *Y. longshanensis*, a *T. winkleri*, a *R. nonganensis*, a *P. tersus*, a *P. gradilifrons* holotípus és a *P. ancestralis* eltávolításával – a *S. sahlsteinit* tartalmazó klád kivételével – sikeresen feloldásra kerültek a Paralligatoridae-n belüli politómiák. Az így létrejött törzsfa (9. ábra) alapján az Ihar\_1 lelet által reprezentált taxon basalis pozíciót foglal el a Paralligatoridae-n belül. A vizsgálat alapján a *B. pastosbonensis* foglalja el a legbasalisabb pozíciót a Paralligatoridae-ban, ezt követi az iharkúti forma, a *S. djadochtaensis*, a *W. kirpachi* és a Glen rose-i forma által alkotott klád (10. ábra), amelynek testvércsoportja az összes többi fejlettebb Paralligatoridae. A kládon belül az iharkúti forma szintén basalis pozíciót foglal el, testvércsoportja a *S. djadochtaensis* - *W. kirpachi* - Glen rose-i forma-klád. Az eredmények alapján a *Paralligator* genus nem monofiletikus, Turner (2015) és Adams (2019) munkáihoz hasonlóan. A Paralligatoridae legfejlettebb csoportjának az elemzés a *S. sahlsteinit*, „*Turanosuchus aralensis*” (nomen dubium), *Kansajsuchus extensus* (Kuzmin et al. 2019),

valamint a dzharakuduki paralligatoridot tartalmazó kládot tekinti. A vizsgálat alapján a Paralligatoridae testvércsoportja a *B. fagesii* és az Eusuchia által alkotott klád. Az erdélyi *S. sympiestodon* filogenetikai pozíciója rendkívül bizonytalan, így, mivel egyik fán sem szerepelt a Paralligatoridae klád tagjaként, a Ziphosuchia (sensu Pinheiro et al. 2023), és a Neosuchiát alkotó kládok közötti politómia feloldása érdekében a végső konszenzusfán nem szerepel. Az elemzés a Paralligatoridae, Eusuchia és a *B. fagesii* alkotta klád testvértaxonjait hagyományosan összefoglaló Goniophoridae kládot is parafiletikusnak tekinti.

Az elemzés a Paralligatoridae kládra a következő synapomorphiákat állapította meg:

- 17 (1 → 0): a jugale anterior szakasza kb. azonos szélességű a posterior szakasszal.
- 144 (1 → 0): a postorbitale és az ectopterygoideum érintkezik egymással (ez a vizsgált koponyán nem megfigyelhető).

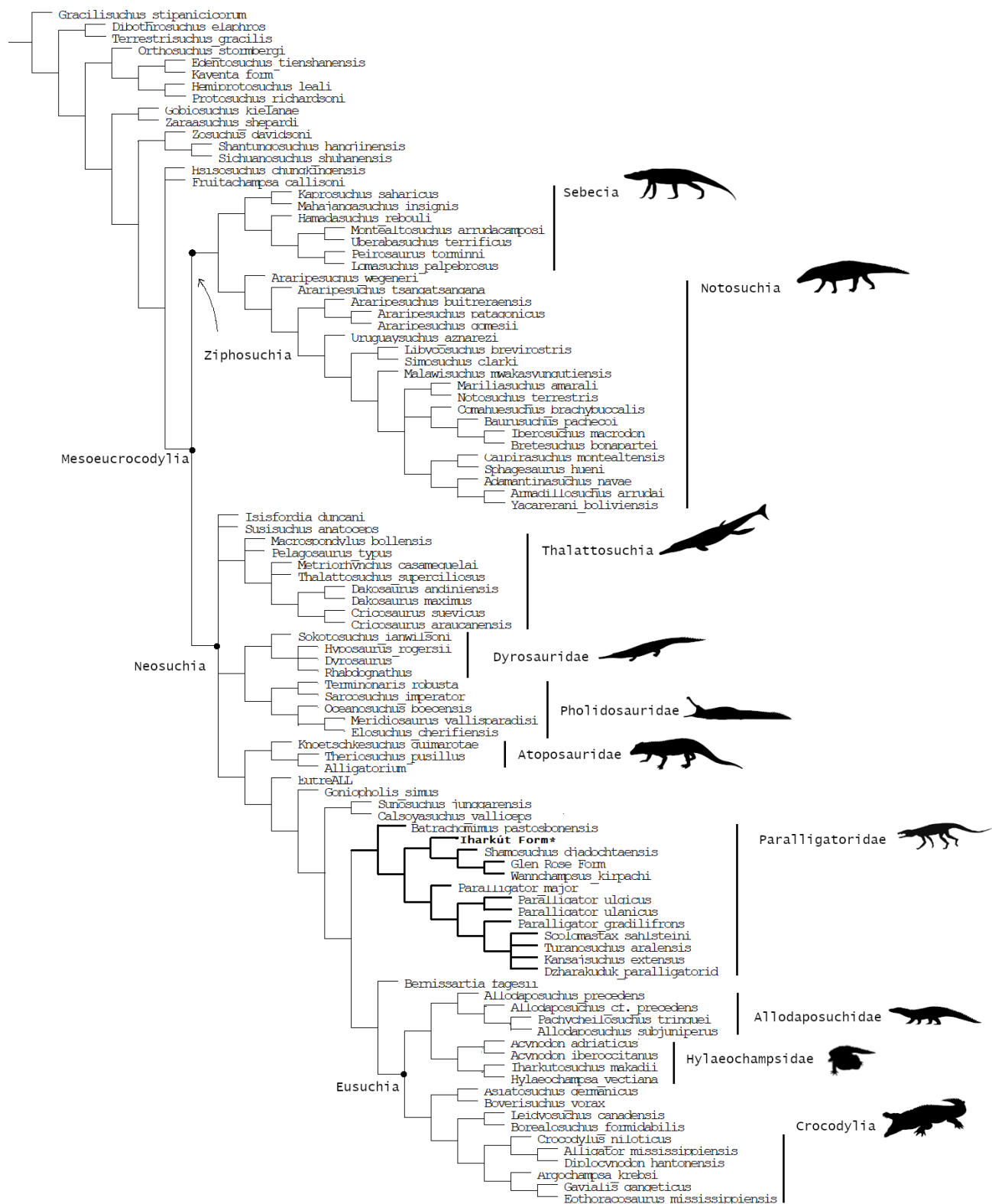
A *B. pastosbonensis* kivételével a többi Paralligatoridae-re jellemző synapomorphiák:

- 27 (1 → 0): hiányzó vascularis foramen a postorbitale pillérének dorsalis felszínén
- 142 (0 → 1): a jugale postorbitalis processusa dorsalis irányú

Az Ihar\_1 koponya által reprezentált paralligatoridot, a *S. djadochtaensist*, a *W. kirpachit* és a Glen rose-i formát tartalmazó kládra jellemző synapomorphiák (ezek az Ihar\_1 koponyán nem megfigyelhetők a releváns csontok hiánya miatt):

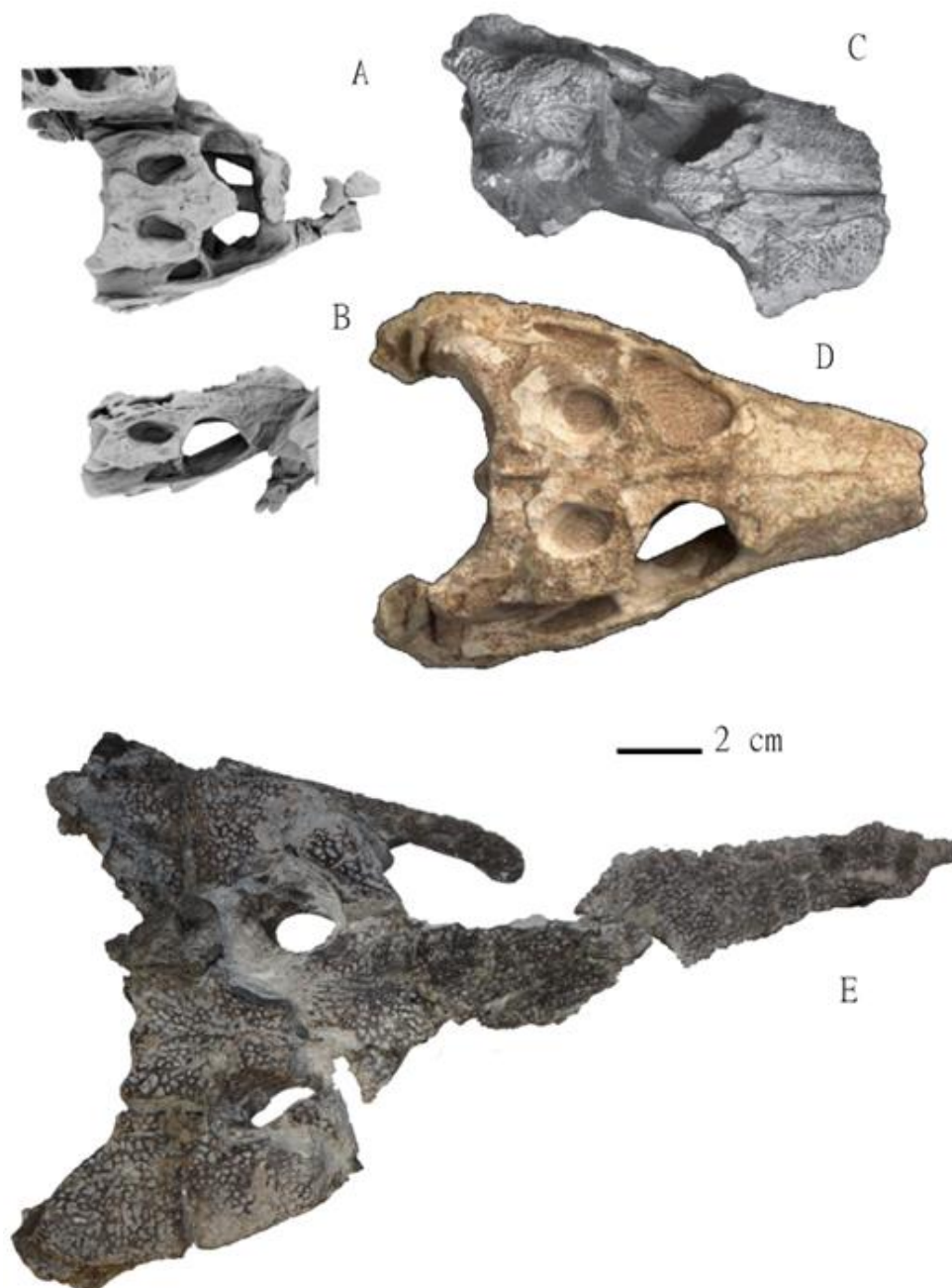
- 10 (2 → 1): A maxillák posterior palatalis ágai a palatinumtól anterior irányban nagyrészt érintkeznek, de a posterior végük nem.
- 77 (2 → 1): A spleniale kismértékben vesz részt a mandibularis symphysisben.
- 106 (1 → 0): A premaxillaris fogak száma 6





9. ábra: A filogenetikai vizsgálat eredményeképp létrejött szigorú konszenzusfa a fontosabb Mesoeucrocodylia-kládok jelölésével. Sziluettek forrása: <https://www.phylopic.org>, letöltve: 2023.04.28. (Notosuchia, Thalattosuchia, Dyrosauridae, Pholidosauridae, Allodaposuchidae,

Crocodylia); Vasconcellos & Carvalho (2006) nyomán módosítva (Sebecia); Karl et al. (2006) nyomán módosítva (Atoposauridae), Adams (2019) nyomán módosítva (Paralligatoridae); Pecsics T. nyomán módosítva (Hylaeochampsidae; <https://www.magyardinoszaurusz.hu>, letöltve: 2023.04.29)



10. ábra: A *W. kirpachi* holotípus (A, Adams (2014) nyomán) és paratípus (B, Adams (2014) nyomán), a *S. djadochtaensis* holotípusa (C, Turner (2015) nyomán) és szinte teljes koponyalelete (D, Pol et al. 2009 nyomán) méretarányos összevetése az *Ihar\_1* koponyával (E), dorsalis nézetből.

## Diszkusszió

### *Taxonómiai kérdések*

Az Ihar\_1 Mesoeucrocodylia-koponya vizsgálatának legfontosabb kérdése az volt, hogy az Iharkútról ismert krokodilok valamelyikéhez, vagy egy teljesen új taxonhoz tartozhat-e, valamint az, hogy mit árul el a potenciális taxon rendszertani pozíciójáról. A koponya morfológiai bélyegei alapján a Neosuchiák közé tartozó Paralligatoridae klád, valamint a klasszikus értelmezések szerint (pl. Rabi & Sebők 2015; Company et al. 2005) a *Doratodon* nemzetséget is magába foglaló Ziphosuchia klád, azon belül a Peirosauridae és Sebecidae kládok merültek fel, mint a vizsgált leletanyag által reprezentált krokodilt tartalmazó lehetséges csoportok. Egyes szerzők (pl. Company 2005) a Colbert (1946) által definiált Sebecosuchia kládot is említik, mint a *Doratodont* tartalmazó kládot, vagy a *Doratodon* testvércsoportját, azonban Larson & Sues (2007) vitatja a klád létjogosultságát, és a Sebecidae és Peirosauridae családokat magába foglaló Sebecia kládot definiálja, amely Pinheiro et al. (2023) értelmében a Ziphosuchia csoporton belül helyezkedik el. A továbbiakban a Sebecia kládot Pinheiro et al. (2023) értelmezésében veszem alapul, mint a legfrissebb elérhető filogenetikai eredményt a témában. Az általam végzett filogenetikai vizsgálat szintén alátámasztja a Sebecia klád monofiletikus voltát, valamint a Ziphosuchián belül, a Notosuchia testvércsoportjaként jeleníti meg azt, azonban a felhasznált adatbázis a Sebecidae-hez tartozó taxonokat nem tartalmaz.

A filogenetikai vizsgálatok az Ihar\_1 koponya által képviselt taxont a Paralligatoridae kládba sorolták. Ezt az alábbi, Rummy et al. (2022) által megállapított synapomorph bélyegek is alátámasztják:

- 56: (Clark 1994: 56. karakter): A basisphenoideum megjelenik a neurocranium ventralis felszínén, a pterygoideum és a basioccipitale nem zárja ki (0).
- 66: (Clark 1994: 66. karakter): A külső ornyílásokat (nares externales) septum választja el egymástól (0).
- 170: (Ortega et al. 2000 nyomán módosítva: 53. karakter): A quadratum medialis condylusa ventralisan növekvő kiterjedésű, a lateralis condylustól mély intercondylaris bemélyedés választja el (1).

- 297: (Turner & Sertich 2010: 297. karakter): A basioccipitale condylus occipitalistól ventralis irányban elhelyezkedő posterior felszínének középvonalán kiemelkedés látható (1).

A Paralligatoridae-ra jellemző egyéb synapomorphiákat mutató csontok hiányoznak a leletről.

Az általam végzett vizsgálat a következő synapomorph bélyegeket állapította meg a Sebecia kládra vonatkozóan:

- 81: 0 → 1: A kisebb maxillaris fogakkal szemben elhelyezkedő dentalis fogak nagyobbak, mint a dentale premaxilla-maxilla suturával szemköztihez képest anterior fogai.
- 103: 0 → 1: A mandibularis symphysis lateralis nézetből mély, és anterior irányban elkeskenyedő.
- 155: 1 → 0: A dentalén nincs díszítetlen régió a fogsor alatt.
- 197: 1 → 0 A quadratum teste az otoccipitale-quadratum kontaktustól ventralisan elkülönül.
- 289: 0 → 1: Lateralis nézetből komplex surangulare-dentale sutura, három dentalis és két surangularis nyúlvány egymásba ékelődéséből.
- 322: 1 → 0: A dentalis symphysis megrövidült, dorsalis nézetből nem nyúlik túl az 5. alveoluson.

Ezen bélyegek a quadratum morfológiája kivételével a releváns csontok hiánya miatt nem láthatók az Ihar\_1 Mesoeucrocodylia-koponyán. Mivel az általam használt mátrix egy, a Paralligatoridae kláddal foglalkozó munkából származik, több, a Ziphosuchiák esetében releváns morfológiai bélyeg nincs megmintázva. A Pinheiro et al. (2023) által a Ziphosuchia-kládokra megállapított synapomorphiák közül a következők illenek az Ihar\_1 koponyára:

- Sebecia: 336. karakter: A supraoccipitale keskeny, az occipitalis felszín mediolateralis szélességének kevesebb, mint harmadát teszi ki (1)
- Peirosauridae: 49. karakter: A basisphenoideum megjelenik a neurocranium ventralis felszínén (0)
- Sebecidae: 19. karakter: A frontale egyetlen, nem páros csont (1). Ez a Mesoeucrocodyliák többségére jellemző plesiomorph bélyeg, így feltételezhető, hogy a

Sebecidae egy külcsoportjánál alakult ki a páros frontale, ezért jelenik meg a páratlan frontale synapomorphiaként.

Az egyik lehetséges taxon, amely az új koponyalelet kapcsán felmerült, a *Doratodon* nemzetség, kiemelten az iharkúti lelőhelyről is ismert *D. carcharidens*, amelyhez az ausztriai Muthmannsdorfból, valamint az iharkúti lelőhelyről leírt csontelemek, valamint több magyarországi, erdélyi és ausztriai lelőhelyről is ismert (Ősi et al. 2016, Botfalvai et al. 2021), jellegzetes ziphodont fogak tartoznak. A legfontosabb összekötő kapcsok közé tartoznak a PAL 2013.65.1. maxilla és az Ihar\_1 koponyához tartozó jugale dorsolateralis felszínének díszítettségében látható hasonlóságok, a *Doratodon* genushoz sorolt PAL 2013.67.1. quadratum és a PAL 2013.64.1. pterygoideum a koponya csontjaihoz való nagyfokú morfológiai hasonlósága, valamint a koponya, és a *D. carcharidens* ismert leleteinek morfológiai tulajdonságai alapján feltételezett életmódbeli hasonlóságok, amelyekről részletesebben a Paleobiológia alfejezetben esik szó. A *Doratodon* genusra jellemző legfontosabb bélyeg a maxilla és a dentale occlusalis felszínén, a fogmedrektől lingualis irányban megjelenő foramenek sorozata (Company et al. 2005; Rabi & Sebők 2015), azonban az Ihar\_1 példányon a maxilla és a mandibula nem őrződött meg, ezért ez a bélyeg nem felhasználható annak egyértelmű azonosításához, vagy a nemzetség kizárásához. A Rummy et al. (2022) által a Paralligatoridae-ra jellemző synapomorph bélyegek közül az angulare lateralis felszínén megjelenő éles taréj a muthmannsdorfi lelőhelyről ismert *D. carcharidens*-mandibulán nem látható olyan élesen, mint pl. a *S. djadochtaensis* esetében (Turner 2015), azonban az általam végzett elemzés eredménye szerint az ilyen taréjjal szintén nem rendelkező *Batrachomimus pastosbonensis* (Montefeltro et al. 2013) is a csoport basális tagjának tekinthető, ami megkérdőjelezi a synapomorphia relevanciáját. A *D. carcharidens* típuslelőhelyéről származó leletek egyike, egy artikulált maxilla és lacrimale, fenestra antorbitalis jelenlétére utal (Rabi & Sebők 2015), amely, bár a Neosuchia affinitású taxonoknál gyakran redukált vagy hiányzik (ez egy bizonyos kládon belül is változhat, ld. Venczel & Codrea 2019), nem zárja ki egyértelműen a *Doratodon* Neosuchia- vagy Paralligatoridae-voltát (Tennant et al. 2016; Venczel & Codrea 2019). Az ismert Paralligatoridae krokodilok esetében a fenestra egyes taxonoknál hiányzik (pl. Turner 2015), de jelenléte vagy hiánya számos taxon esetében nem egyértelmű a leletek töredékessége miatt (pl. Adams 2014).

Mindezek alapján elmondható, hogy a *Doratodon* genust reprezentáló, korábban leírt, töredékes leletanyag nem teszi lehetővé a biztos rendszertani helyzet megállapítását (Company

et al. 2005), mivel sem megerősíteni, sem kizárni nem tudjuk a nemzetség Paralligatoidae- vagy Sebecia-affinitását. A *D. carcharidens* pontosabb taxonómiai pozíciójának meghatározásához további kutatásra van szükség a magyarországi és az ausztriai leletanyagon egyaránt (Rabi M. személyes közlés). Amennyiben a quadratum, pterygoideum és a jugale-maxilla díszítettsége alapján elfogadjuk, hogy az Ihar\_1 koponya a *Doratodont* képviseli, a *Doratodon* genus paralligatorid affinitása egyértelművé válik a koponyán megfigyelhető synapomorph bélyegek alapján, aminek fontos paleobiogeográfiai következményei lehetnek.

### ***Paleobiológia***

Az iharkúti krokodilfauna nagymértékű méretbeli és morfológiai diverzitását az általuk betöltött ökológiai fülkék sokfélesége is elősegítette.

Az *I. makadii* kisméretű Hylaeochampsidae krokodil volt, amelynek cranialis morfológiája specializált életmódbeli adaptációkra enged következtetni. Fogazata nagyfokú heterodont morfológiát mutat: lapított, incisiviform anterior, valamint többkúpú premolariform és molariform posterior fogakkal rendelkezett. Megnagyobbodott, többkúpú posterior fogainak occlusalis felszínén olyan kopásnyomok láthatók, amelyek növényevő állatokra jellemzők, és a táplálék nagyfokú oralis feldolgozására utalnak, azt feltételezve, hogy az *I. makadii* különösen rostos növényi részekkel táplálkozhatott. A fogmorfológia és a fogakon látható kopásnyomok arra utalnak, hogy az anterior fogak a rágás korai fázisaiban, anterior fog-táplálék-fog kontaktus útján a táplálék feldarabolására, a posterior fogak pedig dinamikus lateromedialis mozgás során, fog-fog kontaktus révén történő őrlésre voltak alkalmasak (Ősi & Weishampel, 2009).

A makroszkópos karcok mellett makrokopásnyomok láthatók a kúpok csúcsain, valamint mélyebb kopásnyomok és mikrokopásnyomok a dentinen. A kopásnyomok közül a karcok dominálnak (Szabó 2022). Horváth (2018) a fogak arányaiban rendkívül vastag (az iharkúti lelőhelyről ismert krokodilok közül a legvastagabb), az Ornithopoda dinoszauruszokéhoz hasonlóan hullámos zománcában a méhlepényes emlősökre jellemző Hunter-Schreger-sávokhoz hasonló struktúrákat figyelt meg, amelyek a zománc erősítésére szolgálnak, és az eróziót kompenzáló gyors fogváltással együtt megerősítik az aktív rágással járó feltételezett növényevő életmódot.

Az *Allodaposuchus* sp. feltehetően a mai aligátorokhoz hasonló életmódú szemiakvatikus krokodil volt, amelynek koponyája hasonló méretű a vizsgált lelethez, azonban a prefrontale és a postorbitale pillére lényegesen masszívabb, és a quadratum condylusai sem különülnek el annyira élesen, mint az új koponya esetében, ami, a genushoz sorolt masszív fogakkal együtt, generalista ragadozó életmódra utal (Ősi et al. 2012a). Kopási felületek jellemzően a fogkorona apicalis részén láthatók, a hasadási felületek ritkábbak. A mikrokopásnyomok közül a gödrök és a karcok változó arányban fordulnak elő az eltérő lelőhelyeken előforduló, ezáltal időben és térben elkülönült populációk között, valamint egy-egy populáción belül is, főleg a méretbeli különbségekkel összhangban, ami arra utal, hogy az *Allodaposuchus* táplálékpreferenciáit a testméret és a környezeti tényezők is befolyásolták (Szabó 2022). A Botfalvai et al. (2014) által vizsgált, feltehetően az *Allodaposuchus*-nak tulajdonítható harapásnyomok *Foxemys* sp. teknőspáncél- és *I. makadiei*-koponyaelemeken, szintén generalista életmódra utalnak, mivel a szerzők a fognyomokat a páncélelemek esetében dögevés, az *I. makadiei* esetében ragadozás nyomainak tulajdonították. Az új koponya mérete hasonló az *Allodaposuchus*-hoz, azonban lényegesen könnyedebb felépítésű, így feltételezhető, hogy kevésbé volt képes ellenálló táplálék fogyasztására.

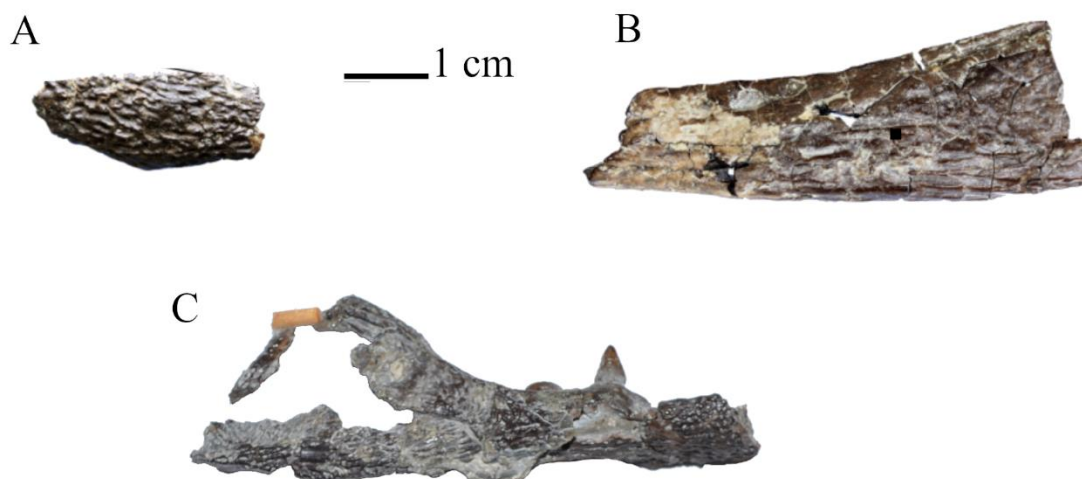
Az iharkúti lelőhelyről ismert kisméretű, „*Theriosuchus*-szerű” krokodil többnyire töredékes leletanyag alapján ismert. Feltehetően a kisméretű, törőfogú maxillák (V2010.236.1. és V2010.235.1.), valamint egy még le nem írt mandibula (11. ábra) is ehhez az állathoz tartozhattak. Bár a symphysealis régió morfológiája és díszítettsége hasonlít a PAL 2013.66.1 *Doratodon*-mandibulához, a törőfogú Mesoeucrocodyliához tartozó állkapocs sokban különbözik az eddig leírtaktól, mivel a fogazat erősen heterodont, törőfogszerű fogakkal a posterior szakaszon, a rostralis szakasz a mandibula teljes hosszához viszonyítva rendkívül rövid, valamint a postdentalis régió kiszélesedik.

Szabó (2022) vizsgálatai alapján a magas, oldalról lapított kúp formájú anterior fogakra a koronák csúcsán, a középső, mesiodistalisan megnyúlt fogakra szintén apicalisan, illetve ezt követve egy medialis vonal mentén, a posterior törőfogszerű fogakra pedig nagyméretű, ovális kopási felszínek jellemzők. A dentin íves felületű, gyakran törött, a posterior törőfogak gyakran erősen kopottak, töredezetek, kopási felületeiken a gödrök dominálnak, ami a durofág életmódot támasztja alá. Az Ajkai Kőszén Formációból származó fogak esetében a gödrök aránya nagyobb volt, mint az iharkúti leletek esetében, ami arra utalhat, hogy nagyobb mennyiségben fogyasztottak puhatestűeket. Ezt az Ajkai Kőszén gazdag Mollusca-faunája is lehetővé teszi (Bandel & Riedel, 1994). Horváth (2018) szerint a posterior törőfogak az

*Allodaposuchus* hasonló helyzetű fogaihoz képest lényegesen vastagabb zománccal rendelkeztek, közel azonos fogváltási idő mellett, ami szintén a durofág életmódot támasztja alá. A mandibula morfológiája, különös tekintettel a dorsalisán kiszélesedő surangularéra, a heterodont fogazatra, valamint a rövid rostralis szakaszra, nagymértékű hasonlóságot mutat a szintén a Paralligatoridae kládba tartozó, észak-amerikai *Scolomastax sahlsteini* (Noto et al. 2020) mandibulájához. A *S. sahlsteini* dentalis alveolusai caniniform, illetve kúpos anterior, valamint törőfogszerű posterior fogak jelenlétére utalnak, ami, a rövid rostrummal és a mandibula masszív posterior szakaszával együtt Noto et al. (2020) szerint specializált, mindenevő durofág életmódot feltételez.

Az Ihar\_1 koponyához képest a Magyar Természettudományi Múzeum anyagában vizsgált törőfogú maxillák lényegesen kisebbek (a *Theriosuchus*-szerű krokodil koponyahosszát 10 cm-re becsülhetjük, szemben az új koponya 23 cm-es hosszával), a mandibula rostralis szakasza arányaiban sokkal rövidebb, mint a koponyáé, és méretben a koponyához illő törőfogak sem kerültek elő a lelőhelyről. A törőfogak által feltételezett durofág életmód erőteljes harapást kíván, azonban az Ihar\_1 koponya merevítését szolgáló prefrontale pillére rendkívül filigrán, ezért feltehetően nem lett volna képes ellenállni a durofág életmódhoz szükséges erő kifejtés okozta feszültségnek (Ősi 2013). A koponya felső halántéklapja, és annak posterior felszíne arányaiban lényegesen kisebb, mint a legtöbb heterodont, durofág krokodil esetében, ami arra utal, hogy a *M. adductor mandibulae externus posterior* záróizom kevésbé volt erőteljes (Ősi 2013).



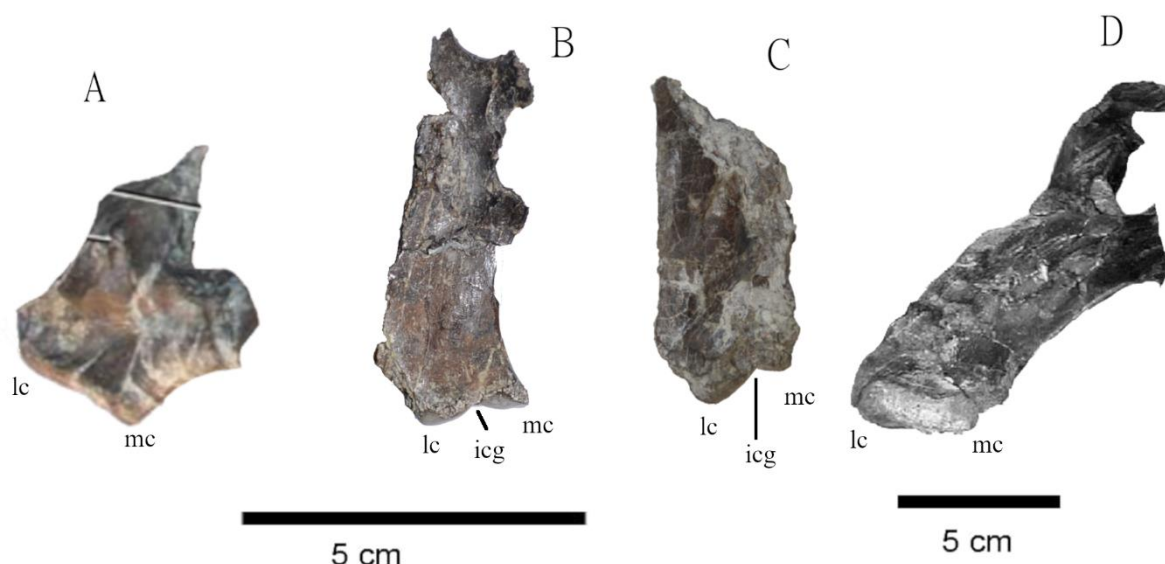


11. ábra: A PAL 2013.66.1. (A) és V 2010.237.1. (B) töredékes *Doratodon-dentale* (Rabi & Sebők 2015 nyomán), valamint a törőfogú *Mesoeucrocodylia*-mandibula (C) összehasonlítása.

A *D. carcharidens* feltehetően szárazföldi ragadozó életmódú krokodil volt. Erre legfőképp azok a labiolingualisan lapított, ziphodont fogak utalnak, amelyeket az iharkúti lelőhelyről *Doratodon cf. carcharidens*ként írtak le, és morfológiájuk konzisztens a *D. carcharidens*hez sorolt koponyaelemek alveolusainak morfológiájával. A fent említett bizonyítékok alapján felmerül annak lehetősége, hogy ezek a fogak az Ihar\_1 koponya által reprezentált taxonhoz tartoznak. A fogak mesialis és distalis szegélyükön carinával, és - feltehetőleg a fogsorban elfoglalt helyzetüktől függően - magas, lingualisan görbülő, alacsonyabb, háromszögletű, illetve közepes méretű, labiolingualisan szimmetrikusan lapított koronával rendelkeznek (Ósi et al. 2012a). Morfológiájukban, kopásnyomaikban és szövettanukban egyaránt a Theropoda dinoszauruszok fogaihoz hasonlítanak: a kopásnyomok közül a karcok dominálnak, emellett előfordulnak az apextől induló, mikroszkopikus, sima hasadási felületek, amelyek gyakran a dentint is érintik, lépcsős megjelenést kölcsönözve a zománc-dentin határnak. Ezeket Szabó (2022) a táplálék keményebb részével, pl. csontokkal való érintkezés nyomainak feltételezi. Horváth (2018) szerint az iharkúti krokodilok közül a *Doratodon* rendelkezik arányaiban a legvékonyabb zománcal, ami szintén a Theropodák fogaihoz teszi hasonlónvá. A *Doratodon* esetében a fogfejlődési idő nem pontosan megállapítható (Horváth 2018).

Az Ihar\_1 Paralligatoridae-koponya számos anatómiai bélyege szárazföldi ragadozó életmódra utal, ami konzisztens azzal, hogy a lelet a *Doratodon* genust képviselheti: a nasale anterior csúcsa lefelé hajlik, a két naris externalis anterior irányba néz, szemben a szemiakvatikus *I. makadiival*, amelynek külső orrnyílása dorsalis irányú (Ősi et al. 2007). A hosszú rostrum, a nagyméretű, de filigrán koponya, valamint a quadratum morfológiája által feltételezett precíz állkapocszáródás arra utal, hogy az állat nem fogyasztott kemény táplálékot, illetve a táplálék oralis feldolgozásának mértéke nem volt meghatározó (Ősi 2013), ami összhangban van a *D. carcharidens* fogmorfológiája által feltételezett táplálkozási stratégiával (pl. Ősi et al. 2012a), amelynek lényege az állati táplálék vágása, illetve darabolása.

A quadratum morfológiája a Mesoeucrocodyliák esetében szintén tükrözi az állkapocsmechanika és az életmód változatosságát. Az Ihar\_1 (Paralligatoridae cf. *D. carcharidens*-) koponyán a quadratum medialis és lateralis condylusát egy markáns intercondylaris árok választja el. Ez megkülönbözteti az *I. makadii* és az *Allodaposuchus* sp. quadratumától (12. ábra), amelyek esetében a medialis és lateralis condylusok nem különülnek el ennyire határozottan. Az *Iharkutosuchus* esetében részben ez tette lehetővé, hogy a két hemi-mandibula lateromedialis mozgást (ezzel részben enyhe rotációt, részben translációt a quadratum distalis végének középpontja körül) végezzen, így biztosítva a hatékonyabb okklúziót (Ősi & Weishampel 2009). A quadratum morfológiai különbségei eltérő táplálkozásmódot feltételeznek: a feltehetően a *D. carcharidens*-t képviselő Ihar\_1 Paralligatoridae-koponya elkülönült condylusai arra utalnak, hogy az articulare két fossája osztott, és köztük egy, a mély, keskeny intercondylaris ároknak megfelelő taréj található, ami rendkívül precíz állkapocszáródást tett lehetővé - nem lehetett oldalirányú mozgás, rotáció és feltehetően az anteroposterior irányban is limitált volt a mozgás. Utóbbit az is alátámasztja, hogy a *D. carcharidens* holotípus-anyagában a mandibula két szára a symphysis mentén erősen összeforrt, precíz záródást eredményezve (Rabi & Sebők, 2015). Ezzel szemben az *Allodaposuchus* sp. és *I. makadii* állkapocsízülete nagyobb mozgásteret engedett az alsó állkapocsnak, ami kevésbé precíz záródásra, valamint, különösen az *I. makadii* esetében, a táplálék nagyobb mértékű oralis feldolgozására utal (Ősi et al. 2007; Ősi 2013). Mivel az articulare hiányzik a jelenleg ismert *D. carcharidens*-anyagban (Rabi & Sebők 2015), az állkapocsízület morfológiája a faj esetében nem egyértelműen bizonyított, azonban a Magyar Természettudományi Múzeum anyagában a *D. carcharidens*hez sorolt quadratumok azonos felépítést mutatnak az Ihar\_1 koponyában megfigyelttel.



12. ábra: Az *I. makadii* quadratuma (A, Ősi (2008) nyomán módosítva), a PAL 2013.67.1. *Doratodon*-quadratum (B), az Ihar\_1 koponyához tartozó jobb oldali quadratum izolált posterior szakaszának (C), és az *A. precedens* (D, Delfino et al. (2008) nyomán módosítva) quadratuma posterior szakaszának összehasonlítása a medialis és lateralis condylus, valamint az intercondylaris árok feltüntetésével. Az A-C ábrák méretarányosak egymással, de nem méretarányosak a D ábrával.

### ***Cranialis izomzat***

Az iharkúti krokodilok eltérő életmódbeli sajátosságait a cranialis izomzat szükségszerűen leképezi (13. ábra). A *M. pterygoideus dorsalis* és a *M. intermandibularis* által érintett csontok az Ihar\_1 koponyán nem őrződtek meg, ezért ezek morfológiája ismeretlen. Az *M. pseudotemporalis profundus* (MPSP) és az *M. pseudotemporalis superficialis* (MPSS) a laterosphenoideumon ered; az Ihar-1 koponya laterosphenoideumának az *I. makadii* és *A. mississippiensis* laterosphenoideumához hasonló morfológiájából arra következtethetünk, hogy utóbbiakhoz hasonlóan a vizsgált taxon esetében sem játszhattak jelentős szerepet. A *M. pterygoideus ventralis* (MPTV) a pterygoideum lateralis processusának posterior peremén és posterolateralis felszínén ered; az Ihar\_1 koponya az *A. mississippiensis*hez hasonlóan jól fejlett lateralis processusokkal és viszonylag kisebb posterior processusokkal rendelkezik, azonban az *I. makadii* lateralis processusai redukálódtak, míg a posterior processusok az előbbi két taxonnál nagyobb kiterjedésűek, ami arra utal, hogy utóbbi esetében az izom iránya transzverzálisabb volt. A *M. adductor mandibulae posterior* (MAMP) a quadratum középső, posterior és medialis

részén ered. Az *I. makadii* esetében az „A” izomtapadási nyomok (Iordansky 1973) a ventralis felszínen nagyok, masszív, közel függőleges izmot feltételezve, amely jelentősebb szerepet játszhatott a táplálkozásban, mint az *A. mississippiensis* esetében. Az Ihar\_1 koponyán az izomtapadási területet a quadratumon látható szigmoidális taraj határolja; az izom mediolateralis kiterjedése lényegesen kisebb lehetett, mint az *A. mississippiensis* esetében. Az *A. precedens* adductor izomzatát kevésbé ismerjük, azonban Buscalioni et al. (2001) itt is megfigyelte a Iordansky (1973) által leírt „A” és „B” izomtapadási bélyegeket, amelyek két, a quadratum-exoccipitale suturával párhuzamos taréj mentén húzódnak.

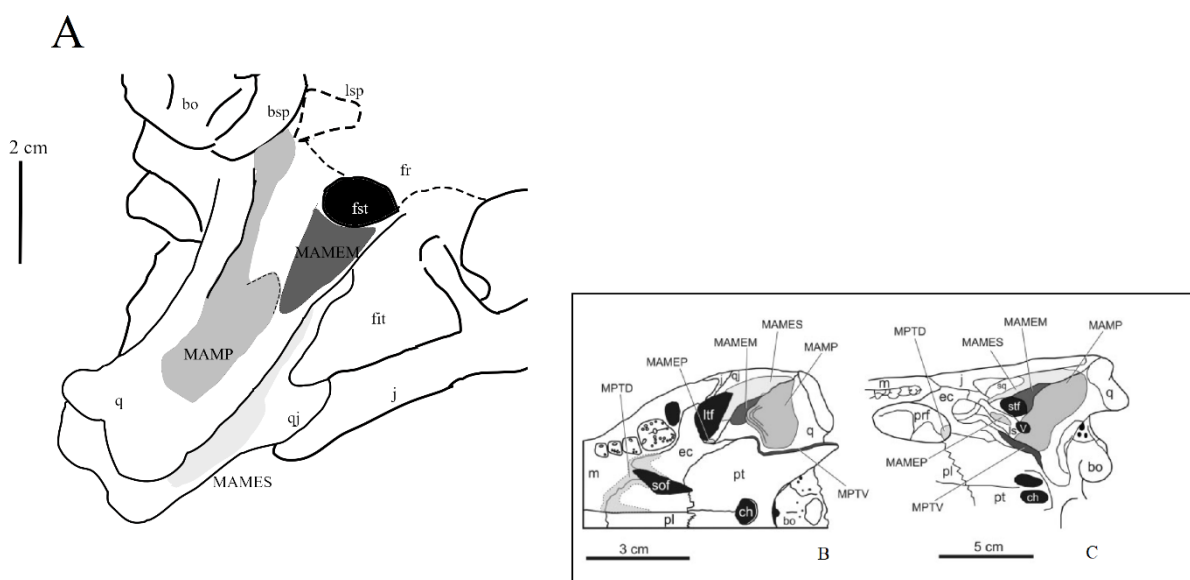
A M. adductor mandibulae externus izmok (profundus, medialis, superficialis) az Ihar\_1 koponya esetében alapvetően az *A. mississippiensis*hez lehettek hasonlóak: A MAMEP feltehetően egyik taxon esetében sem volt jelentős, mivel az *A. mississippiensis* és a vizsgált koponya felső halántéklablaka kisméretű, míg az *I. makadii* teljesen redukálódott. A MAMEM az *I. makadii* esetében kisméretű volt, mivel a quadratum felszínét nagyrészt a MAMP foglalta el; ezzel szemben az *A. mississippiensis* esetében egy széles, masszív peremhez csatlakozik. Az Ihar\_1 koponya esetében a MAMEM eredési helye nem látszott egyértelműen. A MAMES a quadratum és a quadratojugale, valamint a postorbitale pilléréhez közeli felszínen ered; a vizsgált koponyán a ventralis quadratum-quadratojugale sutura mentén jelentős, dorsalisán homorú bemélyedés figyelhető meg, ami az izom nagyobb jelentőségére utal. Az *A. mississippiensis* esetében a MAMES kiterjedése hasonló az Ihar\_1 koponyához, azonban az *I. makadii* esetében lényegesen redukáltabb, vékony és rövid kiterjedést mutat (Busbey 1989, Ősi & Weishampel 2009).

A legtöbb krokodilhoz hasonlóan (Busbey 1989, Ősi & Weishampel 2009) az új koponya által reprezentált taxon esetében a legfontosabb adductor izom feltehetően a MPTV lehetett. Busbey (1989) szerint az *A. mississippiensis* esetében a MAME-izmok, a MAMP és a pterygoideus izmok az állkapocs gyors záródása során működnek, míg a zsákmány megtartása közben a pterygoideus izmok nem, ellenben a másik két izomcsoport továbbra is működik. Mivel a MAMP az Ihar\_1 koponya esetében lényegesen kisebb volt, mint az *A. mississippiensis*nél, feltételezhető, hogy a zsákmány megragadása, valamint a harapás erőssége kevésbé volt jelentős a koponya által reprezentált taxon, feltehetően a *D. carcharidens*, táplálkozásmódjában, amit az Ihar\_1 koponya és a *D. carcharidens*hez sorolt fogak morfológiai bélyegei is alátámasztanak.

A törőfogú *Theriosuchus*-szerű krokodil releváns cranialis elemeit nem ismerjük elég jól ahhoz, hogy rekonstruálni tudjuk az izomtapadási területeket, azonban a fogazat által

rekonstruált táplálkozásmód alapján következtethetünk egyes izmok, pl. a MAME-izmok nagyobb jelentőségére (Ősi 2013). Noto (2022) a hasonló morfológiájú *S. sahlsteini* esetében megnövekedett MAMP és a *M. pterygoideus* izmok jelenlétéről számol be.

Mindezek alapján az Ihar\_1 koponya esetében a MPTV, a MAMES és a MAMP lehetnek a legfontosabb záróizmok, míg a MAMEP szerepe lényegesen kisebb, amire a quadratum izomtapadási területei, valamint a pterygoideum és a felső halántéklak morfológiájából is következtethetünk. Ez arra utal, hogy a koponya által reprezentált krokodil, feltehetően a *Doratodon* cf. *carcharidens*, erős, gyors állkapocszárásra lehetett képes, azonban a táplálék megtartása és oralis feldolgozása kisebb szerepet játszott táplálkozásában, mint az *A. mississippiensis*, vgy az *I. makadii* esetében. Ez megfelel a *Doratodon* fogmorfológiája és a quadratum condylusainak morfológiája alapján feltételezett ragadozó életmódnak.



13. ábra: A MAMP, MAMEM és MAMES izmok egy lehetséges rekonstrukciója az Ihar\_1 Mesoeucrocodylia cf. *D. carcharidens*-koponyához tartozó quadratum izomtapadási nyomai alapján (A), valamint az *I. makadii* (B) és az *A. mississippiensis* (C) cranialis adductor izomzata (Ősi & Weishampel 2009 nyomán)

## Paleoökológia

A legtöbb mai életközösségben legfeljebb két szimpatrikus krokodilfaj fordul elő, hasonló ökológiai szükségleteik következtében (Noto 2022). Ezzel szemben az iharkúti lelőhely faunájában a Mesoeucrocodyliák nagy diverzitásban vannak jelen, amit az tehetett lehetővé, hogy a mai, szinte kizárólag szemiakvatikus ragadozó krokodilokkal szemben az iharkúti taxonok különböző ökológiai fülkéket töltöttek be, így kiküszöbölve az erőforrásokért való versengést (niche partitioning, Finke & Snyder 2008). Ez számos más Archosauria-csoport esetében is jellemző (pl. Oviraptorosauria dinoszauruszok, Ma et al. 2020).

Az *Allodaposuchus* sp. feltehetően a mai krokodilokéhoz hasonló, szemiakvatikus generalista ragadozó életmódot folytatott; valószínűleg közepes méretű hüllőkkel táplálkozott, és a dögöt sem vetette meg (Botfalvai et al. 2014). A lelőhelyről ismert koprolitok (Segesdi et al. 2017) gyakran tartalmazzák Lepisosteiformes és Pycnodontiformes halak maradványait, így életmódja és testmérete alapján ezek is szerepelhettek az *Allodaposuchus* étlapján, bár a koprolitok többségét nem lehet egyértelműen az őket létrehozó állathoz társítani.

Az *I. makadii* esetében szemiakvatikus növényevő életmódról beszélhetünk. Bodor & Baranyi (2012) szerint a csonttartalmú rétegekből származó növényi mezofossziliák közül a feltehetően Fagaceae affinitású *Sphaerocostata barbackae* (Bodor & Baranyi 2012) van jelen uralkodóan, míg az egyéb rétegekben jellemzően a Magnoliaceae növények vannak jelen nagyobb mennyiségben. Az iharkúti anyagban emellett jelen vannak Sabiaceae-rokon formák, valamint harasztok, és kisebb arányban nyitvatermők, nem-Normapolles zárvatermők és nyitvatermők is. Az *I. makadii* fogainak mikrokopásnyomai alapján Ősi & Weishampel (2009) diverz táplálkozást feltételez, valamint felveti annak lehetőségét, hogy az *I. makadii* táplálékpreferenciája az adott évszaktól és egyedfejlődési stádiumtól függően változhatott, amit az egyes fogak eltérő kopásmintái támasztanak alá (Szabó 2022).

A *D. carcharidens gracilis* szárazföldi ragadozóként feltehetően kisebb gerincesekkel táplálkozhatott. Az iharkúti lelőhely gazdag mikrogerinces-fauna tagjai közt jelen vannak periakvatikus és akvatikus békák, szárazföldi, feltehetően ásó életmódú Pelobatidae és Albanerpetontidae kétélűek (Szentesi 2014), valamint szárazföldi Squamaták (Makádi 2013a,b; Gere et al. 2021), amelyek a *D. carcharidens* táplálékául szolgálhattak.

A kisméretű törőfogú krokodil rövid és masszív állkapcsa, valamint durofág életmódhoz alkalmazkodott kevés, de masszív foga Gere et al. (2021) gyíkokon végzett kutatásai alapján

utalhat arra, hogy táplálékában nagy szerepe lehetett a Molluscáknak. Az uralkodóan Molluscákkal táplálkozó gyíkok esetében a gödrök vannak többségben, amit Szabó (2022) kutatása is alátámaszt, azonban Gere et al. (2021) hosszú, mély barázdákról is ír, amelyeket a héjtöredékek hoznak létre a fogakon. Mivel egyes csonttartalmú rétegek nagy számban tartalmaznak édesvízi Mollusca-héjakat és -héjtöredékeket, valamint héjtöredék-tartalmú koprolitokat (Botfalvai et al. 2016, Segesdi et al. 2017), lehetséges, hogy táplálékát legalább részben ezek alkották. Noto (2022) a hasonló állkapocsmorfológiájú *S. sahlsteinit* specializált, durofág mindenevőként írja le.

Ezek alapján feltételezhető, hogy az iharkúti krokodilfaunában az Ihar\_1 koponya által reprezentált taxon, feltehetően a *D. carcharidens*, közepes testméretű, agilis szárazföldi ragadozó szerepét töltötte be, amely elsősorban kisebb gerincesekkel táplálkozott, amit koponya- és fogmorfológiai bizonyítékok is alátámasztanak.

### ***Paleobiogeográfiai vonatkozások***

A *Doratodon* genust Rabi & Sebők (2015) Gondwana-eredetű taxonnak tekinti, amit a gondwanai Ziphosuchia-csoportokkal való nagyfokú morfológiai hasonlóság, valamint az iharkúti faunában más Gondwana-eredetű formák jelenléte alapoztak. Ezek közé tartozik egy egyelőre kevésbé ismert Abelisauridae theropoda (Ősi & Apesteguía 2008; Ősi et al. 2012a), Lepisosteiformes halak (Ősi et al. 2012a), Neobatrachia kétéltűek (Szentesi & Venczel, 2010) valamint a Dortokidae teknősök közé sorolt *Foxemys trabanti*, amelynek legközelebbi rokonai a brazíliai albaiból és a marokkói cenomaniból ismertek, így Ősi et al. (2012a) ezt tekinti a legidősebb Gondwana-eredetű elemnek az iharkúti faunában. Rabi & Sebők (2015) szerint a *Doratodon* európai jelenléte, a többnyire Dél-Amerikából és Afrikából ismert Sebecosuchia klád tagjaként, arra utalt, hogy a csoport a santonira Afrikában is elterjedt, azonban afrikai kréta Sebecosuchia maradványok nem ismertek. A szerzők azt is felvetették, hogy amennyiben a Sebecia kládot (sensu Larsson & Sues 2007) monofiletikusnak tekintjük, a *Doratodon* az Afrikából és Dél-Amerikából is ismert csoport tagja lehet, arra utalva, hogy a faunák közötti kommunikáció a santoniban is fennállt (Rabi & Sebők 2015). Az új lelet tükrében, amennyiben elfogadjuk a *Doratodon* Paralligatoridae-affinitását, feltételezhető, hogy ezzel szemben a *Doratodon* a gondwanai csoportoknál az Észak-Amerikából és Ázsiából ismert krokodilokhoz

áll közelebb, azonban az egyéb Gondwana-eredetű csoportok jelenléte továbbra is alátámasztja a paleobiogeográfiai kapcsolatot (Rabi & Sebők 2015, Szentesi 2014).

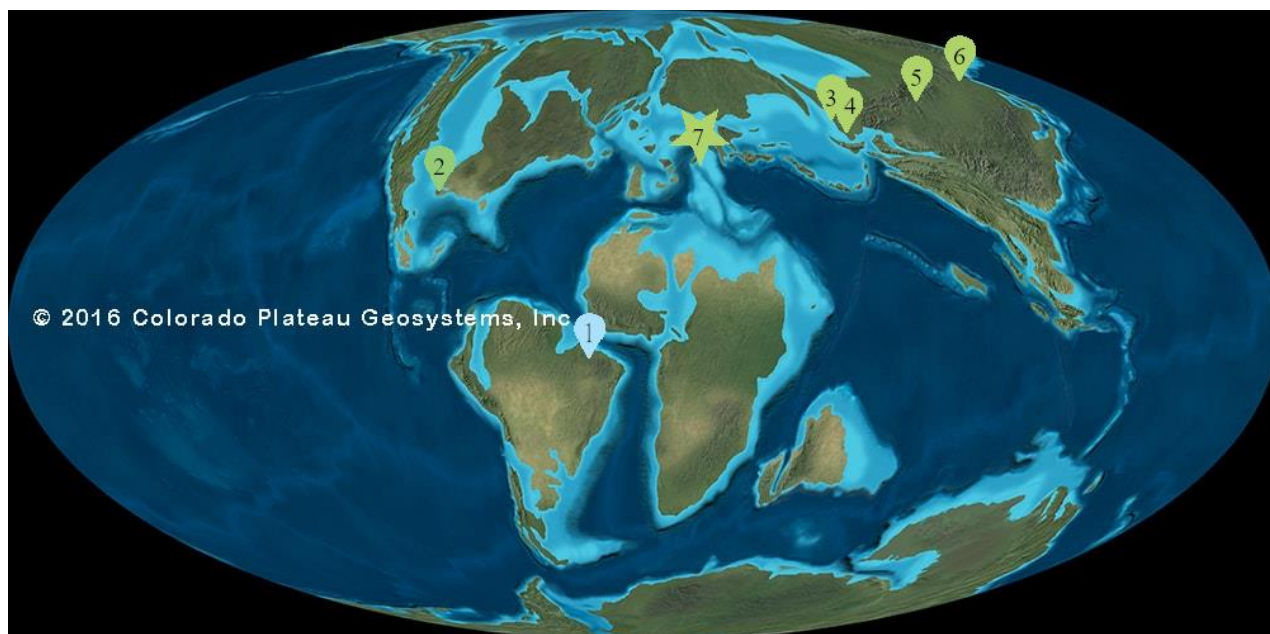
A Közép-Európából ismert késő kréta gerincesfaunák számos esetben tartalmaztak ún. reliktum-elemeket, amelyek a fauna más elemeinél régebb óta vannak jelen az adott ösföldrajzi területen. Ezen csoportok közé tartozhatnak a Solemydidae és Dortokidae teknősök (Rabi et al. 2013), a Nodosauridae (Ősi 2005) és Rhabdodontidae (Ősi et al. 2012b) dinoszauruszok, valamint az Atoposauridae (Martin et al. 2010) és basalis Eusuchia krokodilok (Ősi 2007). Az Atoposauridae-k egyik legkorábbi biztos európai előfordulása a felső jurára (kimmeridgi) tehető (*K. guimarotae*, Schwarz & Salisbury 2005) (Martin et al. (2016) említ töredékes maradványokat a középső jurából is, azonban ezek hovatartozása nem egyértelmű), azonban feltételezett képviselőik egészen a maastrichtiig előfordulnak, az erdélyi *S. sympiestodon* és *A. ghirai* képében (Martin et al. 2010, Venczel & Codrea 2019). Ezt az tehetné lehetővé, hogy az európai kontinens szigettenger jellege következtében ezek a csoportok elszigetelten tudtak fennmaradni (Martin et al. 2010, 2014). Megjegyzendő, hogy ezeket a késő-kréta 'atoposaurid' formákat Tenannt (2016) nem tekinti atoposauridoknak; ha ezt elfogadjuk, akkor a *S. sympiestodon*-nál és az iharkúti *Theriosuchus*-szerű formánál látható jegyek konvergens evolúció eredményei, vagy plesiomorph bélyegek, és ezek egy másik nem-Eusuchia Neosuchia kládhoz tartoznak. Ezt a kérdést leleteink függvényében egy potenciális jövőbeli kutatás tisztázhatja.

A Paralligatoridae klád leletei többnyire Közép- és Kelet-Ázsiából (pl. Turner 2015, Rummy et al. 2022), valamint Észak-Amerikából (pl. Adams 2014, 2019) ismertek (13. ábra), azonban Ősi et al. (2015) felveti annak lehetőségét, hogy az albai Alsóperei Bauxit Formációból Olaszfalu közelében előkerült Mesoeucrocodylia-fog egy Paralligatoridae krokodilhoz tartozik. Ebben az esetben ez lenne a klád legkorábbi európai előfordulásának bizonyítéka, és felmerülne a lehetőség, hogy az erdélyi 'Atoposauridae' krokodilokhoz hasonlóan a Paralligatoridae-k is kora kréta európai eredetű reliktumok voltak az iharkúti faunában. Emellett annak lehetősége is fennáll, hogy a Paralligatoridae-k is az ázsiai kontinensről, vagy Ázsián keresztül Észak-Amerikából jutottak el Európába (vö. Ősi et al. 2010). Amennyiben kizárólag az idő- és térbeli elterjedést nézzük, a legkorábbi Paralligatoridae-k Dél-Amerikából és Észak-Amerika déli részéről származnak (Montefeltro et al. 2013, Adams 2014), míg az ázsiai formák elterjedése jellemzően a kora kréta végétől a késő krétáig terjed, ami szintén ez utóbbi lehetőséget támasztja alá.



A filogenetikai vizsgálat arra utal, hogy az iharkúti paralligatoridot, a *S. djadochtaensis*, a *W. kirpachit* és a Glen rose-i formát tartalmazó klád hamarabb elkülönült (14. ábra) a többi Paralligatoridae-tól. Az ázsiai *S. djadochtaensis* és a két észak-amerikai paralligatorid viszonya a basalisabb iharkúti formával felveti annak lehetőségét, hogy a klád Európából Ázsián keresztül jutott el Észak-Amerikába. Ebben az esetben, mivel a santoni-campani *S. djadochtaensis* és a santoni iharkúti forma, valamint az albai foglelet fiatalabb, mint a klád apti korú észak-amerikai taxonjai (Rummy et al. 2022), felmerül a lehetőség, hogy az előbbieket reliktum-taxonoknak számítanak a maguk életközösségeiben, ez azonban a diszperzió idejétől függ. Az Európa és Észak-Amerika közötti biogeográfiai kapcsolat létezését más iharkúti faunaelemek is alátámasztják (pl. Borioteiioidea gyíkok, Makádi 2013a, 2013b).

A Paralligatoridae-k paleobiogeográfiai helyzetének rekonstrukcióját tovább bonyolítja a tény, hogy a vitatott filogenetikai helyzetű (Rummy et al. 2022), a legkorábbi Paralligatoridae-nak, vagy a csoport testvértaxonjának tekinthető *B. pastosbonensis* maradványai Brazília késő jura korú képződményeiből kerültek elő. Montefeltro et al. (2013) valószínűnek tartja, hogy ez a Paralligatoridae-k a laurázsiai és gondwanai faunák elkülönülése előtti radiációjára utal, azonban a gondwanai alsó kréta gerincesanyag szegénysége ezt tisztázatlanná teszi (Montefeltro et al. 2013, Rabi & Sebők 2015). Rummy et al. (2022) jelen vizsgálattal szemben az észak-amerikai *W. kirpachit* és Glen rose-i formát tekintette a legbasalisabb Paralligatoridae-nak, azonban elismerték, hogy a leletanyag szegénysége, valamint a csoporton kívüli és belüli filogenetikai kétségek nem teszik lehetővé a csoport ősföldrajzi eredetének egyértelmű meghatározását, így ezek feltárásához további kutatás szükséges.



13. ábra: Néhány fontos Paralligatoridae-lelőhely egy felső kréta ősföldrajzi térképen (R. Blakey nyomán, módosítva; <https://deeptimemaps.com/global-paleogeography-and-tectonics-in-deep-time/>, letöltve: 2023.05.01.).

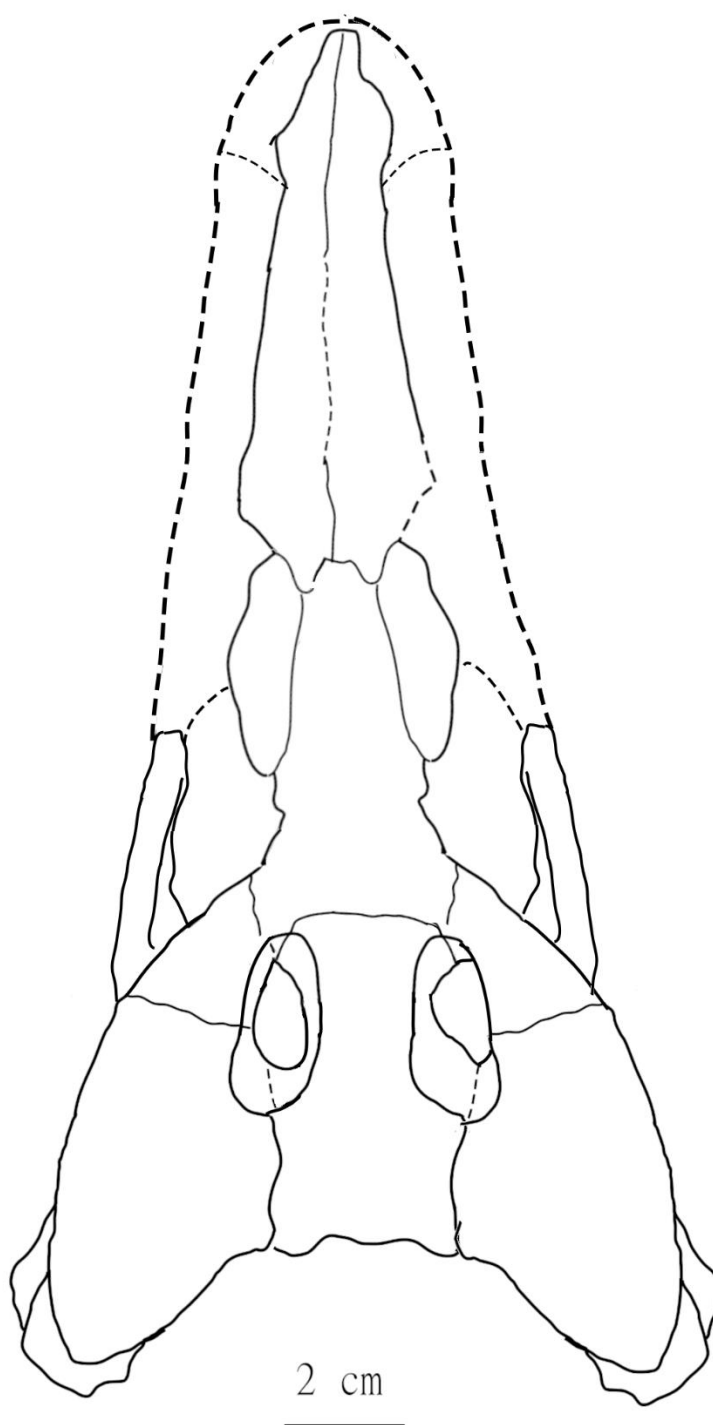
Jelölt lelőhelyek: 1, Alpercatas-medence, Brazília (*B. pastosbonensis*: oxfordi-kimmeridgi); 2. Középső-Texas, USA (*W. kirpachi*, *T. winkleri*: apti, *S. sahlsteini*: cenomani); 3. Shakh-Shakh, Kazahsztán (*T. aralensis*: santoni-campani); 4. Kansai, Tádzsikisztán (*K. extensus*: santoni); 5. Ömnögov és Bayanhongor Provincia, Mongólia: (*S. gradilifrons*, *Paralligator* spp.: cenomani-maastrichti); 6. Csilin (Jilin) tartomány, Kína (*Y. longshanensis*: albai-cenomani, *R. nonganensis*: campani). Az iharkúti lelőhelyet (7) csillag jelöli. A lelőhely- és időbeli elterjedési adatok a Paleobiology Database-ről származnak (<https://www.paleobiodb.org>) .



(<https://www.paleobiodb.org>, letöltve: 2023. 04.11.) koradatainak felhasználásával. A *B. pastosbonensis* a csoport legbasalisabb, és egyben legkorábbi tagja, amely mivel a legelső oxfordiból is ismert, legkésőbb a középső jurában különülhetett el a többi *Paralligatoridae*-től. Az iharkúti formát (*Doratodon carcharidens?*), a *S. djadochtaensis*, a *W. kirpachi* és a Glen rose-i formát tartalmazó taxon az alsó kréta első felében különülhetett el a többi *Paralligatoridae*-től, mivel a legfejlettebb *W. kirpachi* és Glen rose-i forma maradványai már az aptiból ismertek. Ez mind az iharkúti forma, mint a *S. djadochtaensis* esetében több tízmillió éves rekordhiányt jelent az adott kládra vonatkozóan (ún. ghost lineage). A kronosztratigráfiai ábrához a Nemzetközi Rétegtani Táblázatot (Cohen et al. 2013, frissítve) használtam, a sziluettek forrása: <http://clipart-library.com> (letöltve: 2023.05.07.)

## Konklúzió

A Magyar Természettudományi Múzeum leletanyagával való nagyfokú morfológiai hasonlóság, a koponyamorfológia által feltételezett életmódbeli sajátosságok, valamint a kisméretű, törőfogú *Mesoeucrocodyli*ával szemben mutatott különbségek alapján az *Ihar\_1* koponya nagy valószínűség szerint a *D. carcharidens*hez tartozik. Morfológiája (15. ábra) a *D. carcharidens*hez kapcsolódó fogkopás- és fogszöveti bizonyítékok mellett szárazföldi ragadozó életmódra utal, amelynek táplálékául kisebb hüllők és kétélűek szolgálhattak. Életmódja eltér a többi, a lelőhelyről ismert *Mesoeucrocodyli*ától, ami lehetővé tette, hogy az ökológiai fülkék felosztása révén több szimpatikus taxon is jelen legyen egyazon életközösségben. A filogenetikai vizsgálatok és a koponya egyes synapomorph bélyegei arra utalnak, hogy a *D. carcharidens*nek gondolt krokodil az Ázsiából és Észak-Amerikából ismert *Paralligatoridae* klád tagja, ami ellentmond korábbi ismereteinknek, amelyek szerint a gondwanai *Ziphsuchia* csoportba tartozik. Legközelebbi rokonainak az ázsiai, *santonicampani* korú *S. djadochtaensis*, valamint az észak-amerikai, apti korú *W. kirpachi* és Glen rose-i forma által alkotott kládot tekintjük. Ez azt feltételezi, hogy a klád már az alsó krétában elvált a többi *Paralligatoridae*-től, így a felső kréta formák feltehetően reliktum-taxonok, több évmillió hiánnyal az ősmaradványrekordjukban. Ennek lehetséges paleobiogeográfiai következményei, hogy a klád az alsó krétában Európából Észak-Amerikába vagy Észak-Amerikából Európába jutott Ázsián keresztül, azonban az alsó kréta *Paralligatoridae*-anyag hiányossága miatt ennek eldöntéséhez, valamint a *Doratodon* nemzetség és a *Paralligatoridae* klád pontos kapcsolatainak megállapításához további vizsgálatok szükségesek.



15. ábra: Az Iharaella koponya rekonstrukciója. A feltehetően oldalról lapított koponya, hosszú rostrum és gracilis felépítés aktív ragadozó életmódra utal.

## Összefoglalás

Az iharkúti santoni ősgérinces-lelőhely leletanyagában a krokodilok nagy diverzitásban vannak jelen, azonban egyes taxonokat töredékes leletek képviselnek, ami megnehezíti ezek taxonómiai értékelését. Ebben segíthet egy új, szinte teljes Mesoeucrocodylia-koponya, amelynek összehasonlító anatómiai leírását és filogenetikai értékelését végeztem el, kitérve az ezekből levonható paleobiológiai és paleobiogeográfiai következtetésekre is. A filogenetikai elemzés és egyes anatómiai bélyegek alapján a koponya által reprezentált taxont egy basalis Paralligatoridae-nak tekintjük, amely az ázsiai *Shamosuchus djadochtensis*szel, valamint az észak-amerikai *Wannchampsus kirpachival* és az ún. Glen rose-i formával áll rokonságban. A quadratum condylusai által feltételezett precíz állkapocszáródás, a nares externales pozíciója, a quadratum izomtapadási felszínei, valamint a postorbitale és prefrontale pilléreinek filigrán volta alapján szárazföldi ragadozó életmódra következtethetünk, ami egyértelműen megkülönbözteti a szintén a lelőhelyről ismert, kisméretű törőfogú Mesoeucrocodylia-maradványoktól. A vizsgált koponya díszítettsége, valamint feltételezhető életmódja alapján felvetjük annak lehetőségét, hogy a koponya a lelőhelyről ismert *Doratodon carcharidenst* képviseli. A *D. carcharidenst* az eddigi leletanyag alapján Gondwana-affinitású Ziphosuchiának tekintettük, azonban az új koponya egyértelmű Paralligatoridae-bélyegei arra utalnak, hogy a krokodil egy, a Ziphosuchiákkal konvergensen fejlődött Neosuchia volt. Egy alsó kréta észak-amerikai és felső kréta ázsiai formákat is tartalmazó klád legbasalisabb tagjaként észlelhető egy több tízmillió éves hiány az eurázsiai Paralligatoridae-k rekordjában, valamint felmerül annak lehetősége, hogy a csoport tagjai európai eredetű reliktum-taxonok a maguk életközösségeiben, amit egy, az észak-amerikai formáknál is fiatalabb, az apti Alsóperei Bauxitból származó paralligatorid-szerű fog is megerősít. Alternatív megoldásként felmerül, hogy a Paralligatoridae-k a kora krétában Észak-Amerikából Ázsián keresztül jutottak el Európába, de a klád hiányos alsó kréta leletanyaga következtében ennek egyértelmű megállapításához további kutatások szükségesek.

## Abstract

A diverse mesoeucrocodylian fauna has been uncovered from the Santonian Iharkút terrestrial vertebrate locality, although some taxa are only known from fragmentary material, making their taxonomic evaluation difficult. However, a new, almost complete mesoeucrocodylian cranium might provide some answers about these enigmatic forms. In this thesis, I give a comparative anatomical description of the specimen, followed by a phylogenetic analysis, and conclusions regarding the specimen's paleobiological and paleobiogeographical implications. The phylogenetic analysis, also supported by several anatomical characteristics, recovered the specimen as a basal member of the clade Paralligatoridae, related to *Shamosuchus djadochtaensis* from Asia, and *Wannchampsus kirpachi* and the Glen Rose Form from North America. The precise closure of the jaws inferred from the morphology of the quadrate condyli, the position of the external nares, the muscle attachment marks of the quadrate and the gracile morphology of the postorbital and prefrontal bars suggest a terrestrial predatory ecology, which separates it from the smaller, indeterminate mesoeucrocodylian with crushing teeth also known from Iharkút. The ornamentation of the skull, along with the ecology inferred from its morphology, points to the possibility of the specimen representing *Doratodon carcharidens*, a crocodile previously only known from fragmentary remains from this locality. Based on previously known material, *D. carcharidens* was inferred to be a ziphosuchian with Gondwanan affinities, but the morphological characteristics of the skull typical of Paralligatoridae point to it being a neosuchian convergently evolved with ziphosuchians. As the taxon represented by the described material is the basalmost member of a clade containing Early Cretaceous North American and Late Cretaceous Asian taxa, there seems to be a several million years old gap in the fossil record of the Eurasian lineages, along with the possibility that the members of this clade are relict taxa of European origin in their respective communities, which is also supported by the presence of a paralligatorid-like tooth in the aptian Alsópere Bauxite of Hungary. As an alternative, it is also possible that these paralligatorids entered Europe through Asia in the Early Cretaceous, but the scarcity of Lower Cretaceous paralligatorid material necessitates further research to conclusively answer this question.

## Köszönetnyilvánítás

Hálás vagyok témavezetőimnek, dr. Ősi Attilának és dr. Rabi Mártonnak lelkiismeretes munkájukért, lelkesedésükért és szakértelmükért, amellyel dolgozatom létrejöttét támogatták.

Köszönöm Szabó Mártonnak (Magyar Természettudományi Múzeum Őslénytani és Földtani Tár) a Természettudományi Múzeum leletanyagához való hozzáférésben nyújtott segítségét, valamint Magyar Jánosnak (ELTE Őslénytani Tanszék) értékes észrevételeit és technikai segítségét.

Kutatásom nem valósulhatott volna meg az iharkúti ásatások résztvevői és támogatói nélkül. Köszönöm a Magyar Dinoszaurusz-kutató Expedíciónak, valamint mindazoknak, akik a több, mint két évtized során az ásatásokon dolgoztak; nevüket az Iharkút Almanach gyűjti össze. Külön köszönet illeti Sütöri Balázst a koponya megtalálásáért és gondos begyűjtéséért. Köszönet illeti a Bakonyi Bauxitbánya Kft.-t az ásatások lebonyolításában és a terepmunkában nyújtott segítségükért.

A következő intézmények és cégek támogatták az iharkúti gerinceslelőhellyel kapcsolatos kutatásokat: Magyar Tudományos Akadémia, Magyar Természettudományi Múzeum, Országos Tudományos Kutatási Alap (T-38045, PD 73021, NF 84193, K 131597), 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, Németbánya 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, valamint Soós Miklós és az Auro-Science Kft.

Köszönöm dr. Paul Rummynak (Key Laboratory of Vertebrate Evolution and Human Origins, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100044, People's Republic of China) és dr. André Eduardo Piacentini Pinheirónak (Departamento de Ciências, Faculdade de Formação de Professores, Universidade do Estado do Rio de Janeiro) a kutatási eredményeikhez való hozzáférésben nyújtott segítségüket. Köszönet illeti a Willi Henning Társaságot a TnT programhoz való ingyenes hozzáférés biztosításáért.



Végezetül köszönöm családomnak és barátaimnak mindazt a szakmai és emberi támogatást, amit az évek során tőlük kaptam.

## Felhasznált irodalom

- Adams, T. L. (2014). Small crocodyliform from the Lower Cretaceous (Late Aptian) of Central Texas and its systematic relationship to the evolution of Eusuchia. *Journal of Paleontology*, 88(5), 1031-1049.
- Adams, T. L. (2019). Small terrestrial crocodyliform from the Lower Cretaceous (late Aptian) of central Texas and its implications on the paleoecology of the Proctor Lake Dinosaur locality. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 39(3), e1623226.
- Bárdossy G., & Mindszenty A. (2013). The Iharkút bauxite: Az iharkúti bauxit-előfordulás. Magyar Földtani és Geofizikai Intézet, Budapest.
- Bandel, K., & Riedel, F. (1994). The late Cretaceous gastropod fauna from Ajka (Bakony Mountains, Hungary): a revision. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien. Serie A für Mineralogie und Petrographie, Geologie und Paläontologie, Anthropologie und Prähistorie*, 1-65.
- Bodor, E. R., & 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.
- Botfalvai G., Csiki-Sava Z., Kocsis L., Albert G., Magyar J., Bodor E. R., ... & Makádi L. (2021). 'X' marks the spot! Sedimentological, geochemical and palaeontological investigations of Upper Cretaceous (Maastrichtian) vertebrate fossil localities from the Vălioara valley (Densuș-Ciula Formation, Hațeg Basin, Romania). *Cretaceous Research*, 123, 104781.
- Botfalvai G., Haas J., Bodor E. R., Mindszenty A., & Ősi A. (2016). Facies architecture and palaeoenvironmental implications of the upper Cretaceous (Santonian) Csehbánya formation at the Iharkút vertebrate locality (Bakony Mountains, Northwestern Hungary). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 441, 659-678.

- 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 crocodilian from Hungary. *Cretaceous Research*, 50, 304-317.
- Buckley, G. A., Brochu, C. A., Krause, D. W., & Pol, D. (2000). A pug-nosed crocodyliform from the Late Cretaceous of Madagascar. *Nature*, 405(6789), 941-944.
- Buffetaut, E. (1979). Revision der Crocodylia (Reptilia) aus den Gosau-Schichten (Ober-Kreide) von Österreich.
- Buffetaut, E. (1981). Die biogeographische Geschichte der Krokodilier, mit Beschreibung einer neuen Art, Araripesuchus wegneri. *Geologische Rundschau*, 70, 611-624.
- Busbey, A. B. (1989). Form and function of the feeding apparatus of Alligator mississippiensis. *Journal of Morphology*, 202(1), 99-127.
- Bunzel, E. (1871). Die Reptilienfauna der Gosauformation. *Abhandl. k. k. Geol. Reichsanstalt*, 5: 1-20.
- Buscalioni, A. D., & Sanz, J. L. (1990). The small crocodile Bernissartia fagesii from the Lower Cretaceous of Galve (Teruel, Spain). *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de la Terre*, 60, 129-150.
- 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-Series IIA-Earth and Planetary Science*, 325(7), 525-530.
- Carvalho, I. S., & Bertini, R. J. (1999). Mariliasuchus: um novo Crocodylomorpha (Notosuchia) do Cretáceo da Bacia Bauru, Brasil. *Geologia Colombiana*, 24, 83-105.
- Carvalho, I. S., Campos, A. D. C. A., & Nobre, P. H. (2005). Baurusuchus salgadoensis, a new crocodylomorpha from the Bauru Basin (Cretaceous), Brazil. *Gondwana Research*, 8(1), 11-30.
- Clark, J. M. (1994). Patterns of evolution in Mesozoic Crocodyliformes. Pages Pp. 84-97 in In the Shadow of the Dinosaurs: Early Mesozoic Tetrapods (NC Fraser, and HD Sues, eds.).
- Cohen, K.M., Finney, S.C., Gibbard, P.L. & Fan, J.-X. (2013; frissítve) The ICS International Chronostratigraphic Chart. *Episodes* 36: 199-204

- Company, J., Suberbiola, X. P., 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(2), 343-353.
- 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.
- Daudin, F. M. (1801). Histoire naturelle, générale et particulière des reptiles; ouvrage faisant suite à l'Histoire naturelle générale et particulière, composée par Leclerc de Buffon, et rédigée par CS Sonnini... par FM Daudin... tome premier-huitième (Vol. 1). de l'imp. de F. Dufart.
- Dollo, L. (1883). Première note sur les crocodiliens de Bernissart. *Bulletin du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique*, 2, 309-338.
- Finke, D. L., & Snyder, W. E. (2008). Niche partitioning increases resource exploitation by diverse communities. *Science*, 321(5895), 1488-1490.
- Gere, K., Bodor, E. R., Makádi, L., & Ősi, A. (2021). Complex food preference analysis of the Late Cretaceous (Santonian) lizards from Iharkút (Bakony Mountains, Hungary). *Historical Biology*, 33(12), 3686-3702.
- Goloboff, P., & Morales, M. (2023). TNT version 1.6, with a graphical interface for MacOS and Linux, including new routines in parallel. *Cladistics*, DOI 10.1111/cla.12524
- Grigorescu, D., Venczel, M., Csiki, Z., & Limborea, R. (1999). New latest Cretaceous microvertebrate fossil assemblages from the Hațeg Basin (Romania). *Geologie en Mijnbouw*, 78, 301-314.
- Haas J. & Jocha-Edelényi E. (1984). Felső kréta. *Geologica Hungarica Series Geologica*, 20, 96-163.
- Holliday, C. M., & Witmer, L. M. (2007). Archosaur adductor chamber evolution: integration of musculoskeletal and topological criteria in jaw muscle homology. *Journal of Morphology*, 268(6), 457-484.
- Horváth K. (2018). Fogak a múltból: új paleobiológiai eredmények az iharkúti késő-kréta krokodilok fogszövettani vizsgálata alapján. Tudományos Diákköri előadás, Eötvös Loránd Tudományegyetem Természettudományi Kar, Őslénytani Tanszék.
- <http://clipart-library.com>, letöltve: 2023.05.07.

<https://deeptimemaps.com/global-paleogeography-and-tectonics-in-deep-time/>, letöltve: 2023. 05. 01.

<https://www.magyardinoszaurusz.hu>, letöltve: 2023.04.29.

<https://www.paleobiodb.org>, letöltve: 2023.04.11.

<https://www.photopea.com>, letöltve: 2023.03.22.

<https://www.phylopic.org>, letöltve: 2023.04.28.

Iordansky, N. N. (1973). The skull of the Crocodilia. *Biology of the Reptilia*, 4, 201-262.

Iordansky, N. N. (2011). Cranial kinesis in lizards (Lacertilia): origin, biomechanics, and evolution. *Biology Bulletin*, 38, 868-877.

Jocha-Edelényi E. (1997). Csehbányai Formáció in Császár G. (1997). Magyarország litosztratigráfiai alapegységei. *Magyar Állami Földtani Intézet, Budapest*, 114.

Karl, H. V., Gröning, E., Brauckmann, C., Schwarz, D. & Knötschke, N. (2006). The Late Jurassic crocodiles of the Langenberg near Oker, Lower Saxony (Germany), and description of related materials (with remarks on the history of quarrying the “Langenberg Limestone” and “Obernkirchen Sandstone”). *Clausthaler Geowissenschaften*, 5, 59-77.

Konzhukova, E. D. (1954). New fossil crocodilians from Mongolia. *Trudy Paleontologicheskogo Instituta ANSSSR*, 48, 171-194.

Kuzmin, I. T., Skutschas, P. P., Boitsova, E. A., & Sues, H. D. (2019). Revision of the large crocodyliform Kansajsuchus (Neosuchia) from the Late Cretaceous of Central Asia. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 185(2), 335-387.

Lessner, E. J., & Holliday, C. M. (2022). A 3D ontogenetic atlas of Alligator mississippiensis cranial nerves and their significance for comparative neurology of reptiles. *The Anatomical Record*, 305(10), 2854-2882.

Ma, W., Brusatte, S. L., Lü, J., & Sakamoto, M. (2020). The skull evolution of oviraptorosaurian dinosaurs: the role of niche partitioning in diversification. *Journal of evolutionary biology*, 33(2), 178-188.

Maddison, W. P., Maddison, D. R. (2023). Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.70 <http://www.mesquiteproject.org>

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). In *Annales de Paléontologie* (Vol. 99, No. 3, pp. 261-274). Elsevier Masson.
- Makádi L., Rabi M., Csengődi D., Szentesi Z., & Ósi A. (2014). Bakonyi dinoszauruszok és más hazai mezozoós gerincesek a Magyar Természettudományi Múzeum gyűjteményében—az elmúlt évek világhírű felfedezései. *ANNALES HISTORICO-NATURALES MUSEI NATIONALIS HUNGARICA MAGYAR TERMÉSZETTUDOMÁNYI MÚZEUM ÉVKÖNYVE*, 106, 71-116.
- 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, 845-854.
- Martin, J. E., Delfino, M., & Smith, T. (2016). Osteology and affinities of Dollo's goniopholidid (Mesoeucrocodylia) from the Early Cretaceous of Bernissart, Belgium. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 36(6), e1222534.
- Martin, J. E., Smith, T., Salaviale, C., Adrien, J., & Delfino, M. (2020). Virtual reconstruction of the skull of Bernissartia fagesii and current understanding of the neosuchian–eusuchian transition. *Journal of Systematic Palaeontology*, 18(13), 1079-1101.
- Molnar, R. E. (2010). A new reconstruction of the skull of Sebecus icaeorhinus (Crocodyliformes: Sebecosuchia) from the Eocene of Argentina. *Brazilian Geographical Journal: Geosciences and Humanities Research Medium*, 1(2), 314-330.
- Montefeltro, F. C., Larsson, H. C., & Langer, M. C. (2011). A new baurusuchid (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Brazil and the phylogeny of Baurusuchidae. *PLoS One*, 6(7), e21916.
- Montefeltro, F. C., Larsson, H. C., de França, M. A., & Langer, M. C. (2013). A new neosuchian with Asian affinities from the Jurassic of northeastern Brazil. *Naturwissenschaften*, 100, 835-841.
- Mook, C. C. (1924). A new crocodilian from Mongolia. *American Museum novitates*; no. 117.
- Nopcsa F. (1928). *Paleontological notes on reptiles*. Geologica Hungarica, Series Palaeontologica 1 (1), 1-102.
- Noto, C. R. (2022). Specialized Feeding Morphology in the Small Crocodyliform *Scolomastax* and Implications for Woodbine Paleoecology. *The FASEB Journal*, 36.

- Noto, C. R., Drumheller, S. K., Adams, T. L., & Turner, A. H. (2020). An enigmatic small neosuchian crocodyliform from the Woodbine Formation of Texas. *The Anatomical Record*, 303(4), 801-812.
- Ortega, F., Gasparini, Z., Buscalioni, A. D., & Calvo, J. O. (2000). A new species of Araripesuchus (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) from the lower Cretaceous of Patagonia (Argentina). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20(1), 57-76.
- Ősi A. (2013). The evolution of jaw mechanism and dental function in heterodont crocodyliforms. *Historical Biology*, 26(3), 279-414.
- Ősi A. (2014). Az iharkúti késő-kréta archosauria fauna taxonómiai, paleobiológiai és őszállatföldrajzi aspektusai. *Doktori disszertáció, MTA-ELTE*.
- Ősi A. & Apesteguía, S. (2008). Non-avian theropod dinosaur remains from the Upper Cretaceous (Santonian) Csehbánya Formation (Iharkút, Bakony Mountains, western Hungary); pp. 78–79 in Abstract volume of the 6th Meeting of the European Association of Vertebrate Paleontologists
- Ősi, A., & Weishampel, D. B. (2009). Jaw mechanism and dental function in the Late Cretaceous basal eusuchian Iharkutosuchus. *Journal of Morphology*, 270(8), 903-920.
- 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., Butler, R. J., & Weishampel, D. B. (2010). A Late Cretaceous ceratopsian dinosaur from Europe with Asian affinities. *Nature*, 465(7297), 466-468.
- Ősi 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. *PeerJ*, 3, e1160.
- Ősi A., Rabi M., Makádi L., Szentesi Z., Botfalvai G., Gulyás P., & Godefroit, P. (2012a). The Late Cretaceous continental vertebrate fauna from Iharkút, western Hungary: a review. *Bernissart dinosaurs and Early Cretaceous terrestrial ecosystems*, 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.

- Ősi A., Bodor E. R., Makádi L., & Rabi, M. (2016). Vertebrate remains from the Upper Cretaceous (Santonian) Ajka coal formation, western Hungary. *Cretaceous Research*, 57, 228-238.
- Pinheiro, A. E. P., Pereira, P. V. L. G. C., Vasconcellos, F. M., Brum, A. S., Souza, L. G., Costa, F. R., Castro, L. O. R., Silva, K. F. & Bandeira, K. L. N. (2023). New Itasuchidae (Sebecia, Ziphosuchia) remains and the radiation of an elusive Mesoeucrocodylia clade. *Historical Biology*, 1-26.
- Pol, D., Turner, A. H., & Norell, M. A. (2009). Morphology of the Late Cretaceous crocodylomorph *Shamosuchus djadochtaensis* and a discussion of neosuchian phylogeny as related to the origin of Eusuchia. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 2009(324), 1-103.
- Rabi, M., Vremir, M., & Tong, H. (2013). Preliminary overview of Late Cretaceous turtle diversity in eastern central Europe (Austria, Hungary, and Romania). *Morphology and evolution of turtles*, 307-336.
- Rabi M., & Sebők N. (2015). A revised Eurogondwana model: Late Cretaceous notosuchian crocodyliforms and other vertebrate taxa suggest the retention of episodic faunal links between Europe and Gondwana during most of the Cretaceous. *Gondwana Research*, 28(3), 1197-1211.
- Romer, A. S. (1972). The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. XIII. An early ornithosuchid pseudosuchian, *Gracilisuchus stipanicorum*, gen. et sp. nov. *Breviora* 389, 1-24
- Rummy, P., Wu, X. C., Clark, J. M., Zhao, Q., Jin, C. Z., Shibata, M., ... & Xu, X. (2022). A new paralligatorid (Crocodyliformes, Neosuchia) from the mid-Cretaceous of Jilin Province, northeastern China. *Cretaceous Research*, 129, 105018.
- Schneider, C. A., Rasband, W. S., & Eliceiri, K. W. (2012). NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, 9(7), 671–675.
- 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.
- Segesdi, M., Botfalvai, G., Bodor, E. R., Ősi, A., Buczkó, K., Dallos, Z., ... & Földes, T. (2017). First report on vertebrate coprolites from the Upper Cretaceous (Santonian) Csehbánya Formation of Iharkút, Hungary. *Cretaceous Research*, 74, 87-99.

- Simpson, G. G. (1937). New reptiles from the Eocene of South America. *American Museum Novitates* **927**:1-3
- Szabó N. Z. (2022). Késő kréta krokodilfogak komplex vizsgálata közép-európai lelőhelyekről. Tudományos Diákköri Dolgozat, Eötvös Loránd Tudományegyetem Természettudományi Kar, Öslénytani Tanszék.
- Szentesi, M. (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**, 99-106.
- Szentesi, Z., Venczel, M., (2010). An advanced anuran from the Late Cretaceous (Santonian) of Hungary. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* **256** (3), 291–302.
- Tennant, J. P., Mannion, P. D., & Upchurch, P. (2016). Evolutionary relationships and systematics of Atoposauridae (Crocodylomorpha: Neosuchia): implications for the rise of Eusuchia. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **177**(4), 854-936.
- The GIMP Development Team. (2019). *GIMP*. Retrieved from <https://www.gimp.org>
- Turner, A. H. (2006). Osteology and phylogeny of a new species of *Araripesuchus* (Crocodyliformes: Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Historical Biology*, **18**(3), 255-369.
- Turner, A. H. (2015). A review of *Shamosuchus* and *Paralligator* (Crocodyliformes, Neosuchia) from the Cretaceous of Asia. *PLoS One*, **10**(2), e0118116.
- Turner, A. H., & Sertich, J. J. (2010). Phylogenetic history of *Simosuchus clarki* (Crocodyliformes: Notosuchia) from the late cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **30**(sup1), 177-236.
- Vasconcellos, F. M., & Carvalho, I. (2006). Condicionante etológico na tafonomia de *Uberabasuchus terrificus* (Crocodyliformes, Peirosauridae) da Bacia Bauru (Cretáceo Superior). *Geosciences= Geociências*, **25**(2), 225-230
- Venczel M., & Codrea, V. A. (2019). A new Theriosuchus-like crocodyliform from the Maastrichtian of Romania. *Cretaceous Research*, **100**, 24-38.
- Wu, X. C., & Brinkman, D. B. (1993). A new crocodylomorph of “mesosuchian” grade from the Upper Cretaceous Upper Milk River Formation, southern Alberta. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **13**(2), 153-160.



# NYILATKOZAT

**Név:** Szegszárdi Máté

**ELTE Természettudományi Kar, szak:** Geológus MSc

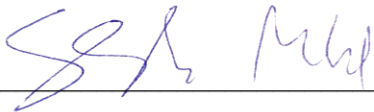
**NEPTUN azonosító:** TLEO8Y

**Diplomamunka címe:**

Egy új bakonyi Mesoeucrocodylia-lelet összehasonlító cranioanatómiai és filogenetikai vizsgálata

A **diplomamunka** szerzőjeként fegyelmi felelősségem tudatában kijelentem, hogy a dolgozatom önálló szellemi alkotásom, abban a hivatkozások és idézések standard szabályait következetesen alkalmaztam, mások által írt részeket a megfelelő idézés nélkül nem használtam fel.

Budapest, 2023. 05. 24.



---

*a hallgató aláírása*