

# Kutatási zárójelentés

## a " Mezozoós (triász, jura) faunadúsulások öskörnyezeti értelmezése "

című, T043325 számú OTKA téma kutatási eredményeiről

2008

Készítette: **Vörös Attila** témavezető, *Dulai Alfréd, Pálffy József és Szente István* közreműködésével, illetve adatainak felhasználásával.

### Bevezetés

Kutatásaink során a hazai mezozoós, főként triász és jura időszak, tengeri képződményeinkben észlelhető, jelentős faunadúsulások értelmezését tűztük ki célul. A leggyakoribb, és jól gyűjthető tengeri őssállatcsoportok (Ammonoidea, Bivalvia, Brachiopoda, stb.) időbeli diverzitás-változása számos jelentős csúcsot mutat Magyarországon a triász-jura során: (1) középső-triász, (2) késő-triász (karni), (3) kora-jura (szinemuri-pliensbachi), (4) középső- és késő-jura (bajóci, bath, kallovi, titon). Ezeknek a diverzitási maximumoknak egy része globális jelenség: a bioszférának a perm-, illetve triász-végi, világméretű nagy kihalásokat követő újraéledésével hozható összefüggésbe. A feltűnő faunadúsulások másik része lokális jellegű, és a helyi öskörnyezeti tényezők változásaira vezethető vissza. A helyi öskörnyezeti tényezők hatása természetesen az előbb említett globális jelenségekre is ráarakódik. Ezen hatások elkülönítése, elemzése és értelmezése volt kutatásaink fő célja.

Kutatásaink menetében áttekintettük a kijelölt faunadúsulások taxonómiai összetételét és a korszerűsített adatbázisokból diverzitás értékeket számítottunk. A lokális öskörnyezeti tényezők változásainak elemzése érdekében megvizsgáltuk a hazai mezozoós fáciesterületeinkre kialakított üledékföldtani modellekből következtethető helyi öskörnyezeti változásoknak a faunaváltozásokra gyakorolt hatását.

Eredményeinkről rendszeresen beszámoltunk hazai és külföldi konferenciákon. Néhány kisebb terjedelmű dolgozatot publikáltunk; emellett egy leíró jellegű monográfia megjelentetése folyamatban van.

Célkitűzéseink nem minden esetben valósultak meg, és eredményeink publikálása sem haladt kellő ütemben. A tervektől és a kitűzött céloktól való eltérések okai közül kettőt kívánunk kiemelni.

(1) Speciális esetekben (pl. jura „hierlatzi-típusú” fácies, mecseki kőszénteleses összet) különös figyelmet fordítottunk a stabil izotóp vizsgálatokra ( $\delta^{18}\text{O}$  és  $\delta^{13}\text{C}$  adatok tengervíz-kémiai és őshőmérsékleti értékelés céljából). Várakozásainkkal szemben, az eddigi eredmények nem adtak módot érdemi következtetések levonására.

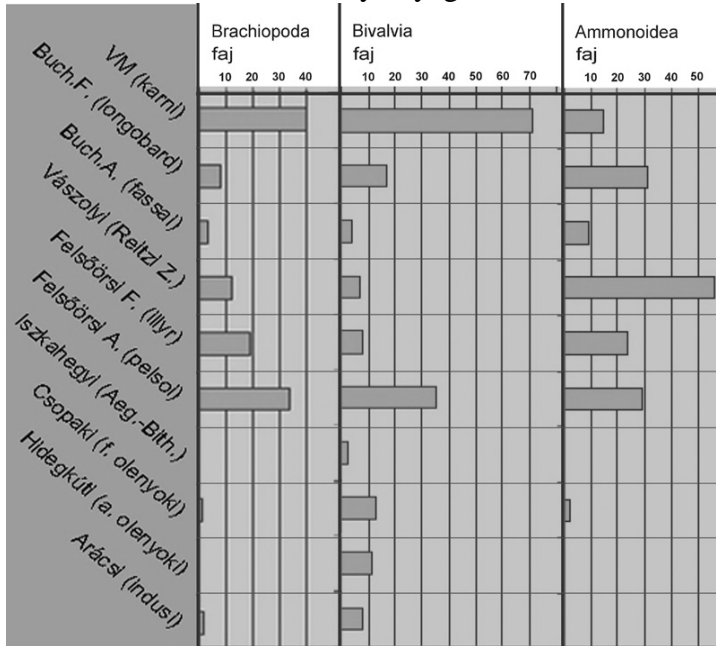
(2) Kutatásaink menetét súlyosan hátráltatta az a körülmény, hogy a témavezető és két résztvevő kutató munkahelye, és befogadó intézménye, a Magyar Természettudományi Múzeum Föld- és Őslénytára 2004 második félévében és 2005 első félévében átköltözött a Magyar Nemzeti Múzeum épületéből a Ludovika térre, majd 2006 első félévében a Ludoviceum épületén belül újra költözött. A hatalmas őslénytani gyűjteményi anyag szállítás előtti becsomagolása és az azt követő kicsomagolása minden kutató munkaidejét jelentős mértékben lekötötte. Emellett a teljes könyvtári anyagunk is elszállításra és revízióra került, ami tovább korlátozta a folyamatos kutatómunka lehetőségét. Mindezek miatt, a szerződésben foglalt kutatási terv alábbi néhány pontját nem tudtuk teljesíteni:

- Kora-jura Ammonoidea rétegtani adatbázis összeállítása;
- Agyagásvány és nehézasvány vizsgálatok bakonyi és mecseki szelvényekben;
- A középső-triász Ammonoidea és Brachiopoda radiáció öskörnyezeti elemzése.

**A kutatási terv legfontosabb pontjai azonban teljesültek; jelentősebb eredményeinket – melyeknek publikálása előkészületben van – a a zárójelentés további részében esettanulmányok formájában foglaljuk össze.**

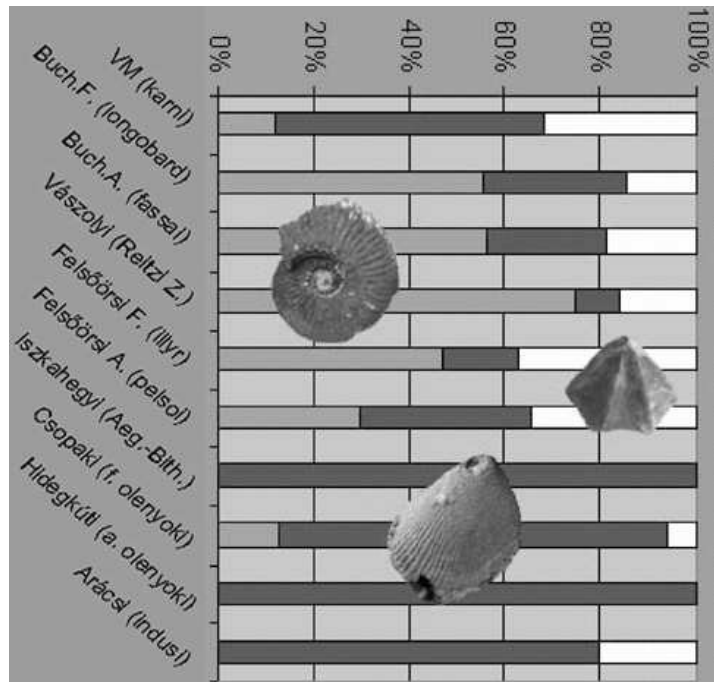
## 1. A Balaton-felvidéki triász faunák (ammonoidea, bivalvia, brachiopoda) diverzitásváltozásainak őskörnyezeti értelmezése (Vörös A., Szente I., Pálffy J.)

A Balaton-felvidéki triász rétegsorból igen jelentős mennyiségű – részben klasszikus, de nagyjából korszzerűen, rétegről-rétegre gyűjtött – ősmaradvány anyag áll rendelkezésünkre. Adatbázisunk összeállításához a következő forrásokat használtuk: alsó-triász (Broglia Loriga et al. 1990); középső-triász (Vörös 1998, Szente & Vörös 2003, Pálffy 2003, Vörös & Pálffy 1989, Szabó 1972); felső-triász (karni) (Szabó 1972, Vörös 1998). Továbbá áttekintettük a Magyar Állami Földtani Intézet gyűjteményében található, Balaton-felvidéki triász ősmaradvány anyag ide vonatkozó részét.



Az alsó-triász indusi emeletől a felső-triász karni emeletig terjedő intervallumból származó ammonoidea, bivalvia és brachiopoda faunák diverzitása (adott esetben a fajok száma) figyelemre méltó változásokat mutat. Az ammonoideák csak az alsó-triász olenyoki emeletében jelennek meg, mindössze 2 fajjal. Az anisusi során (a pelsoitól az illyr végéig) a fajszer 29-ről 56-ra nő. A kora-ladin diverzitáscsökkenés (9 faj) után, a késő ladinban 31, majd a karniban 30 az ammonoidea fajok száma.

A bivalviák már a kora-triász elején megjelennek, fajszerük 8-ról 13-ra nő az olenyoki végéig. Az anisusi során a pelsoiban érik el maximális diverzitásukat (35), majd az anisusi végére fajaik száma 7-re csökken. A ladin során a bivalvia fajszer 4-ről 17-re nő, a karniban pedig hihetetlenül magas értéket (142) ér el. A brachiopodákat az alsó triászban kizárólag *Lingula* fajok képviselik (2). Az anisusi során a pelsoi maximumtól (34) fajszerük 12-re csökken. Diverzitásuk a ladin során enyhén emelkedik (3-tól 8-ig), majd a karniban ugrásszerűen megnő (81 faj). Megjegyzendő, hogy a karni Veszprémi Márgából származó igen magas fajszer-értékek a klasszikus gyűjtések (MÁFI múzeum) faunalistáiból adódnak, melyek Szabó (1972) munkájában szerepelnek. Egy részletes rendszertani revízió (amit a jelen kutatási program keretében nem volt sem célunk, sem módunk elvégezni) ezeket az értékeket jelentősen csökkentheti.



A rövid kora-triász felvirágzás összhangban van a globális eseménnyel, azaz a bioszférának a perm végi katasztrófát követő lassú újjáépülésével. Emellett a helyi tényezők (két jelentősebb transzgressziós esemény) hatása is jelentkezik (Broglia Loriga et al 1990). A kora-anisusi diverzitási minimum a lagunáris, részben szupralitorális Aszófői Dolomithoz, valamint az elzárt medencében lerakódott Iszkahegyi Mészköhöz és a faunaszegény Megyehegyi Dolomithoz kapcsolódik. A középső-triász (pelsoi) hirtelen diverzitásnövekedés az ammonoideáknál is szembeűnő, de a bentonikus faunákban különösen markánsan jelentkezik. Ez a változás az ekkor végbement tektonikus eseménnyel, a karbonátos rámpa normál vetős feldarabolódásával és medenceképződéssel hozható összefűggsbe, melynek során a tengeralatti lejtők új ökológiai fűlkék tömegét hozták létre (Budai & Vörös 1972, Vörös & Budai 2003). A változatos tengeralatti topográfia diverzitásnövelő hatása az anisusi végéig jelentkezett, majd a tengermedencék erőtjeljes mélyűlésének hatására a faunák diverzitása általánosságban csökkent. A karni korszakban a medencék lassú feltöltődése folytán (Veszprémi Márga) sekélyebb környezetek alakultak ki. Ez részben a jelentősen megnövekedett mennyiségű finomszemcsés terrigén törmelékanyag beáramlásának, részben a környező, sekélytengeri karbonátplatformok meggyorsult progradációjának köszönhető (Haas & Budai 1999). A bentonikus diverzitás ugrásszerű megnövekedésének másik oka az lehetett, hogy a „raibli esemény” során a tágabb európai környezetben a klíma erősen humiddá vált, aminek eredményeképpen a medencébe szállítódó oldott és lebegtetett tápanyag mennyisége hirtelenül és nagy mértékben megnőtt (Aigner & Bachmann 1992, Haas & Budai 1999). A MÁFI gyűjteményében található ősmaradványanyag átvizsgálása és a veszprém-környéki területen földtani térképezést végző Csillag G. szóbeli közlései alapján arra a következtetésre jutottunk, hogy a diverzitás növekedése a karnin belül nem mutat jelentős időbeli változást, hanem a Veszprémi Márga medencéjéhez keletről csatlakozó Sédvölgyi Dolomit karbonát platformjáról történő átűlepitésekhez kapcsolódik, és a nagy diverzitásű bentonikus fauna elsősorban ebből a progradációs zónából került elő.

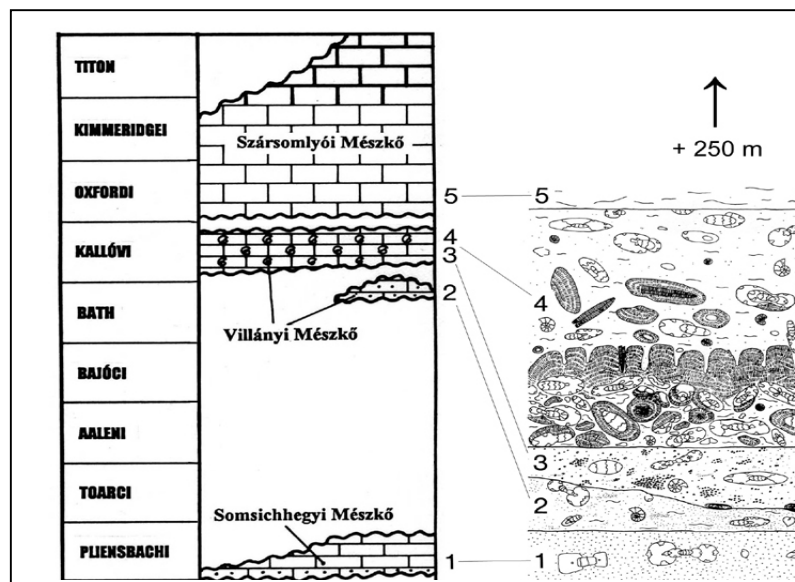
## 2. Üledékképződési epizódok és faunaváltozások a villányi jura rétegsorban (Vörös A.)

A Tiszai nagyszerkezeti egység („Tisia téren”) Villány-Bihari Zónájához tartozó Villányi-hegységi jura rétegsort a nagymértékű hézagosság és epizodikus üledékképződés jellemzi. A középső-triász dolomitokra, vagy felső-triász keuper-jellegű, homokos, agyagos rétegsorra nagy üledékhézaggal pliensbachi, bath, majd kallóvi korú tengeri rétegek következnek, melyek a megfelelő emeleteknek csupán töredékét képviselik. Újabb üledékhézag után, a jelentős vastagságú felső jura mészkő képződése már folyamatosnak tekinthető. Az üledékképződési epizódok néhány fontosabb adata (Vörös 1972, 1990):

Epizód	Kőzet	Formáció	Vastagság
5. oxfordi – titon	fehér mészkő	Szársomlyói	300 m
4. középső-kallóvi	ammoniteszes pad	Villányi	30-40 cm
3. alsó-kallóvi	vasooidos mészkő		0-10 cm
2. felső bath	homokos mészkő		0-10 cm
1. pliensbachi	homokos mészkő, krinoideás és tűzköves mészkő	Somsichhegyi	8-50 m

A Villány belterületén lévő Templom-hegy klasszikusan ismert, nevezetes rétegsorában a fenti üledékképződési epizódok mindegyike tanulmányozható volt.

A **pliensbachi** üledékképződési epizód az ammonoidea faunák tanúsága szerint az emeletnek csupán a legalsó ammonoidea zónáját (Jamesoni Zóna) képviseli (Géczy 1998). A Keuper-jellegű zöldesszürke agyagra (Mészhegyi Formáció) csekély szögdiszkordanciával települő, alul terrigén törmelékes, fölfelé egyre tisztább, krinoideás, biodetrituszos mészkőből álló Somsichhegyi Formáció vastagsága itt nem haladja meg a 8 métert. Makrofaunájában az ammonoideák és belemnoidák mellett a kagylók (9 faj; Vörös 1971) és brachiopodák (11 faj; Vörös 1997) gyakoriak. A mikrofácies képre az echinodermata és mollusca héjtöredékek, valamint a bentosz foraminiferák gyakorisága jellemző.

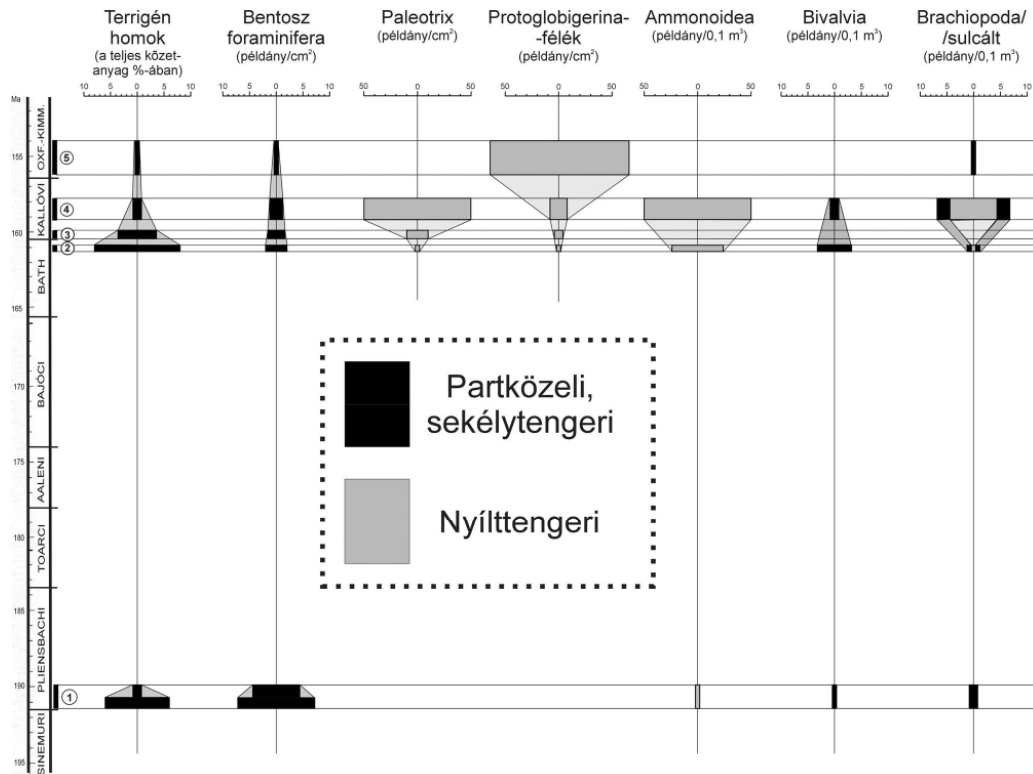


mikrofácies képben a tömeges kvarcsczemcse és a dolomit törmelék uralkodik; a biogén elegyrészek (mollusca, echinodermata) átkristályosodottak.

Az **alsó-kallóvi** vasooidos mészkő szint a Macrocephalus Zónába sorolható. Legnagyobb vastagsága 10 cm; helyenként hiányzik. Az ammonoideák és belemnoidák mellett néhány kagylót tartalmaz. Mikrofáciesében szórványosan megjelenik a *Paleotrix*.

A **felső bath**, homokos mészkő réteg (max. 10 cm vastagságú, néhány méter átmérőjű, lokális lencse) igen rövid üledékképződési epizódot képvisel: az ammonoidea fauna a Retrocostatum és a Discus Zónák alakjaiból áll (Géczy & Galács 1998). A kagyló fauna gazdag (12 faj; Vörös 1971)) a brachiopoda fauna szegényes (6 faj). A

A **középső-kallóvi ammoniteszes pad** (40 cm) – kondenzált és kevert ammonoidea faunája alapján – hosszabb üledékképződési szakaszt: az emelet középső néhány zónáját képviselheti (Géczy & Galács 1998). A gyakori ammonoideák és belemnoidéák mellett néhány kagylót tartalmaz. A csaknem összefüggő sztramatolitos szint fölött jelentkező mészkő szintén rendkívül gazdag ammonoidea és belemnoida faunát tartalmaz; a kagylók (11 faj; Vörös 1971) és a brachiopodák (13 faj; Vörös 1997) diverzitása is magas. A mikrofáciesben uralkodóvá válik a *Paleotrix*.



Az **oxfordi Szársomlyói Mészkő új**, hosszabb üledékképződési szakasz terméke. A Templom-hegyen feltárt alsó szakasza világos színű, tömött, mikrites mészkő rétegekből áll, melyek makrofaunát alig tartalmaznak. A brachiopoda faunát 4 faj, a kagylókat néhány *Entolium* példány képviseli. A mikrofácies képből a *Paleotrix* eltűnik és a “Protoglobigerinák” válnak uralkodóvá.

A Tiszai nagyszerkezeti egységen belül a villányi terület a jura időszak során kiemelt hátság volt, melyen csak ritkán rakódott le tengeri üledék (Vörös 2006). Az üledékképződésben a tektonikus mozgások jelenthették a legfontosabb helyi tényezőt: a jura elején kifejezetten sekélytengeri üledékképződési epizódok ezeknek hatását tükrözik. Figyelemre méltó az uralkodóan karbonátos jelleg; terrigen törmelékanyag lokálisan, abráziós törmelékként jelentkezik. Az üledékképződési epizódok kezdete általában viszonylag jól ismert, időtartamuk azonban nem, hiszen az eróziós foszlányként megőrződött rétegsorok magasabb része különböző mértékben lepusztult. A kallóvi, sztramatolitos, ammoniteszes pad nagyterjedésű nyílttengeri, tengeralatti platón végbement, különleges, kondenzált üledékképződési környezetet képvisel. Az oxfordi, mikrites mészkő is nyílttengeri környezetről, ugyanakkor azonban a planktonikus mikrofauna gyökeres megváltozásáról tanúskodik.

A villányi jura üledékképződési epizódokban rögzített jelentős biotikus diverzitásváltozások egy része (az 1.-3. és részben a 4. epizód) helyi ökoszisztéma változásokra, más részük (4. és 5. epizód) az óceáni planktonban végbement globális változásokra vezethető vissza.

### 3. A kagylók taxonómiai diverzitásának változásai a mecseki és a középhegységi jurában (Szente I., Vörös A.)

A kagylók maradványai a legtöbb magyarországi jura képződményben előforduló, sok esetben gyakori fosszíliaik. Egyedszámukat tekintve nem ritkán a makrobenthosz-együttesek domináns elemei, vagy részarányuk az olykor abundáns brachiopodákét követi. A magyarországi jura fő kifejlődési területei közül a Mecsek és a Dunántúli-középhegység szinte minden emeletből gazdag kagylófaunákat szolgáltatott. Az utóbbi mintegy 130 évben több ezer példányt gyűjtöttek és tanulmányoztak (lásd például BÖCKH 1874, 1881; VADÁSZ 1935; SZENTE 1992, 1995a,b, 1996a,b, 1998, 2000, 2003; FÖZY et al. 1994; CSÁSZÁR et al. 2007).

A vizsgált anyag túlnyomó részét a budapesti Földtani Intézet kutatói, kisebb hányadát pedig a „LACZKÓ DEZSŐ ősmaradványgyűjtő táborok” résztvevői, a Magyar Természettudományi Múzeum Föld- és Őslénytani Tárának és az ELTE Őslénytani Tanszékének a munkatársai, valamint más hivatásos és amatőr geológusok és paleontológusok gyűjtötték. Az elemzésben a legutóbbi időben végzett gyűjtések eredményeképpen kapott, eddig publikálatlan adatok is szerepelnek.

A vizsgált jura kagylómaradványok meglehetősen változó megtartásúak: egy részükön a generikus és faji bélyegek kitűnően tanulmányozhatók, míg a kőből megtartásúak esetében sokszor csak a formák megkülönböztetése és közelítő meghatározása volt lehetséges. Az elkülönített kagylófajoknak a diagramokon ábrázolt száma általában az adott emeletre/korszakra jellemző minimumnak tekinthető, jobb megtartású példányok megtalálásával és további vizsgálatokkal az értékek kis mértékben minden bizonnyal növekednének. Nem tűnik azonban valószínűnek, hogy mindezen körülmények jelentős mértékben befolyásolnák a diverzitás-változások trendjét.

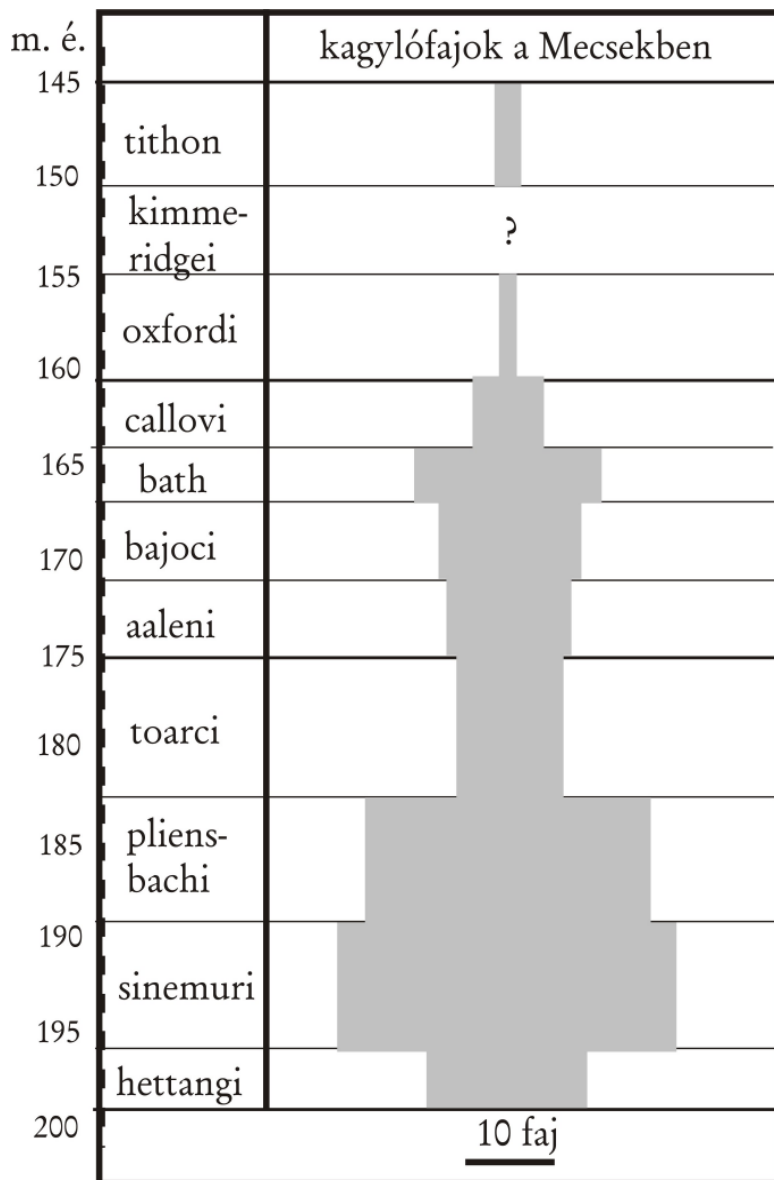
#### Mecsek

A mecseki jurában talált kagylófajok emeletenkénti száma a mellékelt látható. A Mecseki Kőszén formációnak a nagyjából a hettangi emelettel azonosítható „középső” tagozatából viszonylag változatos kagylóegyüttes került elő. A benthosz paleoökológiai elemzésének és a puhatestűvázak stabilizotóp-összetétele vizsgálatának az eredményei arra utalnak, hogy az említett rétegsor túlnyomórészt a normálisnál alacsonyabb és/vagy ingadozó sótartalmú tengervízben, illetve édesvízben rakódott le. A tengeri kagylófajok száma (17) azonban – ennek ellenére és némiképp meglepő módon – összemérhető a Lombardia (Déli-Alpok) tisztán tengeri hettangijából kapott adattal (26 faj, ALLASINAZ 1992). A faunában az epibenthosz és inbenthosz alakok nagyjából egyforma részarányt képviselnek.

A mecseki jura kagylók taxonómiai diverzitásuk maximumát a sinemuriban érik el. Ez a változatosság azonban az eddigi adatok szerint csak egy ammonitesz-zónára (Obtusum Zóna, FÖLDI 1967) korlátozódik, amikor is a Mecsek Jura medencében sekélytengeri, a normál hullámbázis alatti környezet alakult ki. A Vasasi (= „Gryphaeás”) Márga faunája a HALLAM (1976) által megkülönböztetett partközeli tengeri társulások közé sorolható, ahová a zátonylakók mellett az európai jura legváltozatosabb kagylóegyüttese tartoznak. A Vasasi Márga faunájában a fajok számát tekintve az inbenthosz kagylók alárendeltek epibenthosz alakokkal szemben, amely utóbbiak a legfelső-sinemuriban szinte kizárólagossá válnak. Az epibenthosz dominanciája egészen a bathig tart.

A plienschichi rétegekből előkerült kagylófajok száma csak kis mértékben marad el a sinemurira kapott értéktől. Ez részben minden bizonnyal annak köszönhető, hogy az emeletet főképp egy jelentős vastagságú és területi elterjedésű, természetes feltárásokban bővelkedő rétegsor (Mecseknádasdi Homokkő F.) képviseli, amelyből nagyarányú gyűjtéseket végeztek.

A másik ok az üledékképződési környezet differenciációja lehet. A késő-sinemuri óta létező sziliciklasztikus rámpán a késő-pliensbachiban – talán eusztatikus vízszintsökkenés eredményeként – a mecseki jura medencében először alakult ki karbonátos self üledékképződési környezet (ld. RAUCSIK & VARGA 2003), ami a kagylók számára valószínűleg új élőhelyek megnyílását jelenthette.



A toarciban a kagylók taxonómiai diverzitása nagymértékben csökkent. Ennek fő oka minden bizonnyal a korszak elején bekövetkezett Óceáni Anoxikus Esemény, amelynek nyoma kimutatható a Mecsek rétegsorában is (ld. pl. DULAI et al. 1992; VARGA et al. 2007). A sekélyebb vízi, karbonátos környezeteknek az időszak elején történt eusztatikus tengerszintemelkedés (HALLAM 2001) következtében bekövetkezett nagymértékű beszűkülése ugyancsak kihatással lehetett a diverzitás alakulására.

Az aaleniban és bajociban a kagylófajok száma közel azonos, kissé növekvő tendenciát mutat, ami a kagylók számára nem különösebben kedvező környezet stabilitását tükrözheti.

A fajok számának jelentős növekedése figyelhető meg a bath emeletben, amelynek rétegsora az üledékképződés jellegének a drasztikus megváltozásáról tanúskodik. A dominánsan

karbonát összetételű, ammonitico rosso jellegű Óbányai Mészköben ismét jelentősebbé válik – legalább is a fajok számát tekintve – az inbenthosz alakok részaránya.

A kagylók taxonómiai diverzitása a calloviban nagymértékben visszaesik. Az innen előkerült néhány faj az emelet legalsó rétegeiből került elő. A változatosság drasztikus csökkenése minden valószínűség szerint a globális eusztatikus vízmélységnövekedéssel összefüggő, a kagylók számára előnytelen környezeti változásokat tükrözi.

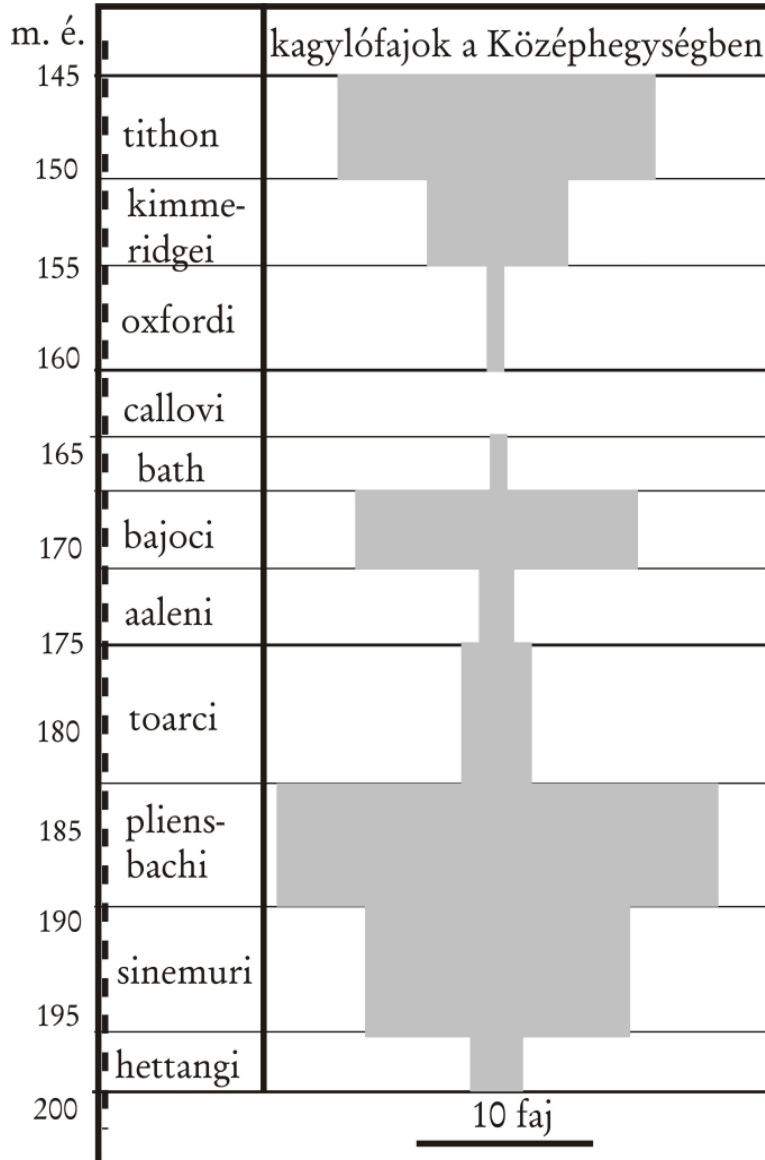
A Mecsek felső-juráját alkotó pelágikus mészkövek igen szegények kagylómaradványokban. Az oxfordiban a callovihoz képest is visszaesik a fajok száma, a kimmeridgei emeletből pedig látszólag nem tartalmaz bivalviákat. A kagylók visszatértét jelző kis diverzitású együttes a tithon emeletben a tengervíz mélységének az eusztatikus eredetű, nagymértékű globális csökkenésével hozható összefüggésbe.

### Dunántúli-középhegység

A középhegységi jurában talált kagylófajok emeletenkénti száma a következő ábrán látható. A középhegységi jura kagylófauna különös értékét az adja, hogy egy földtörténetileg hosszú ideig többé-kevésbé változatlanul fennmaradt sajátos ősföldrajzi-üledékképződési környezetben, a Tethys-en belüli mikrokontinens (VÖRÖS 1993) állandóan viszonylag mélyebb vízzel borított területein élt együttesek alkotják.

A hettangi emeletből csak a Bakonyban elterjedt Kardosréti Mészköből került elő három fajból álló kagylófaunula. Az egykori aljzatot alkotó instabil mészhomok általában kedvezőtlen volt a benthosz megtelepedésére (DULAI 2002), így a kagylókéra is. Az előkerült néhány példány kizárólag epibenthosz formák maradványa.

A sinemuri korszakban a középhegységi jura medence környezetfejlődése (mélyülés, a tengerfenék topográfiájának további differenciációja és az aljzat jellegének drasztikus megváltozása) új élőhelyeket nyitott meg a benthosz számára, így az emeletben előforduló kagylófajok száma is jelentősen meghaladja a hettangiban tapasztalt értéket. A fajok zöme az egykori tengeralatti magaslatokon és azok szomszédságában lerakódott üledékekből, főként a



Hierlatzi Mészköből került elő. A kagylóegyüttesekben az epibenthosz formák a dominánsak.

A középhegységi jura kagylók taxonómiai diverzitásuk csúcsát a pliensbachiban érik el. Ez részben bizonyára annak a nagyarányú gyűjtőmunkának is köszönhető, aminek eredményeként a pliensbachi a bakonyi jura legjobban megvizsgált emelete. Bizonyos azonban, hogy az előforduló kagylófajok nagy száma valóban kiemelkedő változatosságot is tükröz, mivel a Középső-Appenninek Umbria-Marche tartományban húzódó részén is ebben a rétegtani szintben található a fajokban leggazdagabb jura kagylófauna (MONARI 1994). Csak úgy, mint a sinemuriban, itt is az egykori tengeralatti magaslatokhoz köthető kőzettípusok (főként a Hierlatzi Mészkö) rejtik a legváltozatosabb kagylóegyütteseket, amelyek döntően epibenthosz alakokból állnak.

A toarciban a kagylók taxonómiai diverzitása a korábbi

érték töredékére esett vissza. A változatosság nagymértékű csökkenésének oka lehet a kora-toarci Óceáni Anoxikus Esemény, amelynek nyoma a középhegységi rétegsorokban is



megfigyelhető (lásd pl. JENKYNs et al. 1991), a vízmélység jelentős megnövekedése, valamint az epibenthosz kagylók számára előnyös sziklás környezetek összezsugorodása vagy eltűnése. A fajok számának további csökkenése figyelhető meg az aaleniben, ami párhuzamba állítható az egykori környezet egyhangúvá válásával, nevezetesen a tengeralatti magaslatok látszólagos eltűnésével.

A bajoci a kagylók újabb felvirágzásának a korszaka volt. A fajok nagy része az egykori tengeralatti magaslatokon élt, a medenceüledékekből csak egyetlen biztosan benthosz formát sikerült meghatározni. A sokféleség megnövekedését az aljzatnak a tagolódása, ezáltal új élőhelyek létrejötte idézhette elő. Hasonlóan kiugró diverzitást mutat a Középső-Appenninek bajoci kagylófaunája (MONARI 1994).

A bath és az oxfordi rétegekből csak egy-egy faj példányai kerültek elő, a calloviból pedig nem ismert kagylómaradvány. A kagylóegyüttes a kimmeridgeiben válik ismét változatosabbá, a tengeralatti magaslatokhoz kötődő együttesek újbóli megjelenésével.

A középhegységi jura kagylók harmadik diverzitáscsúcsa a tithonban figyelhető meg. Az időszak korai szakaszában a tengeraljzat tagolódása ismét újabb élőhelyeket teremtett a kagylók számára, ami a pliensbachi utáni második legnagyobb fajszámban fejeződik ki. A sokféleség növekedése a medencék zömmel inbenthosz alakokból álló együtteseiben is megfigyelhető. Hasonló, késő-kimmeridgei és kora-tithon diverzitás-maximumot mutatnak a Középső-Appenninek kagylófaunái is (MONARI 1994).

### **Összefoglaló értékelés**

A Mecsek jura kagylófaunájának diverzitását a pliensbachiig elsősorban a medence evolúciója, a környezeteknek a kontinentális édesvíztől a mélyszublitóralisig terjedő eltolódása határozta meg. A környezeteknek a középső-liásztól a bathig tartó viszonylagos állandósága a diverzitás-változásban is megnyilvánul, amennyiben az többé-kevésbé követi az északnyugat-európai jurában látható, globálisnak is tekinthető növekvő trendet. A mélyvízi, parttávoli környezet uralkodóvá válásának következtében viszont a kagylófauna diverzitása már nem indult ismét növekedésnek a callovi visszaesés után.

A Dunántúli-középhegység jura kagylói a sinemuritól a tithonig nagyjából azonos környezeti feltételek mellett éltek. A kora-jura folyamán a diverzitás alakulása követte az Ény-Európában megfigyelhető trendet. A középső- és késő-jurában viszont a helyi környezetalakulás, közelebről a vízmélység és a tápanyagellátásnak az ezzel összefüggő változása, valamint a dominánsan epibenthosz formákból álló együttesek számára fontos szilárd aljzat megléte és/vagy elterjedése határozta meg a diverzitást. A bajoci és tithon diverzitáscsúcsok a Tethys-en belüli lokális bioeseményeknek tekinthetők, az északnyugat-európai trend ebben az intervallumban nem rajzolódik ki.

#### 4. A brachiopodák taxonómiai diverzitásának változásai a mecseki és a dunántúli-középhegységi jurában (Vörös A., Dulai A.)

A brachiopodák a magyarországi jura képződmények leggyakoribb ősmaradványai közé tartoznak. A magyarországi jura fő kifejlődési területei közül a Mecsek és a Dunántúli-középhegység legtöbb emelete gazdag brachiopoda faunákat szolgáltatott. Magyarország jura brachiopodáiról Vörös (1997) összefoglaló adatközlést és átfogó értékelést adott. Az azóta nyert újabb adatok és taxonómiai revíziók indokoltá tették az adatbázis részbeni újraértékelését.

##### Mecsek

A mellékelt diagram a mecseki jura brachiopoda fauna faji diverzitásának időbeli változásait mutatja. Ezeket a feltűnő időbeli diverzitás-változásokat többnyire a helyi jelenségek és tényezők figyelembevételével lehet értelmezni.

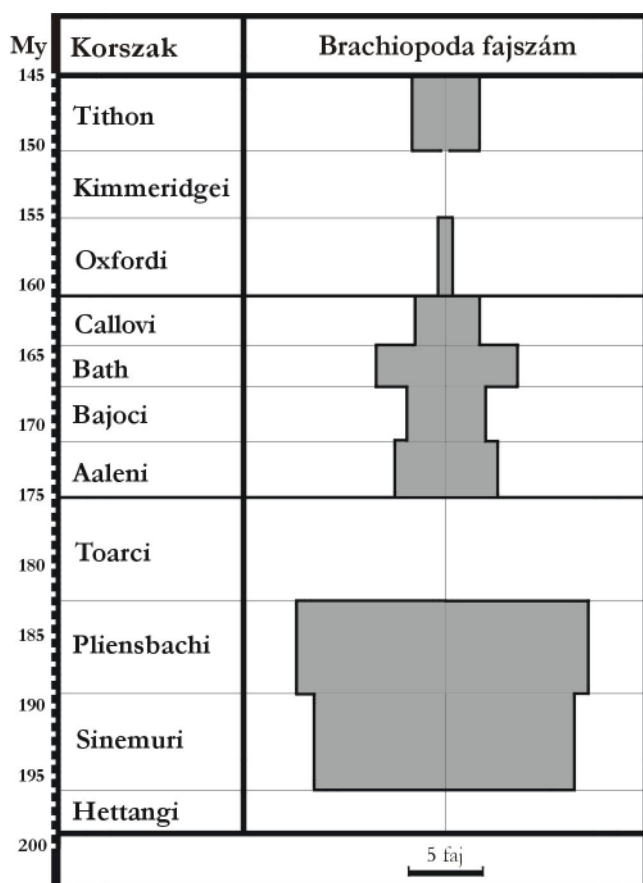
Brachiopodák nem ismertek és nem is várhatóak a csökkentsósvízi fáciesű hettangi kőszéntelepes összletben.

A szinemuritól a júra végéig a Mecsekben tengeri környezet uralkodott, a brachiopoda diverzitás jelentős változásait egyéb környezeti tényezők okozták. A mecseki jura összlet nagy részében uralkodó, változó szemcseméretű terrigén törmelékanyag azt mutatja, hogy a nutrienseket szolgáltató produktív szárazföldi háttér nem volt nagy távolságban. Ezért valószínű, hogy a fokozatos süllyedéssel együtt járó növekvő vízmélység volt az egyik fontos

tényező, ami a mecseki júra brachiopoda faunák diverzitását megszabta.

A tápanyagellátás csökkenése csak a plienschichi után jelentkezik. A felszínközeli vizek produktív maradtak, amit a júra során végig gazdag ammonoidea és egyéb nektonikus és planktonikus faunák igazolnak, a brachiopoda közösségek azonban többé nem érték el a liászban mutatott magas diverzitást. A fajszám fokozatos csökkenése világosan mutatja a növekvő vízmélységgel együtt járó, csökkenő tápanyagellátás általános trendjét. A toarciban a brachiopodák teljesen hiányoznak; ez nyilvánvalóan a globális, vagy legalábbis Tethys-méretű anoxikus eseménnyel (JENKYN 1988) hozható összefüggésbe.

A bathban és a titonban jelentkező kisebb csúcsok nehezen értelmezhetőek. A bath esetében felmerül annak lehetősége, hogy a vörös, gumós mészkő igen gazdag ammonites faunájának vonzásában a gyűjtők "aránytalanul sok"

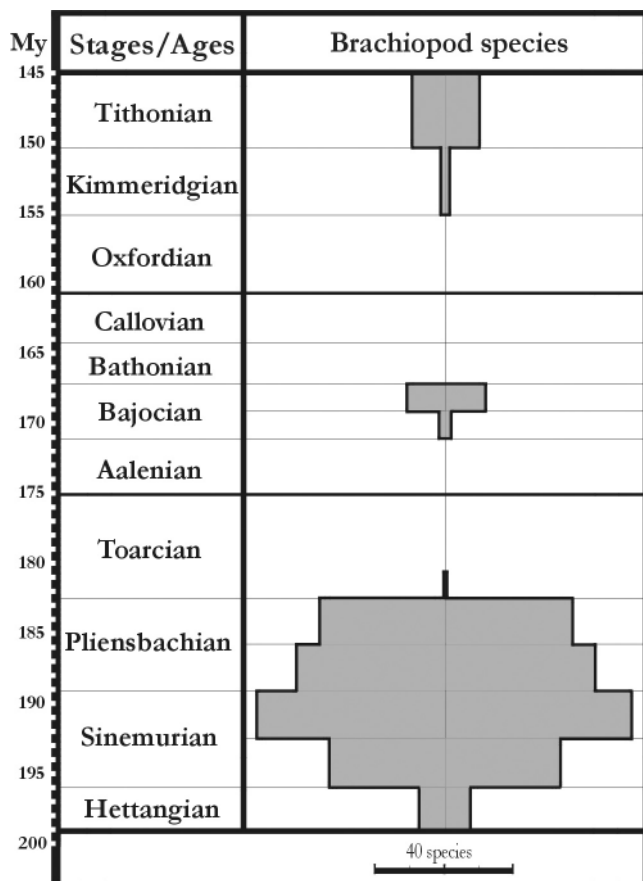


brachiopodát gyűjtöttek (gyűjtési „bias”). Minden esetre, a bath rétegekből más bentonikus csoportok (kagylók, szivacsok) maradványai is feltűnően nagy mennyiségben kerültek elő. A kisebb titon csúcs (4 faj) értelmezésekor felmerülhet a környezet sekélyebbé válásának lehetősége, ezt azonban az üledékföldtani, vagy öskörnyezeti adatok nem támasztják alá.

Valószínűbb, hogy ez a maximum a tipikusan mélyvízi környezethez adaptálódott *Pygope*-félék tethysi felvirágzásával hozható összefüggésbe.

### Dunántúli-középhegység

A következő diagram a Dunántúli-középhegységi jura brachiopoda fauna faji diverzitásának időbeli változásait mutatja. A triász-végi krízist követő gyors talpraállás után, a faji diverzitás a késő-sinemuriban éri el maximumát (Vörös & Dulai 2007). Ez a jelen vizsgálat leglényegesebb új eredménye a korábban publikáltakhoz képest; Vörös (1997) a korábbi adatbázis alapján a diverzitási maximumot a plienschbachiba helyezte.



A plienschachi végéig lassú, folyamatos diverzitás csökkenés ment végbe, majd hirtelen, látszólag teljes kihalás történt a toarci kezdetén. Egyetlen brachiopoda faj (*Linguithyris aspasia*) jelent meg, kis példányszámban a toarci Bifrons Zónában. A toarci és aaleni emeletek többi részéből nem került elő brachiopoda. Egy másodlagos diverzitási maximum észlelhető a bajóciban, majd – egy csaknem teljesen brachiopoda-mentes intervallum (a bathtól a kimmeridgeiig) után – a titon emelet ismét gazdag faunát tartalmaz.

A brachiopoda faunák diverzitásának fokozatos növekedése világszerte felismerhető. Ennek a kihalást követő talpraállásnak a részleteit a Dunántúli-középhegység területén, Vörös (1997) munkáját követően Dulai (2001) korszerűen elemezte és értelmezte. A globális tendenciát a Dunántúli-középhegységben helyi tényezők erősítették fel. Itt a késő-triász

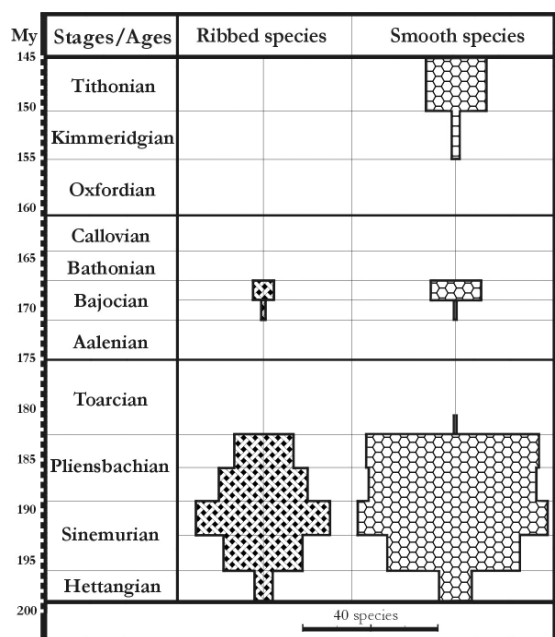
karbonátplatform feldarabolódása a jura elején kezdődött, amikor tengeralatti magaslatok és köztes medencék bonyolult rendszere jött létre (GALÁ CZ 1988, VÖRÖS & GALÁ CZ 1998). A tengeralatti magaslatokat átülepített anyagból álló törmelékkúpok övezték (lejtőlábi breccsák, brachiopoda lumasellák, crinoidea homokok, stb.: VÖRÖS 1991). A brachiopoda diverzitási csúcsok (a liászban, de még inkább a bajóciban és a titonban) a tengeralatti sasbérceket határoló törésvonalak mentén fellépő helyi tektonikai epizódokkal egyidejűleg jelentkeznek. Ezek az események csupasz sziklafelületeket és a mélybe zuhant hatalmas kötömböket eredményeztek, melyek kedvező körülményeket, megtapadási lehetőséget teremtettek a brachiopodák (és más epibentonikus szervezetek) számára (VÖRÖS 1995). A kora-toarci anoxikus esemény véget vetett ennek a virágkornak, világszerte, és a Dunántúli-középhegységben is. A két kisebb diverzitási csúcs (a bajóciban és a titonban) a tengeralatti vetőzónák mentén megisméltlődő tektonikus mozgásokkal hozható kapcsolatba.

A fenti értelmezés lényegében a Vörös (1997) által leírtakat követi, de meg kell említenünk egy további tényezőt, ami hozzájárulhatott a brachiopoda faunák felvirágzásához. Sandy (1993) vetette föl azt a hipotézist, hogy egyes mezozoós brachiopoda közösségek a tengeralatti hidegforrásokhoz kapcsolódhattak. A mai karbonátplatformokat határoló

vetőzónák mentén helyenként magas metántartalmú, tömény oldatok ömlenek a tengervízbe (PAULL et al. 1992). A metánt baktériumok hasznosítják és alakítják át szerves anyaggá, ami gazdag bentonikus közösségek táplálékforrása; ilyen közösségeket paleozoós képződményekben is találtak (CAMPBELL & BOTTJER 1995). A tengeralatti hidegforrások működése intenzívebbé válhat a tektonikai epizódok idején, és így jelentős mennyiségű nutriens kerülhet az egyébként “éhező” mélyvizi környezetbe, ahol kemoszintézisre alapuló közösségek jöhetnek létre. A jelen kutatás során kísérletet tettünk annak a hipotézisnek az igazolására, hogy ez a modell a Dunántúli-középhegység jurájában is működhetett, de eddigi stabil izotóp ( $\delta^{18}\text{O}$  és  $\delta^{13}\text{C}$ ) vizsgálataink nem hoztak meggyőző eredményt (az adattáblázatot lásd Vörös & Dulai 2007 munkájában).

### Összefoglaló értékelés

A mecseki, illetve a dunántúli-középhegységi brachiopoda diverzitási diagramokat összehasonlítva kitűnik, hogy – néhány kisebb eltéréstől eltekintve – a két görbe lefutása hasonló tendenciát mutat: a sinemuri, illetve plienschachi maximumtól a jura végéig lényegében folyamatos diverzitás csökkenés mutatható ki. Miután a két vizsgált terület üledékföldtani jellege – legalábbis a jura első felében – gyökeresen eltérő volt, a párhuzamos diverzitás változás nem a helyi üledékes környezetek közvetlen hatását tükrözi, hanem minden bizonnyal a mindkét területen jelentkező fokozatos tengermélyülésre vezethető vissza.



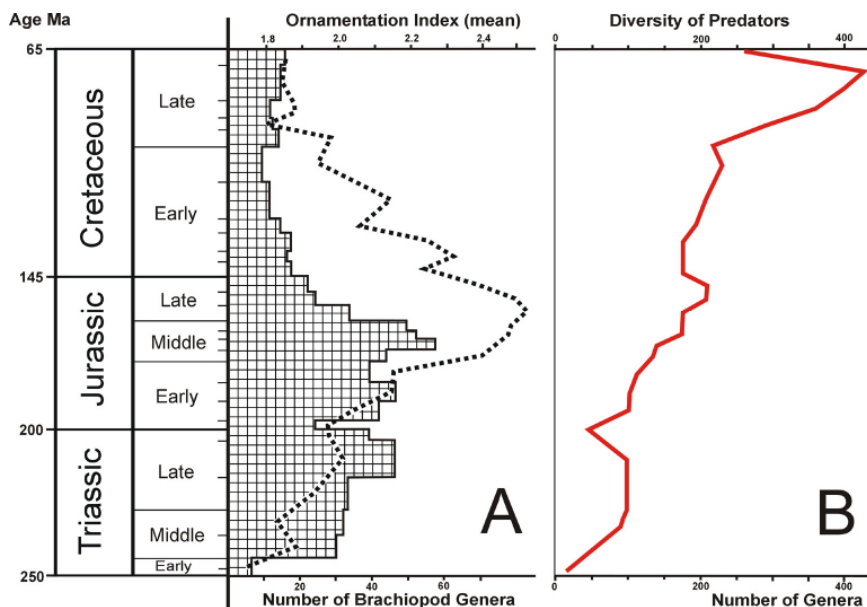
A Dunántúli-középhegység brachiopoda faunájáról készült tanulmányunkban (Vörös & Dulai 2007) egy másik fontos időbeli gradiensre hívtuk fel a figyelmet: a sima (bordázatlan) formák részarányának fokozatos növekedésére a jura második felében. Mint a mellékelt ábra mutatja, a bordázott fajok a bajóciban alárendeltté válnak, a titonra pedig teljesen eltűnnek. A mecseki faunákban nagyon hasonló trend ismerhető fel: a bordázott fajok száma a plienschachitól a titonig 12-ről 0-ra csökken, míg ugyanebben az intervallumban a sima fajok száma 6-ról csupán 5-re csökken. Ez a változás is összefüggésbe hozható a tengeraljzat fokozatos mélyülésével, ami egyúttal a brachiopoda törzs történetének egyik globális változását is tükrözi. Vörös (2005a) szerint a sima, többnyire szulkált brachiopodák a

mezozoikum során a bathyális környezethez jól adaptálódtak; itt túlélhették a biotikus kríziseket és a kedvezőbb időszakokban újra meghódíthatták a sekélyebb, főként intra-óceáni régiókat. A mélyebb vízi, bathyális és tápanyagban szegény környezethez való alkalmazkodás jó példái a késő-jurában, elsősorban a titonban gyakori *Pygopidaea* (AGER 1965, VOGEL 1966, MICHALIK 1996).

Azonban a brachiopodák díszítettségének csökkenése a jura második felében a sekélytengeri környezetekben is kimutatható, világszerte (Vörös 2005b). Ezt a tendenciát a „mezozoós tengeri forradalom” során fokozódó ragadozási tevékenység hatásaként értelmezhetjük. A biotikus környezeti nyomáshoz alkalmazkodva, a brachiopodák a jura első felében fokozatosan erősítették a héjaik díszítettségét, majd díszítettségük és ezzel párhuzamosan a diverzitásuk is csökkent. Ezt a – részleteiben még publikálatlan – eredményt mutatja be a kutatási zárójelentés utolsó esettanulmánya.

## 5. A brachiopodák díszítettsége és a mezozoós tengeri forradalom (Vörös A.)

A Vermeij (1977) által definiált „mezozoós tengeri forradalom” során a sekélytengeri közösségekben végbemenő alapvető változások egyike a durofág (héj-törő) és fúró ragadozó csoportok eszkalációja, azaz gyors diverzitás-növekedése. A tengeri ragadozók diverzitásának növekedését később részletesen dokumentálták és kvantitatív módon is kifejezték (McRoberts 2001, Leighton 2003); a mellékelt ábrán a Bambach (2002) által szerkesztett „ragadozási görbe” szerepel.



A ragadozás erősödésének hosszú távú következményeként a brachiopodák fokozatosan háttérbe szorultak a sekély tengeri bentonikus közösségekben belül. A folyamat részleteit a Rhynchonellida rend generikus diverzitásának és díszítettségének időbeli változását vizsgálva követhetjük nyomon. Globális, és egyenszilárdságú adatbázisként Mancenido (2000) munkáját és az „új Treatise”-t (Savage et al. 2002) használtuk, melyből a genusok morfológiája és időbeli elterjedésük egyértelműen kiolvasható. Négy díszítettségi kategória jelölhető ki: 1. sima, vagy kapillált, 2. bordázott, 3. erősen bordázott (a bordák amplitúdója a középprészen meghaladja a teknő hosszúságának 5%-át), és 4. tüskés. A mellékelt ábrán látható, hogy a rhynchonellid genusok száma a triász során növekszik, majd egy triász-végi kisebb csökkenés után, a bajóciban eléri a maximumát. A késő-jura hanyatlás és a kréta diverzitási minimum összhangban van a mezozoós tengeri forradalom modelljével. A díszítettség erősségének mértéke (átlagolt díszítettségi indexben kifejezve; az ábrán szaggatott vonal) még hangsúlyosabban mutatja ezt az időbeli változást: folyamatosan emelkedik a triásztól a jura közepéig, majd fokozatosan csökken a késő-jura és a kréta során. Mindezt úgy értelmezhetjük, hogy a rhynchonellid brachiopodák a jura közepéig fokozták adaptációs erőfeszítéseiket, és megpróbálták lépést tartani a durofág és fúró ragadozók tevékenységének eszkalációjával, majd a késő-jurában feladták a küzdelmet.

Ez a folyamat a „Red Queen” hipotézis, avagy a Van Valen szabály (Benton 1990) egyik példája. Eszerint, a koevolúció során progresszív változásokra van szükség ahhoz, hogy egy faj, vagy csoport megtarthassa a helyét a közösségen belül. Változás hiányában kihalás következhet be (Dietl & Kelley 2002, Aberhan et al. 2006). A rhynchonellid brachiopodák a jura közepéig növelték díszítettségük erősségét. Ezt követően diverzitásuk és részarányuk a sekélytengeri közösségekben csökkent; ma élő képviselőik mélyvíziek és csaknem kizárólag sima formák.

### Idézett irodalom

- Aberhan, M., Kiessling, W. & Fürsich, F. T. 2006: Testing the role of biological interactions in the evolution of mid-Mesozoic marine benthic ecosystems. – *Paleobiology*, 32 (2): 259-277.
- Ager, D. V. (1965): The adaptation of Mesozoic brachiopods to different environments. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 1: 143-172.
- Aigner, T. & Bachmann, G. H., 1992: Sequence-stratigraphic framework of the German Triassic. — *Sedimentary Geol.* 80, 115-135.
- Allasinaz, A. (1992): The Late Triassic-Hettangian bivalve turnover in Lombardy (Southern Alps). – *Riv. Ital. Pal. Strat.* 97, 431-454.
- Bambach, R. K. 2002: Supporting predators: changes in the global ecosystem inferred from changes in predator diversity. – In: Kowalewski, M. & Kelley, P. H. (Eds): *The fossil record of predation. The Paleontological Society Papers*, 8: 319-352.
- Benton, M. J. 1990: Red Queen hypothesis. – In: Briggs, E. G. & Crowther, P. R. (Eds): *Palaeobiology, a synthesis*. Blackwell, Oxford, pp. 119-124.
- Böckh J. (1874): A Bakony déli részének földtani viszonyai. – *Földt. Int. Évk.* 3, 1-180.
- Böckh J. (1881): Adatok a Mecsekhegység és dombvidéke jurakorbéli lerakódásainak ismeretéhez. II. Paleontológiai rész – *Értekezések a Természettudományok Köréből* 11, 9, 1-106.
- Broglio Loriga, C., Góczán, F., Haas, J., Lenner, K., Neri, C., Oravec Scheffer, A., Posenato, R., Szabó, I. & Tóth Makk, Á. 1990: The Lower Triassic sequences of the Dolomites (Italy) and Transdanubian Mid-Mountains (Hungary) and their correlation. – *Memorie di Scienze Geologiche*, Padova, 42: 41-103.
- Budai, T. & Vörös, A. (1992): Middle Triassic history of the Balaton Highland: extensional tectonics and basin evolution. – *Acta Geol. Hung.*, 35: 237-250.
- Campbell, K. A. & Bottjer, D. J. (1995): Brachiopods and chemosynthetic bivalves in Phanerozoic hydrothermal vent and cold seep environments. – *Geology*, 23 (4): 321-324.
- Császár G., Görög Á., Gyuricza Gy., Sieglné Farkas Á. és Sente I. (2007): A Vasasi Márga földtani, őslénytani és üledékföldtani jellegei a Zsibrik és Ófalu közötti területen. – *Földtani Közlöny* 137 (2), 193-225.
- Dietl, G. P. & Kelley, P. H. 2002: The fossil record of predator-prey arms races: coevolution and escalation hypotheses. – In: Kowalewski, M. & Kelley, P. H. (Eds): *The fossil record of predation. The Paleontological Society Papers*, 8: 353-374..
- Dulai, A. (2001): Diversification of Mediterranean Early Jurassic brachiopods after the end-Triassic mass extinction - new results from Hungary. – In: Brunton, H., Cocks, R. & Long, S. (Eds): *Brachiopods: Past and Present. A Systematics Association Special Volume*, pp. 411-423.
- Dulai A. (2002): A Dunántúli-középhegység hettangi és kora-szinemuri (kora-jura) brachiopoda faunája I. – *A Bakony Természettudományos Tanulmányozásának Eredményei* 26, 5-109.
- Dulai, A., Suba, Zs. & Szarka, A. (1992): Toarci (alsó jura) szervesanyagdús fekete pala a mecseki Réka-völgyben. – *Földtani Közlöny* 122/1, 67-87.
- Földi M. (1967): A Mecsek hegységi felsőszinemuri képződmények szintezési lehetősége. *MÁFI Évi Jel.* 1965-ről, 133-148.
- Főzy, I., Kázmér, M. & Sente, I. (1994): A unique Lower Tithonian fauna in the Gerecse Mts, Hungary. – *Palaeopelagos Special Publ.* 1, 155-165. Roma.

- Galácz, A. (1988): Tectonically controlled sedimentation in the Jurassic of the Bakony Mountains (Transdanubian Range, Hungary). – *Acta Geologica Hungarica*, 31: 313-328.
- Géczy, B. & Galácz, A. 1998: Bathonian ammonites from the classic Middle Jurassic locality of Villány, South Hungary. – *Revue de Paléobiologie*, 17 (2): 479-511.
- Géczy, B. 1998: Lower Pliensbachian ammonites of Villány (Hungary). – *Hantkeniana*, 2: 5-47.
- Haas J. & Budai T. (1999) – Triassic sequence stratigraphy of the Transdanubian Range, Hungary. – *Geologica Carpathica*, 50 (6): 459–475, Bratislava.
- Hallam, A. (1976): Stratigraphic distribution and ecology of European Jurassic bivalves. *Lethaia* 9(3), 245-259.
- Hallam, A. (2001): A review of the broad pattern of Jurassic sea-level changes and their possible causes in the light of current knowledge. – *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 167, 23–37.
- Jenkyns, H.C., 1988. The Early Toarcian (Jurassic) anoxic event: stratigraphic, sedimentary and geochemical evidence. *American Journal of Sciences*, 288: 101-151.
- Jenkyns, H. C., Géczy, B., & Marshall, J. D. (1991): Jurassic manganese carbonates of Europe and the Early Toarcian anoxic event. – *Journal of Geology* 99, 137-149.
- Leighton, L. R. 2003: Predation on brachiopods. – In: Kelley, P. H., Kowalewski, M. & Hansen, T. A. (Eds): *Predator-prey interactions in the fossil record*. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, pp. 215-237.
- McRoberts, C. A. 2001: Triassic bivalves and the initial Mesozoic marine revolution: the role for predators? – *Geology*, 29: 359-362.
- Manceñido, M. O. (2000): A systematic summary of the stratigraphic distribution of Jurassic Rhynchonellida genera (Brachiopoda). – *GeoResearch Forum* 6: 387-396.
- Michalík, J. (1996): Functional morphology – paleoecology of pygopid brachiopods from the western Carpathian Mesozoic. – In: Copper, P., Jin, J. , (Eds.): *Brachiopods*, Balkeema, Rotterdam, 175-178.
- Monari, S. (1994): I bivalvi giurassici dell'Appennino umbro-marchigiano. – *Studi Geologici Camerti volume speciale „Biostratigrafia dell'Italia centrale”*, 157-187.
- Pálfy, J. 2003: The Pelsonian brachiopod fauna of the Balaton Highland. – In: Vörös, A. (Ed.): *The Pelsonian Substage on the Balaton Highland (Middle Triassic, Hungary)* – *Geologica Hungarica*, series *Palaeontologica*, 55:
- Paull, C. K., Chanton, J. P., Neumann, A. C., Coston, J. A. & Martens, C. S. (1992): Indicators of methane-derived carbonates and chemosynthetic organic carbon deposits: examples from the Florida Escarpment. – *Palaios*, 7: 361-375.
- Raucsik B. & R. Varga A. (2003): A Kecskéhati Mészke Formáció mikrofáciése és képződési környezete. – *Földtani Közlöny* 133 (2), 287-290.
- Sandy, M. (1993): Mesozoic Brachiopods of Alpine Europe: Essay review. – *Földtani Közlöny*, 123 (4): 503-510.
- Savage, N. M., Manceñido, M. O., Owen, E. F., 2002: Order Rhynchonellida. In: Williams, A., Brunton, C. H. C., Carlson, S. J. et al. (Eds): *Treatise on Invertebrate Palaeontology. Part H, Brachiopoda (Revised), Volume 4, Rhynchonelliformea (part)*. – Geological Society of America and University of Kansas, Boulder, Colorado and Lawrence, Kansas, 807 p.
- Szabó I. (1972): Triász. – In: Deák M. (Ed.): *Magyarászó Magyarország 200.000-es földtani térképsorozatához. L-33-XXII, Veszprém*. MÁFI, Budapest, pp. 34–72.
- Szente I. (1992): Early Jurassic molluscs from the Mecsek Mountains, (S. Hungary). A preliminary study. *Annales Univ. Sci. Budapest., Sect. Geol.* 29, 325-343.

- Szente I. (2000): Kora jura csigák és kagylók a Mecsekből. A Mecseki Kőszén Formáció benthosz paleoökológiája. Doktori értekezés, 150 p. (kézirat)
- Szente, I. & Vörös, A. 2003: The Pelsonian *Bivalvia* fauna of the Balaton Highland. – In: Vörös, A. (Ed.): The Pelsonian Substage on the Balaton Highland (Middle Triassic, Hungary) – *Geologica Hungarica*, series *Palaeontologica*, 55: 123-137.
- Szente, I. (1995a): *Bivalvia* from the Bathonian (Middle Jurassic) of the Mecsek Mts, Hungary. – *Annales Univ. Sci. Budapest., Sect. Geol.* 30, 93-109 & 221-224.
- Szente, I. (1995b): Bivalves from a Middle Jurassic submarine high (Bajocian, Som Hill, Bakony Mts, Hungary). – *Hantkeniana* 1, 59-66 & 171, 1 fig., 1 pl., Budapest.
- Szente, I. (1996a): Bivalve ecology in the Pliensbachian (Lower Jurassic) of the Bakony Mts. (Hungary). Description of a new species of *Eopecten*. – *Fragmenta Mineralogica et Palaeontologica* 18, 19-29, Budapest.
- Szente, I. (1996b): Bivalve assemblages from the Austrian and Hungarian Hierlatzkalk (Lower Jurassic): a comparison. – In: Dudich, E. & Lobitzer, H. (eds.): *Advances in Austrian-Hungarian Joint Geological Research*, 137-145.
- Szente, I. (1998): Early Jurassic bivalves from the Gerecse Mts. and Tata. – *Földtani Közlöny* 128(2-3), 223-235.
- Szente, I. (2003): Late Jurassic and Early Cretaceous bivalve assemblages from Transdanubia (Hungary). – *Földtani Közlöny* 133(4), 477-499.
- Vadász E. (1935): A Mecsekhegység. Magyar Tájak Földtani Leírása 1. 180+ xxv p. Budapest.
- Varga A., Raucsik B., Hámorné Vidó M. & Rostás Á. 2007: Az Óbányai Aleurolit Formáció fekete palájának izotópgeokémiai és szénhidrogén-genetikai jellemzése. – *Földtani Közlöny*, 137 (4): 449-472.
- Vermeij, G. J. 1977: The Mesozoic marine revolution: evidence from snails, predators and grazers. – *Paleobiology*, 3: 245-258.
- Vogel, M. (1966): Eine funktionsmorphologische Studie an der Brachiopodengattung *Pygope* (Malm bis Unterkreide). – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 125: 423-442.
- Vörös, A. 1971: Lower and Middle Jurassic bivalves of the Villány Mountains. – *Annales Universitatis Scientiarum Budapestinensis de Rolando Eötvös nominatae, Sectio Geologica*, 14: 167-208.
- Vörös A. 1972: A Villányi hegység alsó és középső jura képződményeinek üledékföldtani vizsgálata. – *Földtani Közlöny*, 102 (1): 12-28.
- Vörös A. 1990: Villányi-hegység, Villány, Templom-hegy, felső-kőfejtő. – In: Magyarország geológiai alapszelvényei, MÁFI, Budapest, 5 old.
- Vörös, A. (1991): Hierlatzkalk – a peculiar Austro-Hungarian Jurassic facies. – In: Lobitzer, H. & Császár, G. (Eds.): *Jubiläumsschrift 20 Jahre Geologische Zusammenarbeit Österreich - Ungarn*. Wien, pp. 145-154.
- Vörös A. 1993: Jurassic microplate movements and brachiopod migrations in the western part of the Tethys. – *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 100, 125-145.
- Vörös A. (1995): Extinctions and survivals in a Mediterranean Early Jurassic brachiopod fauna (Bakony Mts, Hungary). - *Géczy Jubilee Volume, Hantkeniana* 1: 145-154.
- Vörös A. 1997: Magyarország jura brachiopodái. Faunafejlődés és paleobiogeográfia a Tethys nyugati részén. – *Studia Naturalia*, 11: 1-110.
- Vörös A. 1998: A Balaton-felvidék triász ammonoideái és biosztratigráfiája (Triassic ammonoids and biostratigraphy of the Balaton Highland). - *Studia Naturalia*, 12: 1-104.



- Vörös, A. 2003: The Pelsonian ammonoid fauna of the Balaton Highland. – In: Vörös, A. (Ed.): The Pelsonian Substage on the Balaton Highland (Middle Triassic, Hungary) – *Geologica Hungarica*, series *Palaeontologica*, 55: 71-121.
- Vörös, A. (2005a): The smooth brachiopods of the Mediterranean Jurassic: Refugees or invaders? – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 223: 222-242.
- Vörös, A. (2005b): Brachiopod ornamentation and the Mesozoic marine revolution: a temporal predation gradient? – In: Harper, D. A. T., Long, S. L. & McCorry, M. (Eds.): Abstracts. Fifth International Brachiopod Congress (Copenhagen), p. 30.
- Vörös, A. 2006: Facies analysis and structural evolution [of the] Tisza terrane. – In: Horváth, F. & Galácz, A. (eds): The Carpathian-Pannonian Region. A review of Mesozoic-Cenozoic stratigraphy and tectonics. – *Geologica Pannonica Special Publication* 1, 425-431, Hantken Press, Budapest, 624 p.
- Vörös, A. & Budai, T. (2003): Pelsonian basin evolution of the Balaton Highland. – In: Vörös, A. (Ed.): The Pelsonian Substage on the Balaton Highland (Middle Triassic, Hungary) – *Geologica Hungarica*, series *Palaeontologica*, 55: 45-46.
- Vörös, A. & Dulai, A. (2007): Jurassic brachiopods of the Transdanubian Range (Hungary): stratigraphical distribution and diversity changes. – *Fragmenta Palaeontologica Hungarica*, 24-25: 51-68.
- Vörös, A. & Galácz, A. (1998): Jurassic paleogeography of the Transdanubian Range (Hungary). – *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 104, 1: 69-84.
- Vörös, A. & Pálffy, J. (1989): The Anisian/Ladinian boundary in the Vászoly section (Balaton Highland, Hungary). – *Fragm. Min. et Pal.*, 14, 17-27.