

**Bakonyi dinoszauruszok és más hazai mezozóos gerincesek a Magyar Természettudományi Múzeum gyűjteményében – az elmúlt évek világhírű felfedezései**

MAKÁDI L.<sup>1,2,3\*</sup>, RABI M.<sup>3,4,5</sup>, CSENGÓDI D.<sup>6</sup>, SZENTESI Z.<sup>2</sup> & ÖSI A.<sup>5</sup>

<sup>1</sup>Magyar Földtani és Geofizikai Intézet, Földtani és Geofizikai Gyűjteményi Főosztály  
H-1143 Budapest, Stefánia út 14

<sup>2</sup>Magyar Természettudományi Múzeum, Őslénytani és Földtani Tár, H-1083 Budapest, Ludovika tér 2  
E-mail: iharkutia@yahoo.com

<sup>3</sup>ELTE TTK, Őslénytani Tanszék, H-1117 Budapest, Pázmány Péter sétány 1/c  
E-mail: iharkutia@yahoo.com, iszkenderun@gmail.com

<sup>4</sup>Institut für Geowissenschaften, Universität Tübingen, D-72076 Tübingen, Sigwartstrasse 10  
Deutschland. E-mail: iszkenderun@gmail.com

<sup>5</sup>MTA–ELTE Lendület Dinoszaurusz Kutatócsoport, H-1117 Budapest, Pázmány Péter sétány 1/c  
E-mail: iszkenderun@gmail.com, hungaros@gmail.com

<sup>6</sup>ELTE TTK Általános és Alkalmazott Földtani Tanszék, H-1117 Budapest, Pázmány Péter sétány 1/c  
E-mail: cs.dorcsi@gmail.com

**Abstract** – The Late Cretaceous continental locality at Iharkút is the first systematically collected vertebrate locality in the Mesozoic of Hungary. Studies have revealed a diverse, 85 million years old fauna consisting of 35 species. Though the majority of the faunal elements is identical to those of other European localities of similar age, at genus or species level there are significant differences. Some of them are known only from the Iharkút locality, their type material is deposited in the Hungarian Natural History Museum.

Among these faunal elements, there are ones, which exhibit primitive characters, but are 30–40 million years younger than their closest relatives. The abundance of new and specialised forms and the presence of primitive taxa suggest that the Iharkút area was isolated in some terms in the western Tethyan Archipelago during the Santonian.

The Triassic outcrop at the Templom Hill in Villány is the second systematically collectable Mesozoic vertebrate locality in Hungary. As a result of recent excavations, hundreds of Triassic vertebrate specimens were added to the collection of the Hungarian Natural History Museum. These finds might have an important role in the dating and the paleoenvironmental interpretation of the Mészhegy Sandstone Formation. With 28 figures and 1 table.

**Key words** – Csehbánya Formation, Iharkút, Late Cretaceous, Mészhegy Sandstone Formation, reptiles, Templomhegy Dolomite Member, Triassic, vertebrates, Villány Mts

---

\* Kapcsolattartó szerző

## BEVEZETÉS

Az iharkúti késő-kréta gerinceslelőhely felfedezése előtt a hazai mezozoikumból csak egy-két szórványleletet ismertünk. Az egykori iharkúti bauxitbánya az első szisztematikusan gyűjthető gerinceslelőhely hazánk területén. Az elmúlt 13 év kutatásai révén rendkívül változatos és sok tekintetben egyedi gerinces élővilágot ismerhettünk meg, mely a santoni idején, körülbelül 85 millió évvel ezelőtt élt a későbbi Dunántúli-középhegység területén. Mára összesen kilenc részleges *Hungarosaurus*-csontváz és több ezer, különböző gerincesfajoktól származó izolált csont és fog került napvilágra a mintegy 600 m<sup>2</sup> feltárt területről, illetve az iszapolások maradványából. Az évente előkerülő 500–700 csontlelet elegendő munkát ad az Iharkúti Kutatási Programban résztvevő kollégáknak a következő ásatásig arra, hogy azt feldolgozzák és publikálják. Ezek a kutatások az Eötvös Loránd Tudományegyetem (ELTE) Őslénytani Tanszékén kezdődtek 2000-ben, később pedig a Magyar Természettudományi Múzeum (MTM) Őslénytani és Földtani Tárában, továbbá az MTA-ELTE Lendület Program keretén belül az ELTE Általános és Alkalmazott Földtani Tanszékén folytatódtak.

Az iharkúti gerinceslelőhely 2009-ig a Bakonyi Bauxitbánya Kft. tulajdonában volt. A rekultivációs munkálatok döntő részének elvégzése után a terület az újonnan alakult Bakonyi Dino Park Kft. tulajdonába került. A Dino Park Kft.-vel kötött megállapodás alapján a területen folyó kutatásokat továbbra is az MTM, a Magyar Tudományos Akadémia és az Eötvös Loránd Tudományegyetem keretében működő Iharkúti Kutatási Program munkatársai végzik. Az Iharkútról előkerülő gerincesleletek az MTM Őslénytani és Földtani Tárának gyűjteményébe kerültek és kerülnek a jövőben is.

A Villányi-hegység 2012-ben került az iharkúti kutatócsoport figyelmének középpontjába. A templom-hegyi kőfejtőtől körülbelül 200 méterre nyugatra, a szomszédos Somssich-hegyen 2011 óta épülő pálinkafőzde és borászati üzem alapgyödreiben a templom-hegyi régi siklóbevágásból ismert triász formációk kerültek a felszínre. Pozsgai Emília, a siklóbevágás és az építkezés területén kutató geológus figyelt fel a területen néhány fogra, csigolyára és végtagelemre. 2012 tavaszán kezdődtek az első többnapos gyűjtések, melyek eredményeként több száz triász időszerű tengeri gerinces (porcos- és csontoshalak, Placodontiák, nothosauruszok és lehetséges Archosauromorphák maradványa került elő. Így a késő-kréta iharkúti lelőhely után a villányi feltárás nyújthatja a második, szisztematikusan gyűjthető mezozoos gerincesfosszília-együttest Magyarországon. Az építési terület tulajdonosával született megegyezés szerint a rendszeres gyűjtések a jövőben is lehetségesek. Az iharkúti gerincesekhez hasonlóan ezek a leletek is az MTM Őslénytani és Földtani Tárának gyűjteményét gazdagítják.

Ebben a tanulmányban röviden összefoglaljuk az iharkúti és a villányi lelőhelyek eddig előkerült faunáját, valamint az innen leírt új taxonoknak az MTM gyűjteményében szereplő típusanyagát és fontosabb leleteit.

## VIZSGÁLT ANYAG ÉS MÓDSZEREK

Az iharkúti leletegyüttest néhány összetartozó csontváz mellett döntően izolált csontok és fogak alkotják, melyek száma mára elérte a több ezret. A csonttartalómű rétegek a Csehbányai Formációban találhatóak, az egykori Iharkút település határában fekvő Németszánya II. és III. lencsék területén. A formáció rétegsora az iharkúti területen uralkodóan finomszemcsés, paleotalajszintekben gazdag ártéri képződményekből (kőzetliszt, agyag) áll és ciklusos felépítésű. A maradványok döntő többsége (körülbelül 80%-a) a ciklusok alján található bázisbreccsa típusú rétegből ("bonebed") került elő. A legtöbb leletet ennek a rétegnek a fejtése és kézzel (vagy kézi eszközökkel) történő aprózása és átnézése során találtuk. Emellett igen sok kisebb csontmaradvány, fog, halpikkely került elő a soktonnányi kőzet iszapolása révén is. Az iszapolások a bázisbreccsa szabad szemmel történő átnézése után keletkezett maradékból, valamint más rétegekből (pl. Szál-7 lelőhely nagy szervesanyag-tartalmú fekete rétege, paleotalajok) gyűjtött anyagból végeztük (ŐSI & MINDSZENTY 2009, ŐSI *et al.* 2012b, BOTFALVAI *et al.* 2015).

A korábbi gyakorlattól eltérően 2013-tól új módszerrel zajlott a gyűjtés a legfontosabb (Szál-6) lelőhelyen, melynek során négyzetrácsban dolgozva, csonttérképen rögzítettük minden csontnak az *in situ* 3D koordinátáit, illetve az irányítottágát referenciapontok, lézeres távmérő és iránytű segítségével, majd a csontokat megszámozva csomagoltuk el. Tapasztalataink szerint az új módszer alig csökkentette a háromhetes ásatás során előkerült csontok számát a korábbi évekhez képest, viszont lehetővé teszi, hogy az újabb, átfogóbb tafonómiai vizsgálatokhoz elegendő adatot gyűjtsünk.

Az Iharkúton eddig talált egyik páncélos dinoszaurusz (*Hungarosaurus tormai*) részleges csontvázain kívül minden csont- és fogmaradvány izolált leletként került elő. A csontok döntően fekete vagy sötétbarna színűek és piritesek, de a paleotalajrétegekből ritkán előkerülő csontok fehéres, rózsaszínes árnyalatúak.

Az iharkúti leletekhez hasonlóan a Villányból előkerült triász gerincesek is izolált maradványok. A nagyobb csontok itt is a kőzetek kézi fejtése és átvizsgálása során kerültek elő (főként az építkezés területéről), míg a legtöbb fogat és apróbb csontmaradványt a klasszikus templom-hegyi siklóbevágás négy különböző rétegéből gyűjtöttük nagy mennyiségű (körülbelül 1,5 tonna) kőzet iszapolásával. Az építkezés területén a középső-triász Templomhegyi Dolomit Tagozat rétegeiből számos csontmaradvány, illetve rengeteg azonosíthatatlan csonttöredék került elő. Az egyik legértékesebb lelet egy *Nothosaurus* fogakkal együtt megőrződött, töredékes

alsó állkapcsa (VER 2013.1.). Gyakoriak a *Nothosaurus*-csigolyák, illetve a nagyméretű, olykor négy centimétert is elérő Placodontia-fogak. A klasszikus villányi siklóbevágás feltárásában a felső-triász Mészhegyi Homokkő Formáció legutolsó, zöldesszürkés homokkőrétege bizonyult a leggazdagabbnak, ebből több száz izolált fog- és csonttöredék származik (a kiiszapolt gerinces anyag körülbelül 90%-a). Az erre eróziós diszkordanciával települő alsó-jura (pliensbachi) Somssichhegyi Mészhegyi Formáció legelső, durva szemű homokkőrétegeiből halfogak mellett több száz áthalmozott Sauropterygia-fog és csontmaradvány került elő. Az együttes jó része azonban a közel 40 millió évvel idősebb, triász időszak rétegekből halmozódott át. A villányi triász gerincesleletek legtöbbször töredékesek, rossz megtartásúak, oxidáltak, rózsaszín, lilás vagy fehér színűek, és nem nyújtanak taxonómiai információt. A csontok, és különösen a fogak legalább 30%-a azonban besorolható valamilyen genusba vagy magasabb rendszertani kategóriába (ÓSI *et al.* 2013).

A begyűjtött leletek preparálását az iharkúti anyag esetében korábban az ELTE Őslénytani Tanszékén, később mind az iharkúti, mind a villányi lelőhely esetében az MTM Őslénytani és Földtani Tárának laboratóriumában fejeztük be. Ennek során a befogadó kőzetet a lelet minden részéről eltávolítottuk preparálótűk, elektromos preparáló eszközök (vibro-tool) és néha 10%-os ecetsav segítségével. Az újonnan kipreparált csontfelszíneket – ha szükséges volt – megragasztottuk, és végül a teljes lelet minden felszínét polivinil-butirál (PVB) vagy más, visszaoldható anyag segítségével bekentük. Ezzel lehet megakadályozni a csontokban igen gyakran nagy mennyiségben található pirit oxidációját, mely kénesavat képezve tönkretelheti a leleteket. Szükség esetén (főként a villányi leletek esetében) természetesen már a lelőhelyen is végeztünk konzerválást és ragasztást a biztonságos begyűjtéshez.

Az iszapolások során a begyűjtött nagy mennyiségű kőzetet mindkét lelőhelyen erős ponyvákra terítettük ki, majd kiszáradásuk után lavórokban vízbe áztattuk. A kőzetek szétázása után szitasoron (2 mm, 1 mm és 0,5 mm lyukméret) robbanómotoros szivattyú segítségével átmostuk a rendelkezésre álló vízforrásnál. A megszáritott, bezacskozott és felcímkézett iszapolási maradékot a laboratóriumban sztereo-mikroszkóppal átvizsgáltuk, majd kiválogattuk a csont- és fogmaradványokat.

## AZ IHARKÚTI KÉSŐ-KRÉTA SZÁRAZFÖLDI LELŐHELY GERINCES-FAUNÁJA

### Osteichthyes Pycnodontiformes indet.

Az alapvetően tengeri, kihalt Pycnodontiformes rendbe sorolható iharkúti halmaradványok között egy vomer, több tucat prearticulare és több száz izolált

fog található. Az eddigi vizsgálatok alapján a hazai Pycnodontiformes leletek a *Coelodus* genus maradványaihoz hasonlítanak leginkább, bár a prearticulare-leletek alapján két morfortípus különíthető el. A masszív állkapcsaikban több sorban ülő, babszem alakú fogaik kiválóan alkalmasak voltak arra, hogy a kemény vázú állatokat (kagylók, csigák) feltörjék. Számos Iharkútról előkerült példánynál megfigyelhető, hogy a fogak erősen (sokszor a fogak alapjáig) lekoptak, ami a fogak intenzív használatára utal (GULYÁS 2008, 2009).

*Atractosteus* sp.

A kajmánhalak (Lepisosteiformes) ma is élő rendjét állkapocstörédék, fogak, csigolyák és pikkelyek képviselik Iharkúton, melyek közül leggyakrabban fogak kerülnek elő. Ezek jellegzetes alakúak: kúposak, koronájuk csúcsa lándzsahegyszerű, basalis része pedig hosszanti barázdákkal díszített. Az ilyen lándzsahegyű fogak a máig élő *Atractosteus* genusra jellemzők, melynek maradványai több európai kréta lelőhelyről is ismertek. A fogak mellett előkerültek Iharkútról rövid, enyhén opisthocoel csigolyák és fényes, fekete, rombusz alakú, ganoid pikkelyek is (GULYÁS 2009).

Amphibia

cf. *Albanerpeton* sp. A

Bár az anyag töredékes, mégis diagnosztikus az *Albanerpetontidae* családra nézve. Két nyilvánvaló autapomorfiát mutat: (1) a symphysialis villák megléte, (2) a labiolingualisan tricuspid, pleurodont fog. Számos bélyeg az *Albanerpeton* nemre utal a premaxillán is, mint például a csont méretéhez képest kisméretű foramen suprapalatalis, mely viszonylag alacsonyan van a dorsalis részhez képest, és lingualis irányban megnyúlt, valamint a dentalékon a zárt Meckel-csatorna (VENCZEL & GARDNER 2005).

cf. *Albanerpeton* sp. B

Ez a jobb dentale morfológiailag megegyezik a cf. *Albanerpeton* sp. A esetében említettekkel (zárt Meckel-csatorna, labiolingualisan tricuspid fogak stb.), de körülbelül négyszer nagyobb méretű azoknál, és nagyobb az *Albanerpetontidae* családba tartozó minden más eddig leírt fajnál (SZENTESI *et al.* 2013).

Az iharkúti ősgerinces-lelőhelyről előkerült albanerpetontidák a legidősebb ismert leletek az európai késő-krétában.

*Bakonybatrachus fedori* Szentesi et Venczel, 2012  
(1. ábra)

A *Bakonybatrachus fedori* kisméretű béka, melynek testhossza az ESTEBAN *et al.* (1995) által kidolgozott módszer szerint körülbelül 25–30 mm lehetett. A Gobiatinae, az Alytinae és a Bombinatorinae alcsaládok, valamint a *Callobatrachus* (Discoglossidae) és az incertae sedis *Yizhoubatrachus* és *Hatzegobatrachus* genusok fajaitól a jól fejlett csípőtaréja alapján különíthető el (EVANS *et al.* 2003, VENCZEL & CSIKI 2003). A Discoglossinae-tól és néhány *Discoglossus*-fajtól a dorsolateralis irányban kivastagodó és ellaposodó csípőtövisben különbözik, melyet laterálisan sekély barázda vesz körbe és alacsonyabb a csípőtaréjnál. A *Discoglossus*-tól ezen kívül a sokkal erőteljesebb supraacetabularis és a kisebb preacetabularis régiókban is különbözik (EVANS *et al.* 2003, SZENTESI & VENCZEL 2012).

*Hungarobatrachus szukacsi* Szentesi et Venczel, 2010  
(2. ábra)

Közepes méretű béka, melynek testhossza ESTEBAN *et al.* (1995) módszere szerint körülbelül 50–60 mm lehetett. Az összes többi Anurától megkülönbözteti az igen erőteljes, nagyon magas, laterálisan bordákkal és barázdákkal díszített csípőtaréj (körülbelül 2,5-ször magasabb a vexillumnál), az igen erőteljes interiliaris tuberculum, amely a preacetabularis régióra is kiterjed. A *Hungarobatrachus* erőteljes csípőtaréja az igen magas tuber superiussal párosulva a jól ugró békákra jellemző (PŘIKRYL *et al.* 2009), míg a csontos kitöltésként megjelenő interiliaris tuberculum a jól úszó békák jellemzője (TRUEB & HANKEN 1992, ROČEK & WUTTKE 2010). A *Hungarobatrachus szukacsi* a legidősebb ismert Neobatrachia lelet az európai kontinensen (SZENTESI & VENCZEL 2010).

Pelobatidae gen. et sp. indet.

Ismertek még az eddigiektől különböző békamaradványok is, melyek valószínűleg a Pelobatidae családhoz sorolhatók, ezek feldolgozása folyamatban van (SZENTESI előkészületben).

Testudines  
Dortokidae gen. et sp. indet.

A dortokida teknősök csak jellegzetes páncélelemeik alapján ismertek a lelőhelyről. A Dortokidae egy rejtélyes kihalt csoport, melynek pozíciója a teknősök családfáján egyelőre csak kevéssé tisztázott, és sajnos az összes fajuk csak a páncél alapján ismert. A nyakfordító teknősök (Pleurodira) közé tartoztak, de hogy mi-

lyen viszonyban álltak a ma élő csoportokkal vagy a kihalt Bothremydidae család tagjaival (köztük az iharkúti *Foxemys trabanti*-val), az máig tisztázatlan. A csoport Európában endemikus, Iharkúton kívül eddig Románia, Franciaország és Spanyolország késő-kréta lelőhelyeiről került elő (LAPPARENT DE BROIN & MURELAGA 1999, RABI *et al.* 2013). A mai Románia területén egy fejlődési ág túlélte a legtöbb dinoszaurusszal is végző tömeges kréta végi kihalást, és egészen az eocénig fennmaradt (VREMIR 2013). Az iharkúti faj az előzetes vizsgálatok alapján nagyon hasonlít a geológiai értelemben fiatalabb romániai fajra, és távolabbi rokonságban áll a nyugat-európai fajokkal.

*Foxemys trabanti* Rabi, Tong et Botfalvai, 2012  
(3. ábra)

A Bothremydidae családba tartozó *Foxemys trabanti* anatómiája elég jól ismert, több koponya (pl. a holotípus), alsó állkapocs, részleges páncélok, végtagcsontok és csigolyák alapján. Viszonylag nagyméretű (70–80 cm hosszú) vízi teknős volt, nehéz páncélzattal és széles rágófelületekkel, ami arra utal, hogy főleg kemény héjú táplálékot fogyasztott (pl. csigákat, kagylókat, rákokat). A *F. trabanti* a nyakfordító teknősök (Pleurodira) alrendjének tagja volt, ahová olyan – az egykori Gondwana szuperkontinens dél-amerikai részéről származó – fajok tartoznak, melyek oldalirányba hajlítva húzzák fejüket a páncél alá, nem pedig a test hossz tengelye mentén. A *Foxemys* legközelebbi rokonai, a bothremydidák mára kihaltak, de néhány távolabbi rokon a mai napig fennmaradt Dél-Amerika északi felén és Madagaszkáron. A Bothremydidae család elterjedési területe azonban jóval nagyobb volt, és a kréta során magában foglalta Észak-Amerikát, Afrikát, Madagaszkárt, Indiát és Európát is (GAFFNEY *et al.* 2006). A *F. trabanti* egy délről, feltehetően Észak-Afrikából bevándorló faj képvisel az iharkúti faunában. Hasonló teknősöket ismerünk még Franciaország és Spanyolország fiatalabb rétegeiből, de a *Foxemys trabanti* az iharkúti fauna endemikus eleme volt (RABI *et al.* 2012, 2013).

*Kallokibotion* sp.

Ez a rejtélyes teknős erősen alulreprezentált a faunában és csak néhány páncélelem alapján ismert. A morfológiailag primitív *Kallokibotion* egy ősi, kora-jura fejlődési vonal kései túlélője (NOPCSA 1923, GAFFNEY & MEYLAN 1992, STERLI & DE LA FUENTE 2013). A késő-krétában tehát már jócskán „élő kövületnek” számított a kortársaihoz képest. A *Kallokibotion* egyetlen elfogadott faja, a *K. bajazidi* Nopcsa, 1923 viszonylag jól ismert Erdély felső-krétájából, és nehéz, enyhén domború páncéllal, hajlott, erős végtagokkal és magas, sisakszerű koponyával jellemezhető (GAFFNEY & MEYLAN 1992, RABI *et al.* 2013). Nyilvánvalóan

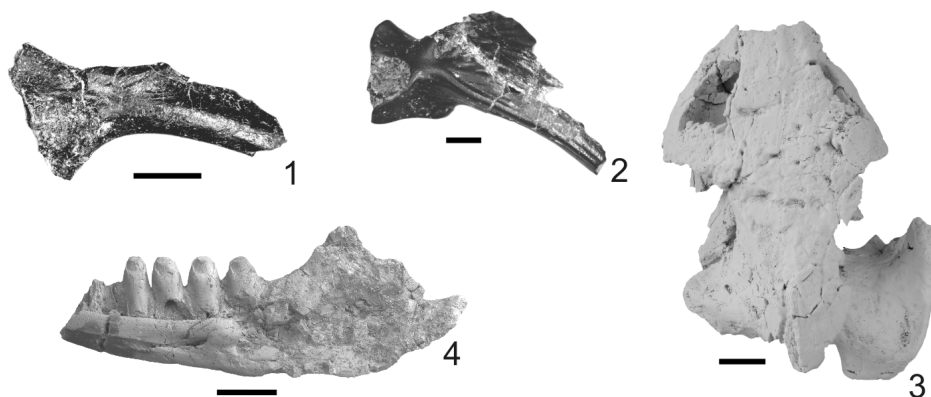
nem tudta egy modern teknős módjára behúzni a fejét, de valamiféle oldalirányú nyakrejtésre talán képes volt. Felépítése alapján inkább szárazföldi életmódot folytathatott. Töredékes maradványai Ausztria felső-krétájából (campani) is ismertek (RABI *et al.* 2013).

### Squamata

#### *Pelsochamops infrequens* Makádi, 2013

(4. ábra)

Mindössze egy részleges jobb állkapocsból és két dentale-töredékből ismert ez a faj. A hordó alakú fogak, melyeknek mesialis és distalis gerincek által határolt kúpszerű koronája van, a fogak ritkás elhelyezkedése, illetve a Polyglyphanodontinae transversalisan kiszélesedő koronáinak hiánya jellemző a Chamopsiidae családra. A klád más tagjaival összehasonlítva kiderült, hogy a maradványok különböznek a korábban ismert genusoktól, így *Pelsochamops infrequens* néven, új genusként és új fajként írtuk le, a család Észak-Amerikán kívüli előfordulásának első bizonyítékaként (MAKÁDI 2013b).



1–4. ábra. Az iharkúti késő-kréta szárazföldi gerinceslelőhelyről leírt új kétéltű-, teknős- és Squamata-fajok holotípusai. 1 = *Bakonybatrachus fedori* Szentesi et Venczel, 2012 jobb ilium (V 2010.283.1.), lateralis nézet, méretarány 2 mm. 2 = *Hungarobatrachus szukacsi* Szentesi et Venczel, 2010 jobb ilium (V 2008.16.1.), lateralis nézet, méretarány 2 mm. 3 = *Foxemys trabanti* Rabi, Tong et Botfalvai, 2012 koponya (V 2010.86.1.), dorsalis nézet, méretarány 1 cm. 4 = *Pelsochamops infrequens* Makádi, 2013 részleges jobb mandibula (2006.106.1.), medialis nézet, méretarány 1 mm

**Figs 1–4.** Holotypes of new amphibian, turtle and squamate species described from the Iharkút Late Cretaceous continental vertebrate locality. 1 = *Bakonybatrachus fedori* Szentesi et Venczel, 2012 right ilium (V 2010.283.1.), lateral view, scale 2 mm. 2 = *Hungarobatrachus szukacsi* Szentesi et Venczel, 2010 right ilium (V 2008.16.1.), lateral view, scale 2 mm. 3 = *Foxemys trabanti* Rabi, Tong et Botfalvai, 2012 skull (V 2010.86.1.), dorsal view, scale 1 cm. 4 = *Pelsochamops infrequens* Makádi, 2013 partial right mandible (2006.106.1.), medial view, scale 1 mm



*Bicuspidon* aff. *hatzeiensis* Folie et Codrea, 2005

A leggyakoribb Scincomorpha az iharkúti lelőhelyen az Erdélyből leírt, Polyglyphanodontinae alcsaládba tartozó *B. hatzeiensis*hez (FOLIE & CODREA 2005) hasonló *B. aff. hatzeiensis*. Az előbbitől annyiban különbözik, hogy egy kisméretű, leghátsó monocuspid fog is található az előtte levő nagy, egykúpú fog mögött. Mivel az erdélyi *Bicuspidon* fogsorának distalis vége nem ismert, lehetséges, hogy annak is volt ilyen kisméretű utolsó foga. Emiatt nem zárható ki sem az, hogy mindkét lelőhelyen ugyanaz a faj élt, sem pedig az, hogy az iharkúti példányok új fajt képviselnek. Ezt a kérdést csak újabb leletek segíthetnek majd eldönteni (MAKÁDI 2006).

*Distortodon rhomboideus* Makádi, 2013

(5. ábra)

Szintén a Polyglyphanodontinae alcsaládba tartozik ez a *Bicuspidon*-fajokkal valószínűleg közeli rokon faj, amely egy maxilla és két részleges dentale alapján ismert. Legfontosabb egyedi bélyege, hogy fogain a labialis kúp a lingualis kúphoz képest distalis irányban eltolva helyezkedik el, ennek köszönhetően a fogak occlusalis nézetben rombusz alakúak. Emellett a lingualis kúpok mesiodistalis irányban kiszélesedők, így a koronák labialis nézetben háromkúpúnak látszanak, és a kiszélesedés miatt a fogkoronák legtöbbször össze is érnek. A leghátsó fog a maxillán egy, még a *B. aff. hatzeiensis*énél is kisebb méretű fog. Az előtte levő nagy, egykúpú fog (mely a dentalékon az utolsó foghelyen található) azonban nem egyszerű kúpszerű, hanem erős cingulum található a főkúp körül (MAKÁDI 2013a).

*Chromatogenys tiliquoides* Makádi et Nydam, 2015

(6. ábra)

Az egyetlen ismert, részleges alsó állkapcsón több csoport, pl. a Scincidae, a Cordylidae és a Contogeniidae jellegzetességei figyelhetők meg, így kevert bélyegei miatt nem sorolható be ezek közül egyik kládba sem. Nem zárható ki, hogy a Scincomorphán belül egy korábban ismeretlen csoporthoz tartozik. A fogazat vizsgálata során bebizonyosodott, hogy az állat részben durofág táplálkozást folytatott, és recens analógiák alapján puhatestűeket, rovarokat, tojásokat, de akár magvakat (gyümölcsöket) is fogyasztott (MAKÁDI & NYDAM 2015).

## Scincomorpha indet. A, B és C; Lacertilia indet. A és B

A fentebb említett és már leírt Scincomorpha-fajok mellett dentalék alapján ismert a lelőhelyről több (legalább három) más, de szintén ebbe az alrendébe tartozó, illetve további két eddig azonosítatlan gyík is, ezek vizsgálata még folyamatban van.

*Pannoniasaurus inexpectatus* Makádi, Caldwell et Ósi, 2012  
(7. ábra)

A lelőhelyen a leletek számát tekintve az Anguimorpha infraordo a leggyakoribb, azonban ezek a maradványok nagy valószínűséggel mind az első ismert édesvízi moszaszauruszhoz, a *Pannoniasaurus inexpectatus*-hoz sorolhatók. A fajt az iharkúti leletanyagban több száz csont (koponya- és alsó állkapocselemek, csigolyák, bordák, függesztőövelemek és végtagcsonttörödékek) képviseli. A *Pannoniasaurus* jelentősége a máig egyedülálló édesvízi életmódja mellett abban rejlik, hogy felfedezésével szükséges lett a *Pannoniasaurus*-t és a *Tethysaurus*-t (és esetleg más nemeket is) magába foglaló, új Tethysaurinae alcsalád elkülönítése (MAKÁDI *et al.* 2012).

Crocodyliformes

*Doratodon carcharidens* Bunzel, 1871

Néhány törékeny koponya- és alsó állkapocselem, továbbá fogak sorolhatók ehhez a fajhoz. A fogak erősen emlékeztetnek a húsevő Theropoda di-



5–7. ábra. Az iharkúti késő-kréta szárazföldi gerinceslelőhelyről leírt új Squamata-fajok holotípusai (folytatás). 5 = *Distortodon rhomboideus* Makádi, 2013 töredékes jobb maxilla (PAL 2012.31.1.), medialis nézet, méretarány 1 mm. 6 = *Chromatogenys tiliquoides* Makádi et Nydam, 2015, részleges jobb mandibula (V 2010.129.1.), medialis nézet, méretarány 2 mm. 7 = *Pannoniasaurus inexpectatus* Makádi, Caldwell et Ósi, 2012 jobb quadratum (2011.43.1.), lateralis nézet, méretarány 1 cm  
**Figs 5–7.** Holotypes of new squamate species described from the Iharkút Late Cretaceous continental vertebrate locality (continued). 5 = *Distortodon rhomboideus* Makádi, 2013 fragmentary right maxilla (PAL 2012.31.1.), medial view, scale 1 mm. 6 = *Chromatogenys tiliquoides* Makádi et Nydam, 2015, partial right mandible (V 2010.129.1.), medial view, scale 2 mm. 7 = *Pannoniasaurus inexpectatus* Makádi, Caldwell et Ósi, 2012 right quadrate (2011.43.1.), lateral view, scale 1 cm

noszauruszokéra: keskenyek, oldalról lapítottak és az élük finoman recézett. A Mesoeucrocodylia kládba tartozó *Doratodon* az európai késő-kréta faunák legkevésbé ismert krokodilneme. A legjobb megtartású, de szintén töredékes maradványai Ausztriából kerültek elő (BUNZEL 1871, BUFFETAUT 1979), Spanyolország felső-krétájából pedig egy másik fajt írtak le *D. ibericus* néven (COMPANY *et al.* 2005). Egyes kutatók úgy vélik, hogy ezek a krokodilok afrikai és dél-amerikai rokonságot mutatnak (COMPANY *et al.* 2005, BRONZATI *et al.* 2012). A magas és oldalról lapított, Theropoda-szerű koponya és fogazat szárazföldi ragadozó életmódra utal. Ez egybevág a *Doratodon* maradványok ritka előfordulásával, mivel Iharkúton az egyéb szárazföldi fajok ugyancsak alulképviselek.

#### Mesoeucrocodylia indet.

Két részleges felső állkapcsot és fogakat sorolhatunk ehhez a taxonhoz, mely leginkább a *Theriosuchus* genushoz hasonló. Viszonylag magas koponya és apró, enyhén lekerekített hátsó fogak jellemezték. Ez utóbbi tulajdonságában különbözik az egyetlen ismert késő-kréta *Theriosuchus*-fajtól, az erdélyi *T. sympiestodon*-tól (MARTIN *et al.* 2010, 2014). A *Theriosuchus* egyike volt az elsőként leírt fosszilis krokodiloknak a 19. században, korábban csak Európa felső-jurájából és alsó-krétájából volt ismert. Más „túlélő” dinoszauruszokkal, krokodilokkal és teknősökkel együtt a *Theriosuchus* is kora-kréta reliktumnak számít az európai késő-kréta faunákban, ami talán az elszigetelt fejlődés eredménye lehet (MARTIN *et al.* 2010). Maradványai nemrégiben Franciaország felső-krétájából is előkerültek (MARTIN *et al.* 2014).

#### Eusuchia indet.

Számos Iharkútról származó koponya- és alsó állkapocselem egy közepes termetű Eusuchia krokodilféléhez tartozik, ami leginkább az *Allodaposuchus*-ra hasonlít (NOPCSA 1928), bár annál kisebb termetű volt (becsült testhossza 170 cm). Rendszertanilag az aligátorok, a valódi krokodilok és a gaviálok közös őséhez állhatott közel (DELFINO *et al.* 2008). Az *Allodaposuchus* specializálatlan krokodilféle volt, ami felületesen egy mai aligátorra vagy kajmánra emlékeztetett. Az *Allodaposuchus*-ok endemikusak voltak Európában és valószínűleg közeli rokonai voltak az *Iharkutosuchus*-nak is (RABI & DELFINO 2012). A koponyájuk morfológiája alapján vízi életmódot folytattak és mindenevők lehettek, hasonlóan a mai aligátorokhoz. Az *Allodaposuchus*-oknak fontos szerepük van a mai krokodilfélék kialakulásának megértésében (BUSCALIONI *et al.* 2001), ezért az iharkúti leletek kiemelkedő jelentőségűek.

*Iharkutosuchus makadii* Ősi, Clark et Weishampel, 2007  
(8. ábra)

Az iharkúti gerincesfauna egyik leginkább figyelemreméltó leletegyüttesét az *Iharkutosuchus makadii* krokodil maradványai jelentik. Ezt a fajt mára 8 teljes vagy töredékes koponya, másfél tucat állkapocs és sok száz fog alapján ismerjük. A leletek összehasonlító csonttani vizsgálata alapján kiderült, hogy az *Iharkutosuchus* az angliai Wight-sziget barrémi rétegeiből ismert *Hylaeochampsia* rokona. Az Eusuchia krokodilok egy korai ágát, a Hylaeochampsidae családot képviseli, melynek utolsó képviselői az európai késő-kréta (santoni-maastrichti) kontinentális gerincesfaunákban jelennek meg. Az *Iharkutosuchus makadii* holotípusának koponyája az eddigi legszebb és leginformatívabb példány. Többek között a jobb és bal maxilla hátsó részében megőrződött fogak részletes vizsgálata igazolta, hogy a többi krokodiltól eltérően ez a faj képes volt állkapcsát oldalirányban és enyhén előre-hátra is mozgatni, ami során a nagyméretű őrlőfogak találkoztak. Ez a hatékony, szájban történő táplálék feldolgozás tette lehetővé, hogy az *Iharkutosuchus* mindenevőként különböző növényeket, magokat, sőt akár gyümölcsöket is osszerájon (ŐSI 2008a, ŐSI *et al.* 2007 ŐSI & WEISHAMPEL 2009).

Ornithischia  
*Hungarosaurus tormai* Ősi, 2005  
(9. ábra)

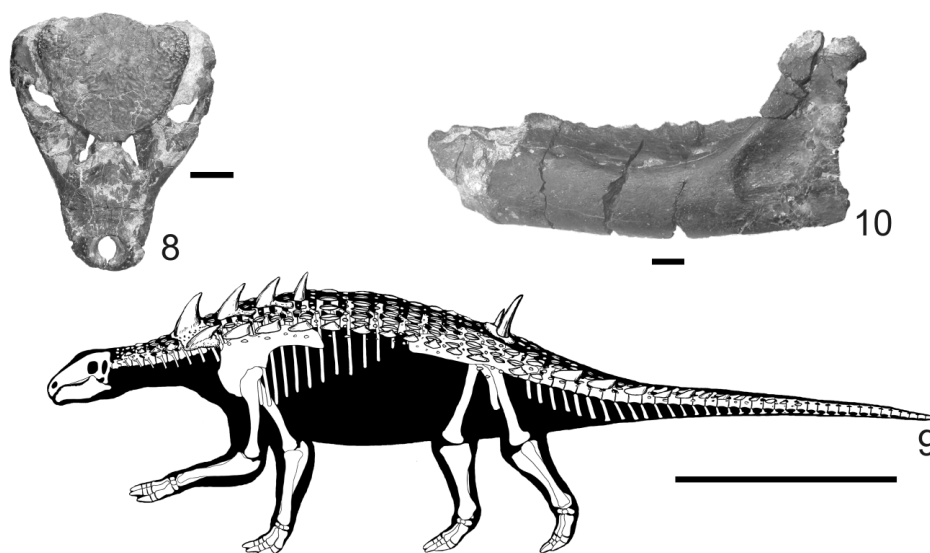
Az Ornithischia dinoszaurosok csoportját négy különböző faj képviseli Iharkúton. Ezek közül a legjobban ismert és elsőként leírt faj az Ankylosauriák közé tartozó, növényevő *Hungarosaurus tormai*, ami 4–4,5 méteres testhosszával közepes termetűnek számított a csoportjában. Jellemző rá a hátsó végtagokhoz hasonlóan megnyúlt mellső láb, a gerincoszlop mentén elhelyezkedő paravertebralis elemek megléte és a rendkívül fejlett kisagyi terület, amely tulajdonságok összességében a csoport többi tagjával összevetve egy gyorsabb mozgású és jó koordinációs képességű fajra utalnak (ŐSI 2005, ŐSI & MAKÁDI 2009, ŐSI *et al.* 2014a, b).

cf. *Struthiosaurus* sp.

A *Hungarosaurus* mellett előkerült egy másik páncélos dinoszauros, amely az Európa többi késő-kréta gerincesfaunájából ismert *Struthiosaurus*-hoz hasonlít leginkább, így a megtalált felkarcsont alapján cf. *Struthiosaurus*-ként írtuk le. Ezzel az iharkúti az első olyan lelőhely Európában, ahol két páncélos dinoszauros szimpatrikus jelenléte bizonyítható (ŐSI & PRONDVAI 2013).

*Mochlodon vorosi* Ősi, Prondvai, Butler et Weishampel, 2012  
(10. ábra)

A növényevő dinoszauruszok között volt egy kistermetű, főként a hátsó két lábán járó Ornithopoda-faj, ami viszonylag kevés, töredékes, de diagnosztikus maradványok alapján ismert. Ez a faj az Európában endemikus Rhabdodontidae családot képviseli, és az ide tartozó fajok közül az egyik legkisebb volt (testhossza körülbelül 1,8–2 méter). A leletek sok tekintetben hasonlítanak az Ausztriából ismert *Mochlodon suessi* maradványaira, ám az állkapocs alapján akadnak különbségek, így a hazai fajt *Mochlodon vorosi* néven publikáltuk (ŐSI *et al.* 2012a).



8–10. ábra. Az iherkúti késő-kréta szárazföldi gerinceslelőhelyről leírt új krokodil- és dinoszauruszfajok holotípusai. 8 = *Iharkutosuchus makadii* Ősi, Clark et Weishampel, 2007 koponya (2006.52.1.), dorsalis nézet, méretarány 2 cm. 9 = *Hungarosaurus tormai* Ősi, 2005 részleges csontváz (2007.26.1.–2007.26.34., 2007.89.1., 2007.89.2.) és más leletek alapján készült csontvázrekonstrukció lateralis nézetben, méretarány 1 m. 10 = *Mochlodon vorosi* Ősi, Prondvai, Butler et Weishampel, 2012 bal mandibula (V 2010.105.1.), lateralis nézet, méretarány 1 cm

**Figs 8–10.** Holotypes of new crocodile and dinosaur species described from the Iherkút Late Cretaceous continental vertebrate locality. 8 = *Iharkutosuchus makadii* Ősi, Clark et Weishampel, 2007 skull (2006.52.1.), dorsal view, scale 2 cm. 9 = *Hungarosaurus tormai* Ősi, 2005 skeletal reconstruction in lateral view based on the holotype partial skeleton (2007.26.1.–2007.26.34., 2007.89.1., 2007.89.2.) and other remains, scale 1 m. 10 = *Mochlodon vorosi* Ősi, Prondvai, Butler et Weishampel, 2012 left mandible (V 2010.105.1.), lateral view, scale 1 cm

*Ajkaceratops kozmai* Ósi, Butler et Weishampel, 2010  
(11. ábra)

Az iharkúti gerinces lelőhely egyik legváratlanabb felfedezése a *Ceratopsia* dinoszauruszokhoz kötődik. E csoport maradványait – néhány bizonytalan leletől eltekintve – kizárólag Ázsiából és Észak-Amerikából ismertük. A hazai maradványok egy kistermetű új fajba sorolhatók (*Ajkaceratops kozmai*), mely leginkább a közép-ázsiai *Bagaceratops*–*Protoceratops* vonal képviselőivel rokonítható. A leletek kiemelkedő jelentősége, hogy ezek az első biztos európai *Ceratopsia*-maradványok, és arra utalnak, hogy e csoport valamikor a kréta időszak során Közép-Ázsia felől nyugat felé vándorolt és elérte Európa akkori szigetvilágát (Ósi *et al.* 2010b).

Saurischia  
Abelisauridae indet.

A nem-madár Theropoda dinoszauruszok között néhány végtagsont alapján ismertek a gondwanai rokonságot mutató Abelisauridae maradványai is. Ez a ragadozó csoport az egyik legfontosabb bizonyítéka annak az ősszállatföldrajzi elméletnek, miszerint a kréta időszak során számos déli, azaz a Gondwana egykori kontinensein kialakult gerinces csoport időről időre meghódította az európai területeket és a nyugat-tethysi szigetvilág egyes szárazulatait. Abelisauridae maradványok Iharkút mellett Spanyolországból és Franciaországból is előkerültek. A maradványok alapján az iharkúti Abelisauridae-faj mindössze 1,5–2 méteres testhosszt érhetett el (Ósi *et al.* 2010a, Ósi & BUFFETAUT 2011).

Tetanurae indet.

A Theropoda dinoszauruszokon belül az Abelisauridae mellett primitív Tetanurae-maradványok is ismertek Iharkútról. Egy bizonytalan farokcsigolyát leszámítva ezek kivétel nélkül fogak, melyek azonban viszonylag gyakori leletnek számítanak az évente megrendezett, háromhetes ásatások során. Mára több mint 100 ilyen fog ismert, a legnagyobbak koronamagassága eléri a négy centimétert. A Tetanurae fogak arra utalnak, hogy a csoport tagjai 4–5 méteres testhosszúkkal az egykori iharkúti szárazulatok csúcsragadozó szerepét töltötték be (Ósi *et al.* 2010a).

Az iharkúti Abelisauridae és primitív Tetanurae ragadozó dinoszauruszok leletanyaga egyelőre nem tartalmaz olyan maradványt, mely alapján egyértelműen be lehetne sorolni őket valamely, akár új fajba.

*Pneumatoraptor fodori* Ősi, Apesteguí et Kowalewski, 2010  
(12. ábra)

A Theropodák között ismert még egy kistestű, madárszerű, leginkább a Dromaeosauridae csoport tagjaihoz hasonlító forma, amely pulyka méretű vagy esetleg annál valamivel nagyobb lehetett. Egy diagnosztikus jegyeket hordozó scapulocoracoideum alapján ezt a kistermetű fajt *Pneumatoraptor fodori* néven írtuk le (Ősi *et al.* 2010a).

Aves  
*Bauxitornis mindszentya* Dyke et Ősi, 2010  
(13. ábra)

A Theropoda dinoszauruszok közé tartozó madarak maradványai az iharkúti leletanyag büszkeségei. A közel egy tucat végtagsont igen gazdag leletanyagnak számít az európai felső-krétában, melyek jó része a kréta végén kihalt Enantiornithes csoportot képviseli. Ezek között egy tarsometatarsus a leginkább diagnosztikus, és eltér minden eddig ismert Enantiornithes madár csüdcsontjától, így új fajként, *Bauxitornis mindszentya* néven dokumentáltuk (ŐSI 2008b, DYKE & ŐSI 2010).

Enantiornithes indet.

A *Bauxitornis* végtagsontjainál háromszor kisebb femur is előkerült a lelőhelyről, amely valószínűleg egy másik, körülbelül rigó méretű Enantiornithes fajhoz tartozik (ŐSI 2008b).

Pterosauria  
*Bakonydraco galaczi* Ősi, Weishampel et Jianu, 2005  
(14. ábra)

A repülőhüllő-leletek világviszonylatban is ritkaságszámba mennek, Európa felső-kréta rétegeiben pedig kivételesen ritkák. Az iharkúti gerinceslelőhely az egyik leggazdagabb a kontinensünkön, ahonnan mára több mint száz pteroszaurusz-maradvány került elő, köztük közel 60 állkapocslelettel. Utóbbiak jó része egy közepes szárnyfesztségű, Azhdarchidae-fajhoz, a *Bakonydraco galaczi*-hoz tartozott. A faj holotípusa egy 2003-ban megtalált, teljes állkapocs, ami egy kisebb dorsoventralis összenyomódást leszámítva épségben megőrződött és ez a világon a legépebben megmaradt mandibula a családon belül. Az e fajhoz sorolható többi állkapocslelet a mandibula elülső, symphysealis részét örzi, amely a legellenállóbb rész volt. A leletek nagy száma arra utal, hogy ezek a repülőhüllők rendkívül gyakoriak lehettek az egykori Iharkút folyóágakkal és lefűződött morotvatavakkal tarkított vidékén (Ősi *et al.* 2005, 2011).

## Pterodactyloidea indet.

Az állkapocsmaradványok csontszövet-tani és morfometriai elemzése kimutatta, hogy néhány példány, bár nagyon kisméretű, mégis adult vagy subadult egyedekhez tartozott. Minthogy ezek a példányok 3–4-szer kisebbek, mint a *Bakonydraco* állkapocstörédei, joggal feltételezhetjük, hogy egy másik Azhdarchidae-fajhoz tartoztak, aminek eltérő volt a mandibularis symphysise (PRONDVAI *et al.* 2014).



11–14. ábra. Az iharkúti késő-kréta szárazföldi gerinceslelőhelyről leírt új dinoszaurusz- és pteroszauruszfajok holotípusai. 11 = *Ajkaceratops kozmai* Ósi, Butler et Weishampel, 2010 premaxilla (V 2009.192.1.), bal lateralis nézet, méretarány 1 cm. 12 = *Pneumatoraptor fodori* Ósi, Apesteguiá et Kowalewski, 2010 bal scapulocoracoideum (V 2008.38.1.), lateralis nézet, méretarány 1 cm. 13 = *Bauxitornis mindszentyaie* Dyke et Ósi, 2010 jobb tarsometatarsus (V 2009.38.1), dorsalis nézet, méretarány 1 cm. 14 = *Bakonydraco galaczi* Ósi, Weishampel et Jianu, 2005 mandibula (2007.110.1.), lateralis nézet, méretarány 2 cm

**Figs 11–14.** Holotypes of new dinosaur and pterosaur species described from the Iharkút Late Cretaceous continental vertebrate locality. 11 = *Ajkaceratops kozmai* Ósi, Butler et Weishampel, 2010 premaxilla (V 2009.192.1.), left lateral view, scale 1 cm. 12 = *Pneumatoraptor fodori* Ósi, Apesteguiá et Kowalewski, 2010 left scapulocoracoid (V 2008.38.1.), lateral view, scale 1 cm. 13 = *Bauxitornis mindszentyaie* Dyke et Ósi, 2010 right tarsometatarsus (V 2009.38.1), dorsal view, scale 1 cm. 14 = *Bakonydraco galaczi* Ósi, Weishampel et Jianu, 2005 mandible (2007.110.1.), lateral view, scale 2 cm

## A VILLÁNYI TRIÁSZ TENGERI LELŐHELY GERINCESFAUNÁJA

Építési terület, Csukmai Formáció Templomhegyi Dolomit Tagozata (ladin)

Sauropterygia  
cf. *Cyamodus* sp.  
(15. ábra)

Számos Placodontia-fog került elő, melyek változatos méretűek és formájúak, nem szögletesek, jobban vagy kevésbé kerekítettek, alacsony és lapos ko-



ronával. Mivel az összes előkerült fog töredékes, ezért a zománc vastagsága keresztmetszetben vizsgálható (0,7 és 1 mm közötti a vastagságuk). Méretük és formájuk alapján jól megkülönböztethetőek a Közép-Európa felső-triászából ismert *Placochelys*- vagy *Psephoderma*-fogaktól. Ezzel szemben a *Cyamodus* különböző fajainak fogaihoz, például a Szlovénia felső-ladin–alsó-karni kőzeteiből leírt *Cyamodus* sp. fogához mind méretben, mind formában hasonlítanak (RIEPPÉL 2001b, BUFFETAUT & NOVAK 2008). Ezek alapján a villányi fogakat cf. *Cyamodus* sp.-ként soroltuk be, ami alátámasztja a bezáró kőzetek ladin korát (ŐSI *et al.* 2013).

*Nothosaurus* sp.  
(16–18. ábra)

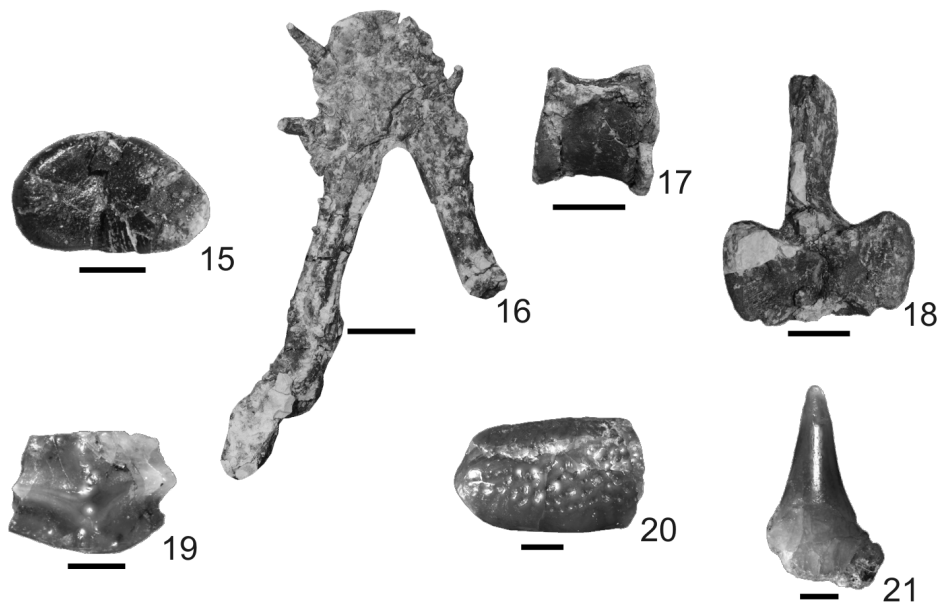
Az egyik legértékesebb lelet egy fogakkal együtt megőrződött, töredékes Nothosauria alsó állkapocs (VER 2013.1.) (16. ábra). A villányi mandibula különbözik a *Simosaurustól*, mivel nincs anteroposterior irányban megnyúlt maszszív symphysise (RIEPPÉL 1994). Szintén különbözik a *Lariosaurustól*, amelynél a symphysis hossza nagyobb, mint a szélessége (RIEPPÉL 2000). A *Germanosaurus*-nál, a *Cymatosaurus*-nál és több *Nothosaurus*-fajnál nem ismert a mandibula vagy annak a symphysis része. Mindazonáltal a példány besorolható a *Nothosaurus* nembe, és a genuson belül leginkább a *N. giganteus* és a *N. marchicus* fajokra hasonlít, azonban e két faj közül bizonyos bélyegei az előbbivel, míg mások az utóbbival közösek (RIEPPÉL & WILD 1996, RIEPPÉL 2000, 2001a, LI & RIEPPÉL 2004).

A helyzetet tovább bonyolítja, hogy a bordatöredékek, függesztővelemek és végtagscontok mellett előkerült több tucat izolált csigolyatest (17. ábra) és neurális ív (18. ábra) alapján a villányi fajnak megnyúlt, hosszú neurális tüskéje volt, ami egy harmadik fajra, a *N. mirabilis*re jellemző. A legnagyobb neurális ív viszont méretben összevethető egy Észak-Olaszországból, ladin korú kőzetekből *N. cf. giganteus*-ként leírt neurális ívvel, és sokkal nagyobb, mint ami a *N. mirabilis*-nél ismert (RIEPPÉL & WILD 1996, DALLA VECCHIA & CARNEVALE 2011). Amennyiben egy fajtól származnak az amúgy izolált villányi maradványok, ez több *Nothosaurus*-faj kevert bélyegeit mutatja. A pontosabb vizsgálatok, illetve esetleg újabb leletek előkerüléséig besorolása *Nothosaurus* sp. (ŐSI *et al.* 2013).

A legtöbb *Nothosaurus*-faj a középső-triászból ismert, de megjelennek az alsó-triász legfelső, valamint a felső-triász alsó részének üledékeiben is. A *N. marchicus* a felső-anisusi rétegekből ismert, a *N. giganteus* az anisusi végétől a ladin végéig, a *N. mirabilis* pedig szintén a felső-anisusitól a felső-ladinig fordul elő. Az eddig előkerült leleteket tehát nem lehet besorolni egyértelműen egyik fajba sem, de a középső-triász (ladin) fajokra hasonlít a legjobban a symphysis alapján, ami fontosabb taxonómiai bélyeg, mint a postcranium.

Archosauromorpha  
Archosauriformes? indet.

A leletek között van egy üreges, hosszú csont is, melynek csontszövet-tani elemzése kizárta az előbbi két csoportba való besorolást, és a csont velőüregében található lilás-barnás, agyagos üledékkel együtt ez egy szárazföldi hulló (Archosauriformes?) jelenlétét valószínűsíti (ÓSI *et al.* 2013).



**15–21. ábra.** Gerincesmaradványok a villányi triász tengeri gerinceslelőhelyről. 15–18: építési terület (Csukmai Dolomit Fm. Templomhegyi Dolomit Tagozat), 19–21: siklóbevágás (Mészhegyi Homokkő Fm.). 15 = cf. *Cyamodus* sp. fog (VER 2013.15.), occlusalis nézet, méretarány 1 cm. 16 = töredékes *Nothosaurus* sp. állkapocs (VER 2013.1.), dorsalis nézet, méretarány 2 cm. 17 = töredékes Nothosauria csigolyatest (VER 2013.3.), lateralis nézet, méretarány 2 cm. 18 = Nothosauria izolált neurális ív (VER 2013.5.), anterior nézet, méretarány 2 cm. 19 = *Lissodus* sp. fogtöredék (VER 2013.21.1.), occlusalis nézet, méretarány 500  $\mu$ m. 20 = *Palaeobates* sp. fog (VER 2013.23.2.), occlusalis nézet, méretarány 500  $\mu$ m. 21 = *Hybodus* sp. fog (VER 2013.22.1.), méretarány 500  $\mu$ m

**Figs 15–21.** Vertebrate remains from the Triassic marine vertebrate locality in Villány. 15–18: construction site (Csukma Dolomite Fm. Templomhegy Dolomite Member), 19–21: road-cut (Mészhegy Sandstone Fm.). 15 = cf. *Cyamodus* sp. tooth (VER 2013.15.), occlusal view, scale 1 cm. 16 = *Nothosaurus* sp. fragmentary mandible (VER 2013.1.), dorsal view, scale 2 cm. 17 = nothosaurian fragmentary vertebral centrum (VER 2013.3.), lateral view, scale 2 cm. 18 = nothosaurian isolated neural arch (VER 2013.5.), anterior view, scale 2 cm. 19 = *Lissodus* sp. tooth fragment (VER 2013.21.1.), occlusal view, scale 500  $\mu$ m. 20 = *Palaeobates* sp. tooth (VER 2013.23.2.), occlusal view, scale 500  $\mu$ m. 21 = *Hybodus* sp. tooth (VER 2013.22.1.), scale 500  $\mu$ m

*Siklóbevágás, Mészhegyi Homokkő Formáció (karni)*Chondrichthyes  
(19–21. ábra)

A formációból több száz izolált fog- és csonttöredék került elő. A határozható leletek nagyobb hányada porcoshalaktól, azon belül is a Hybodontoida családba tartozó cápáktól (*Lissodus* sp., *Palaeobates* sp., *Hybodus* sp.) származik. A csoport tagjai a perm-től a késő-krétaig éltek, és gyakori faunaelemei a hasonló triász időszaki tengeri gerinces lelőhelyeknek (ŐSI *et al.* 2013).

Osteichthyes  
(22–23. ábra)

A Mészhegyi Homokkő Formációból előkerült határozható leletek másik nagyobb hányadát a csontshalak fogai és pikkelyei alkotják. A Pycnodontiformes rendbe tartozó *Sphaerodus*-hoz hasonló fogak (22. ábra) mellett a tokalakúak (Acipenseriformes) rendjébe tartozó *Saurichthys*-re hasonlító maradványok (23. ábra) is előkerültek (ŐSI *et al.* 2013).

Sauropterygia  
(24–25. ábra)

Az iszapolási maradékból előkerültek erősen koptatott, áthalmazott Placodontia (24. ábra) és Nothosauria (25. ábra) fogtöredékek is (ŐSI *et al.* 2013).

Archosauromorpha  
Archosauriformes? indet.  
(26. ábra)

A Templomhegyi Dolomitban, az építkezés területén talált csonttöredékhez hasonlóan néhány töredékes fog itt is a szárazföldi Archosauriformes hüllők jelenlétére utal (ŐSI *et al.* 2013).

*Siklóbevágás, Somssichhegyi Mészkö Formáció (pliensbachi)*

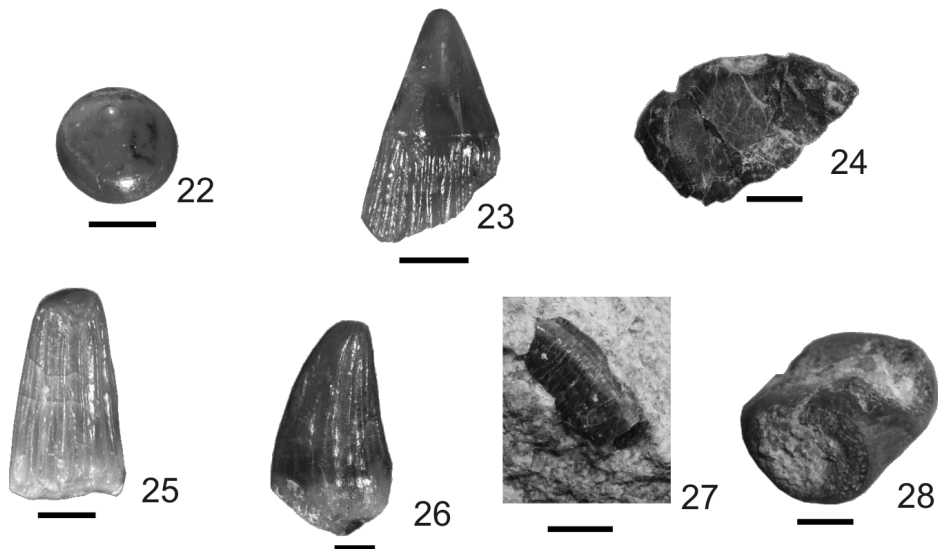
## Chondrichthyes

Az alsó-jura (pliensbachi) korú Somssichhegyi Mészkö Formáció legalsó, durva szemű homokkőrétegeiből több száz, a triász képződményekből áthalmazott fog- és csontmaradvány került elő. Ezek között gyakoriak a fekűt képe-

ző Mészhegyi Homokkő Formációra is jellemző hybodont cápák (*Palaeobates*, *Lissodus*) fogai és pikkelyei (ÓSI *et al.* 2013).

Sauropterygia  
(27–28. ábra)

A triászról áthalmozott leletek közt gyakoriak a Sauropterygiák (*Placodontia*, illetve *Nothosauria*) fogai és csontmaradványai (ÓSI *et al.* 2013).



**22–28. ábra.** Gerincesmaradványok a villányi triász tengeri gerinceslelőhelyről (folytatás). 22–26: síklóbevágás (Mészhegyi Homokkő Fm.), 27–28: síklóbevágás (Somssichhegyi Mészke Fm.). 22 = cf. *Sphaerodus* sp. fog (VER 2013.25.1.), méretarány 500  $\mu$ m. 23 = ?*Saurichthys* fog (VER 2013.29.2.), méretarány 500  $\mu$ m. 24 = áthalmozott Placodontia-fogtöredék (VER 2013.32.1.), méretarány 5 mm. 25 = áthalmozott Nothosauria-fogtöredék (VER 2013.31.1.), méretarány 500  $\mu$ m. 26 = Archosauriformes? indet. fog (VER 2013.30.1.), méretarány 500  $\mu$ m. 27 = áthalmozott Placodontia-fogtöredék a kőzetben (VER 2013.39.1.), méretarány 5 mm. 28 = áthalmozott Nothosauria-csigolyatest (VER 2013.38.2.), ferde nézet, méretarány 5 mm

**Figs 22–28.** Vertebrate remains from the Triassic marine vertebrate locality in Villány (continued). 22–26: road-cut (Mészhegy Sandstone Fm.), 27–28: road-cut (Somssichhegy Limestone Fm.). 22 = cf. *Sphaerodus* sp. tooth (VER 2013.25.1.), scale 500  $\mu$ m. 23 = ?*Saurichthys* tooth (VER 2013.29.2.), scale 500  $\mu$ m. 24 = reworked placodontian tooth fragment (VER 2013.32.1.), scale 5 mm. 25 = reworked nothosaurian tooth fragment (VER 2013.31.1.), scale 500  $\mu$ m. 26 = Archosauriformes? indet. tooth (VER 2013.30.1.), scale 500  $\mu$ m. 27 = reworked placodontian tooth fragment in the rock (VER 2013.39.1.), scale 5 mm. 28 = reworked nothosaurian vertebral centrum (VER 2013.38.2.), oblique view, scale 5 mm

1. táblázat. Az iharkúti késő-kréta szárazföldi gerincesfauna. A félkövér kiemelés az újonnan leírt fajokat jelöli

Table 1. The Late Cretaceous continental vertebrate fauna of Iharkút. Names in boldface indicate newly described species

Faj Species	Rendszertani besorolás Taxonomic assignment	Holotípus leltári száma Holotype inventory no.	Hivatkozás Reference
Pycnodontiformes indet.	Osteichthyes: Pycnodontiformes	N/A	GULYÁS 2008, 2009
<i>Atractosteus</i> sp.	Osteichthyes: Lepisosteidae	N/A	GULYÁS 2009
cf. <i>Albanerpeton</i> A	Amphibia: Albanerpetontidae	N/A	SZENTESI <i>et al.</i> 2013
cf. <i>Albanerpeton</i> B	Amphibia: Albanerpetontidae	N/A	SZENTESI <i>et al.</i> 2013
<b><i>Bakonybatrachus fedori</i></b>	Amphibia: Anura: Discoglossidae	V 2010.283.1.	SZENTESI & VENCZEL 2012
<b><i>Hungarobatrachus szukacsi</i></b>	Amphibia: Anura: Familia incertae sedis	V 2008.16.1.	SZENTESI & VENCZEL 2010
Pelobatidae indet.	Amphibia: Anura: Pelobatidae	N/A	SZENTESI in prep.
Dortokidae indet.	Testudines: Pleurodira: Dortokidae	N/A	ŐSI <i>et al.</i> 2012b
<b><i>Foxemys trabanti</i></b>	Testudines: Pleurodira: Bothremydidae	V 2010.86.1.	RABI <i>et al.</i> 2012
<i>Kallokibotion</i> sp.	Testudines: Cryptodira: Familia incertae sedis	N/A	ŐSI <i>et al.</i> 2012b
<b><i>Pelsochamops infrequens</i></b>	Squamata: Scincomorpha: Chamopsiidae	2006.106.1.	MAKÁDI 2013b
<b><i>Distortodon rhomboideus</i></b>	Squamata: Scincomorpha: Polyglyphanodontinae	PAL 2012.31.1.	MAKÁDI 2013a
<i>Bicuspidon</i> aff. <i>hatzegeiensis</i>	Squamata: Scincomorpha: Polyglyphanodontinae	N/A	MAKÁDI 2006
<b><i>Chromatogenys tiliquoides</i></b>	Squamata: Scincomorpha: Familia incertae sedis	V 2010.129.1.	MAKÁDI & NYDAM 2015
Scincomorpha indet. A	Squamata: Scincomorpha	N/A	ŐSI <i>et al.</i> 2012b
Scincomorpha indet. B	Squamata: Scincomorpha	N/A	ŐSI <i>et al.</i> 2012b
Scincomorpha indet. C	Squamata: Scincomorpha	N/A	N/A

1. táblázat (folyt.) – Table 1 (cont.)			
Faj Species	Rendszertani besorolás Taxonomic assignment	Holotípus leltári száma Holotype inventory no.	Hivatkozás Reference
Lacertilia indet. A	Squamata: Lacertilia	N/A	MAKÁDI in prep.
Lacertilia indet. B	Squamata: Lacertilia	N/A	MAKÁDI in prep.
<i>Pannoniasaurus inexpectatus</i>	Squamata: Anguimor- pha: Mosasauroidae	PAL 2011.43.1.	MAKÁDI <i>et al.</i> 2012
<i>Doratodon carcha- ridens</i>	Crocodyliformes: Mesoeucrocodylia	N/A	RABI & SEBŐK 2015
Mesoeucrocodylia indet.	Crocodyliformes: Mesoeucrocodylia	N/A	RABI & SEBŐK in prep., MARTIN <i>et</i> <i>al.</i> 2010, 2014
Eusuchia indet.	Crocodyliformes: Eusuchia	N/A	RABI & DELFINO 2012
<i>Iharkutosuchus makadii</i>	Crocodyliformes: Eusu- chia: Hylaeochampsidae	2006.52.1.	ŐSI <i>et al.</i> 2007, ŐSI 2008a, ŐSI & WEISHAMPEL 2009
<i>Ajkaceratops kozmai</i>	Dinosauria: Ceratopsia	V 2009.192.1.	ŐSI <i>et al.</i> 2010b
<i>Hungarosaurus tormai</i>	Dinosauria: Ankylo- sauria: Nodosauridae	2007.26.1.–2007.26.34., 2007.89.1., 2007.89.2.	ŐSI 2005, ŐSI & MAKÁDI 2009, ŐSI <i>et al.</i> 2014a, b
cf. <i>Struthiosaurus</i>	Dinosauria: Ankylo- sauria: Nodosauridae	N/A	ŐSI & PROND- VAI 2013
<i>Mochlodon vorosi</i>	Dinosauria: Ornitho- poda: Rhabdodontidae	V 2010.105.1.	ŐSI <i>et al.</i> 2012a
Tetanurae indet.	Dinosauria: Theropoda: Tetanurae	N/A	ŐSI <i>et al.</i> 2010a
Abelisauridae indet.	Dinosauria: Theropoda: Abelisauridae	N/A	ŐSI <i>et al.</i> 2010a, ŐSI & BUFFE- TAUT 2011
<i>Pneumatoraptor fodori</i>	Dinosauria: Theropoda: Paraves	V 2008.38.1.	ŐSI <i>et al.</i> 2010a
<i>Bauxitornis mindszentyae</i>	Aves: Ornithothoraces: Enantiornithes	V 2009.38.1.	DYKE & ŐSI 2010
Enantiornithes indet.	Aves: Ornithothoraces: Enantiornithes	N/A	ŐSI 2008b
<i>Bakonydraco ga- laczi</i>	Pterosauria: Azhdarchidae	2007.110.1.	ŐSI <i>et al.</i> 2005
Pterodactyloidea indet.	Pterosauria: Pterodactyloidea	N/A	PRONDVAI <i>et al.</i> 2014

## EREDMÉNYEK

Az iharkúti késő-kréta kontinentális gerinceslelőhely felfedezése révén lehetőség nyílt Magyarország első, szisztematikusan gyűjthető, mezozoikumi ősgerinces-lelőhelyének feltárására és egy komplex gerincesfauna megismerésére. A leletek alapján eddig 35 különböző gerincesfajt sikerült elkülöníteni, melyek a következő csoportokat képviselik: Pycnodontiformes és Lepisosteiformes halak; Discoglossidae, Pelobatidae és egyéb békák, illetve Albanerpetontidae kételtűek; Bothremydidae, Dortokidae és *Kallokibotia*-rokon teknősök; Polyglyphanodontinae, Chamopsiidae és egyéb Scincomorpha gyíkok, illetve moszaszauruszok; Sebecosuchia, *Theriosuchus*-rokon és Hylaeochampsidae krokodilok; Azhdarchidae pteroszauruszok; primitív Tetanurae, Abelisauridae és Paraves Theropodák, Enantiornithes madarak, Nodosauridae, Rhabdodontidae és Ceratopsia dinoszauruszok. Ezek közül több faj vagy akár genus korábban ismeretlen volt, és csak az iharkúti lelőhelyről ismert, típusanyaguk az MTM gyűjteményében található (1. táblázat).

Faunisztikai és ősszállatföldrajzi szempontból az iharkúti lelőhely igen jelentősnek számít. Bár a begyűjtött gerincesmaradványok nagy része család szinten megegyezik a többi európai lelőhely (Erdély, Ausztria, Franciaország, Spanyolország) faunájával, genus vagy faj szinten már komoly eltérések mutatkoznak. A felfedezett fajok közül több (pl. *Pannoniasaurus inexpectatus*, *Hungarosaurus tormai*, *Iharkutosuchus makadai*, Tetanurae Theropodák) igen ősi tulajdonságokat hordoz, mégis 30–40 millió évvel fiatalabb legközelebbi rokonainál. Az új és sokszor egészen specializált formák (pl. édesvízi Pycnodontiformesek és moszaszauruszok) gyakorisága és az ősi formák jelenléte arra utal, hogy 85 millió évvel ezelőtt a mai Dunántúli-középhegység területén kialakult szárazulat valamilyen módon izolált lehetett, és hosszabb-rövidebb ideig szigetként, vagy egy nagyobb sziget részeként létezett a Tethys-óceán nyugati végében elterülő európai szigetvilágban. Az iharkúti fajok minden bizonnyal hosszú időn keresztül elszigetelt állapotban éltek és fejlődtek, melyet feltehetően a jövőben elvégzendő csontszövet-tani vizsgálatok is alátámasztanak majd. Az iharkúti lelőhely faunisztikai újdonságai emellett annak is köszönhetőek, hogy a rétegsor néhány millió évvel idősebb a többi, késő-kréta korú európai kontinentális gerinceslelőhelynél. Olyan időintervallumot képvisel, amely a szárazföldi gerincesek szempontjából Európában eddig jószerivel ismeretlen volt. A lelőhelyről előkerült csontanyag tehát rendkívül fontos a kréta ősszállatföldrajzi kapcsolatok tisztázása szempontjából.

Az újabb feltárással kibővült klasszikus villányi templom-hegyi triász rétegsor az iharkúti után a második szisztematikusan gyűjthető mezozoós gerinceslelőhely Magyarországon. Annak ellenére, hogy a kutatások még csak pár éve kezdődtek, már innen is több száz lelet került az MTM-be. Az új feltárásnak helyet adó épít-

kezés területéről a Templomhegyi Dolomitból több mint 500 csont- és fogmaradványból álló együttes vált ismertté: Nothosauria- és Placodontia-maradványok (köztük egy *Nothosaurus* genusba sorolható részleges alsó állkapocs), illetve egy talán szárazföldi hüllőtől származó csont. Ezek a leletek megerősítik a formáció középső-triász (ladin) korát és sekélytengeri környezetben való lerakódását. Az előkerült Sauropterygia-maradványok (Placodontia, Nothosauria) kifejezetten a muschelkalk és a lettenkeuper (ladin) rétegekre jellemző faunaelemek, melyek nagyon hasonlóak a középső-triász végi germán és alpi Sauropterygia faunához. A klasszikus siklóbevágásból a Mészhegyi Homokkő Formációból több száz izolált fog- és csonttöredék került elő. Ezek döntően porcoshalak (*Lissodus*, *Palaeobates*, *Hybodus*) és csontoshalak (*Saurichthys*, ?*Sphaerodus* sp.) fogai, pikkelyei, továbbá erősen koptatott, áthalmazott Nothosauria- és Placodontia-fogtöredékek. Néhány töredékes fog szárazföldi Archosauriformes hüllők jelenlétére utal. A Somssichhegyi Mészhegyi Formációból szintén több száz, a triász képződményekből áthalmazott fog- és csontmaradványt, illetve pikkelyt ismerünk, melyek Nothosauria, illetve Placodontia hüllőktől, továbbá hybodont cápáktól (*Palaeobates*, *Lissodus*) származnak. A villányi feltárások (építkezési terület, siklóbevágás) elmúlt egy évben történt vizsgálata jól mutatja, hogy a felfedezett triász korú gerincesmaradványok a jövőben feltárható, rendkívül jelentős anyag előfutárai, melyek számos új információval szolgálhatnak Európa középső- és késő-triász gerinces élővilágának összetételét és elterjedését illetően. A leleteknek fontos szerepük lehet a kevésbé ismert Mészhegyi Homokkő Formáció datálásában és öskörnyezeti értelmezésében is, továbbá betekintést nyújtanak a gerincesfauna változásaiba a Templomhegyi Dolomit Tagozat és a Mészhegyi Homokkő Formáció lerakódása során.

\*

*Köszönetnyilvánítás* – A szerzők hálával tartoznak az iharkúti és a villányi ásatások résztvevőinek, továbbá az ELTE Őslénytani Tanszék, az MTM Őslénytani és Földtani Tár, illetve a PTE Földtani és Meteorológiai Tanszék dolgozóinak. A kutatást támogatja az OTKA NF-84193 pályázat és az MTA–ELTE Lendület Program (95102), illetve korábban támogatták az OTKA T-39045 és PD-73021 pályázatok, a National Geographic Society, a Jurassic Foundation, a MOL Nyrt. és a Hantken Miksa Alapítvány. Sokan mások mellett a terepi munkákat lehetővé tette és segítette Iharkúton a Bakonyi Bauxitbánya Kft., a Geovol Kft., a Bakonyi Dino Park Kft., a Céltrans 97 Zrt., a Forrás Vendégház, továbbá Ceglédi József. Villányban a Maul Pincészet, az Első Villányi Pálinkaház Kft., a Fülemüle Csárda, a Duna-Dráva Nemzeti Park, Wunderlich Alajos és számos személy nyújtottak nélkülözhetetlen támogatást.

\*\*\*



**Dinosaurs from the Bakony Mts and other Mesozoic vertebrates from Hungary in the collection of the Hungarian Natural History Museum – the world-famous discoveries of the recent years**

L. MAKÁDI<sup>1,2,3\*</sup>, M. RABI<sup>3,4,5</sup>, D. CSENGÓDI<sup>6</sup>, Z. SZENTESI<sup>2</sup> & A. ÖSI<sup>5</sup>

<sup>1</sup>Department of Geological and Geophysical Collections, Geological and Geophysical Institute of Hungary, H-1143 Budapest, Stefánia út 14, Hungary

<sup>2</sup>Department of Palaeontology and Geology, Hungarian Natural History Museum, H-1083 Budapest, Ludovika tér 2, Hungary. E-mail: iharkutia@yahoo.com

<sup>3</sup>Department of Palaeontology, Eötvös Loránd University, H-1117 Budapest, Pázmány Péter sétány 1/c, Hungary. E-mail: iharkutia@yahoo.com, iszkenderun@gmail.com

<sup>4</sup>Institut für Geowissenschaften, Universität Tübingen, D-72076 Tübingen, Sigwartstrasse 10, Deutschland. E-mail: iszkenderun@gmail.com

<sup>5</sup>HAS–ELTE „Momentum” Dinosaur Research Group, H-1117 Budapest, Pázmány Péter sétány 1/c, Hungary. E-mail: hungaros@gmail.com

<sup>6</sup>Department of General and Applied Geology, Eötvös Loránd University, H-1117 Budapest, Pázmány Péter sétány 1/c, Hungary. E-mail: cs.dorcsi@gmail.com

## INTRODUCTION

Before the discovery of the Late Cretaceous vertebrate locality at Iharkút (Bakony Mts, western Hungary), only a few and scarce finds were known from the Hungarian Mesozoic. The abandoned bauxite open-pit mine is the first Mesozoic vertebrate locality in the country.

As a result of excavations and subsequent studies carried out in the last 13 years, an extraordinarily diverse and in many aspects unique vertebrate fauna has become known. These vertebrates lived in the Santonian, approximately 85 million years ago in the area, which later became the Transdanubian Range. Until now, nine partial skeletons of *Hungarosaurus* and several thousands of isolated bones belonging to various vertebrate species have been unearthed from an area of about 600 m<sup>2</sup>, as well as from the residue of screenwashing.

The 500–700 bones found annually provide work for colleagues taking part in the Iharkút Research Program for examination and publishing until the next excavation. These studies were started at the Eötvös University, Department of Palaeontology in 2000, and continued at the Department of Palaeontology and Geology of the Hungarian Natural History Museum (HNHM), as well as at the Eötvös Loránd University, Department of General and Applied Geology within the framework of the HAS–ELTE „Momentum” (MTA–ELTE Lendület) Program.

\* Corresponding author

The Iharkút locality belonged to the Bakony Bauxite Mining Ltd. until 2009. After the bulk of the recultivation works the area became the property of the newly formed Bakony Dino Park Ltd. In accordance with an agreement with the Dino Park Ltd., research in the area is carried out by the participants of the Iharkút Research Program within the framework of the HNHM, the Hungarian Academy of Sciences (HAS) and the Eötvös Loránd University. The vertebrate remains found at Iharkút have been and are going to be deposited in the collection of the Department of Palaeontology and Geology of the HNHM.

The Villány Mountains caught the attention of the Iharkút research group in 2012. Approximately 200 meters west from the quarry of the Templom Hill, on the neighbouring Somssich Hill in the pits made for the founding of a distillery and a winery, Triassic formations previously known from the road-cut of the Templom Hill became exposed. Emília Pozsgai, a geologist exploring the construction site, was the first to notice a few teeth, vertebrae and limb elements in the area. In the spring of 2012 the first multiple-day field trip was carried out and resulted in the discovery of hundreds of remains of Triassic marine vertebrates (bony and cartilaginous fishes, placodonts, nothosaurs) and possible archosauromorphs. Thus the Villány site became the second systematically collectable Mesozoic vertebrate fossil assemblage in Hungary after the Late Cretaceous Iharkút locality. Based on an agreement with the owner of the construction site, systematic excavations will also be possible in the future. Similarly to the Iharkút vertebrates, these finds also enrich the collection of the Department of Palaeontology and Geology of the HNHM.

This study provides a short summary of the currently known faunas of the Iharkút and Villány localities, as well as a list of type material and most important finds of newly described taxa housed in the collection of the HNHM.

## MATERIAL AND METHODS

The Iharkút assemblage, apart from a few associated partial skeletons, is mainly composed of isolated bones and teeth, the number of which has reached several thousands by now. The bone-yielding strata are in the Csehbánya Formation, in the area of the bauxite lenses Németbánya II and III close to the destroyed village of Iharkút. The stratigraphy of the formation in the Iharkút area is dominated by fine-grained floodplain deposits (siltstones, clays) rich in paleosoils, and has a cyclic succession. Eighty percent of the remains were found in the basal breccia (bonebed) situated at the base of these cycles. Most finds were discovered during tearing up this rock with pick-axes and breaking it up by hand (or with small hand tools) and checking it through thoroughly. Besides, many smaller bone remains, teeth and fish scales were found by screenwashing many

tons of rocks. Screenwashing was carried out from the leftover of the bonebed after breaking it up, and from other sediments (e.g. the black layer of site Szál-7 with high organic content, paleosoils, etc.), as well (ŐSI & MINDSZENTY 2009, ŐSI *et al.* 2012b, BOTFALVAI *et al.* 2015).

As opposed to the practice of previous years, from 2013, collection at the most important site (Szál-6) was done with a new method. This involved working in a grid, documenting the *in situ* 3D co-ordinates and orientation of each bone with the help of reference points and a laser rangefinder, and a compass, followed by the numbering and packing of the finds. According to our experience, the new method slightly decreased the number of bones unearthed during the three-week excavation, however, in turn it allows us to collect sufficient data for newer, more extensive taphonomic examinations.

Except the partial skeletons of one of the armoured dinosaurs (*Hungarosaurus*) known from Iharkút, all vertebrate remains were found as isolated specimens. Bones are mainly black or dark brown and are pyritized, but the ones found rarely in paleosoils are whitish-pinkish coloured.

Similarly to the Iharkút finds, the Triassic vertebrates discovered in the Villány Mts are also isolated remains. Here, larger bones were found by the same manner by picking rocks with small hand tools (hammer, chisel) and checking it through (mostly at the construction site), while most teeth and smaller bone remains were collected by screenwashing a large amount (1.5 tons) of sediment taken from four different layers of the classical locality of the road-cut on the Templom Hill. At the construction site many bones and unidentified bone fragments were found in the strata of the Middle Triassic Templomhegy Dolomite Member. One of the most important finds is a fragmentary mandible of *Nothosaurus* (VER 2013.1.) with *in situ* teeth preserved. Vertebrae of *Nothosaurus* are very abundant, as well as large placodont teeth, sometimes reaching a diameter of four centimetres. In the classical outcrop of the road-cut the uppermost greyish-greenish sandstone layer of the Upper Triassic Mészhegy Sandstone Formation proved to be the richest in vertebrate fossils. Several hundreds of isolated teeth and bone fragments (about 90 percent of the screenwashed vertebrate material) comes from this sediment. The overburden lowermost coarse-grained sandstone layers of the Lower Jurassic (Pliensbachian) Somssichhegy Limestone Formation yielded hundreds of reworked sauropterygian teeth and bone remains, as well as fish teeth. The majority of this assemblage was reworked from the almost 40 million years older Triassic rocks.

In most cases the Triassic vertebrates from Villány are fragmentary, badly preserved and oxidised, with a pinkish, purplish or whitish colour, and do not provide any taxonomic information. However, 30 percent of the bones and especially of the teeth can be assigned to a certain genus or a higher taxonomic category (ŐSI *et al.* 2013).

In the case of the Iharkút finds the preparation of the collected material was conducted previously at the Department of Palaeontology of the Eötvös Loránd University, later both the Iharkút and Villány materials were prepared in the laboratory of Department of Palaeontology and Geology of the HNHM. During this process the embedding rock was removed from the bones with the help of needles, electric tools (vibro-tool), and sometimes 10% acetic acid. The freshly prepared bone surfaces – if necessary – were glued, and finally the entire surfaces of the specimens were treated with polyvinyl-butyril (PVB) or with other, re-soluble substances. This is done in order to prevent the oxidation of pyrite being present in the bones in large quantities, and being prone to destroy the specimens after forming sulphurous acid. If necessary (mostly in case of the Villány material), gluing and conservation is carried out already in the field to facilitate safe removal from the rock.

During the screenwashing process, at both localities the collected sediment was spread on strong tarps, and after it dried completely it was soaked in water in large dishes. After the sediment broke up and turned into mud, it was washed through a series of screens (2 mm, 1 mm and 0.5 mm mesh sizes) with the help of a small gas powered water pump by a close water source. The dried residues were put in marked bags, and in the laboratory they were checked through with a stereomicroscope with the bones and teeth being picked out.

#### THE VERTEBRATE FAUNA OF THE LATE CRETACEOUS CONTINENTAL IHARKÚT LOCALITY

##### Osteichthyes

##### Pycnodontiformes indet.

Iharkút fish remains referred to the mainly marine, extinct order Pycnodontiformes consist of a vomer, dozens of prearticulars and hundreds of isolated teeth. Based on recent studies, these remains resemble the genus *Coelodus* at best, though on the basis of the prearticulars two morphotypes can be distinguished. Their bean-shaped teeth sitting in their massive jaws in multiple rows were excellent for crushing hard-shelled prey (bivalves and gastropods). It is well visible on many Iharkút specimens that the teeth were strongly worn (in many cases to their bases), which suggests the intensive use of the teeth (GULYÁS 2008, 2009).

##### *Atractosteus* sp.

The order of gars (Lepisosteiformes) is represented at Iharkút by jaw fragments, teeth, vertebrae and scales, of which teeth are the most frequently found remains. These teeth have a characteristic shape: they are conical with the crown

having a lance-shaped apex and a basal part ornamented with apical ridges. Similar lanceolate teeth are characteristic for the genus *Atractosteus*, still living today, but also frequent in several European Late Cretaceous localities. Besides teeth, short, slightly opisthocoelous vertebrae and glossy, rhomboidal ganoid scales are also known from Iharkút (GULYÁS 2009).

#### Amphibia

##### cf. *Albanerpeton* sp. A

Although this material is fragmentary but can be assigned to Albanerpetontidae. Two albanerpetontid autapomorphies are present in the seven dentaries: (1) symphyseal prongs are present, (2) non-pedicellate teeth with labiolingually compressed crowns bearing three mesiodistally oriented cuspules. Several features on the premaxilla, such as the suprapalatal pit appearing to be moderate in size relative to pars dorsalis and being prolonged as well as the opening of the closed Meckelian canal located posteriorly on the dentary, also suggest the assignment to the genus *Albanerpeton* (VENCZEL & GARDNER 2005).

##### cf. *Albanerpeton* sp. B

This right dentary is rather fragmentary but its teeth are diagnostic for albanerpetontids in their structure, arrangement and attachment. It is about four times larger than the other specimens and it is the biggest described within the family Albanerpetontidae (SZENTESI *et al.* 2013).

These above-mentioned albanerpetontids from the Iharkút paleovertebrate locality are the oldest occurrence of the family in the European Upper Cretaceous.

#### *Bakonybatrachus fedori* Szentesi et Venczel, 2012

(Fig. 1)

*Bakonybatrachus fedori* is a small frog with an estimated snout-vent length of about 25–30 mm according to the method used by ESTEBAN *et al.* (1995). It differs from gobiatine, bombinatorine, alytine frogs and *Callobatrachus*, as well as from the incertae sedis anurans *Hatzegobatrachus* and *Yizhoubatrachus*, in the presence of a well-developed iliac crest (EVANS *et al.* 2003, VENCZEL & CSIKI 2003). Its ilium differs from discoglossine frogs with the exception of members of *Discoglossus*, by its dorsal protuberance being lower than that of the iliac crest and provided with a thickened and flattened dorsolateral surface circumscribed by a shallow groove. It differs also from *Discoglossus*, *Latonia*, *Paradiscoglossus* and *Paralatonina* in its more robustly built dorsal acetabular expansion and in its smaller ventral acetabular expansion (e.g. EVANS *et al.* 2003, SZENTESI & VENCZEL 2012).

*Hungarobatrachus szukacsi* Szentesi et Venczel, 2010  
(Fig. 2)

A middle-sized anuran with an estimated snout-vent length of about 50–60 mm according to the method used by ESTEBAN *et al.* (1995). Differs from all anurans in the very high (i.e. 2.5 times higher than the iliac shaft) and vigorous iliac crest which is ornamented laterally by longitudinal grooves and bony ridges, and in the huge interiliac tubercle that medially bears an extensive sutural surface developed at the level of the preacetabular region. The robust iliac crest with a very high dorsal protuberance on this ilium suggest that *Hungarobatrachus* was a good jumper (e.g. PŘIKRYL *et al.* 2009), while the bony infilling in the interiliac gap between the acetabular and preacetabular areas is a typical condition seen in well-swimming frogs (e.g. TRUEB & HANKEN 1992, ROČEK & WUTTKE 2010). Based on its prominent iliac crest, *Hungarobatrachus* evolved from a more terrestrial ancestor and only secondarily acquired adaptations for a more aquatic lifestyle. *Hungarobatrachus szukacsi* is the oldest occurrence of Neobatrachia in the European continent (SZENTESI & VENCZEL 2010).

Pelobatidae gen. et sp. indet.

From this locality, frog fossils different from the previously mentioned ones were also unearthed, these probably belong to the family Pelobatidae (SZENTESI in prep.), and are being under study currently.

Testudines

Dortokidae gen. et sp. indet.

These turtles are poorly known and only represented by characteristic isolated shell elements. Dortokidae is an extinct, shell-based, enigmatic group with poorly resolved phylogenetic position on the turtle tree. They clearly belonged to side-neck turtles (Pleurodira) but their relationships with living taxa or the extinct bothremydids (including *Foxemys trabanti*) are uncertain. Dortokids are endemic to Europe and besides Iharkút they have also been reported from various Late Cretaceous sites in Romania, France and Spain (LAPPARENT DE BROIN & MURELAGA 1999, RABI *et al.* 2013). A single lineage in Romania survived the mass extinction that eradicated all non-avian dinosaurs at the end of the Cretaceous, and only went extinct in the Eocene (VREMIR 2013). The species from Hungary is still not described but preliminary studies indicate that it is very similar to a geologically younger species in Romania and more distantly related to the species from Western Europe.

*Foxemys trabanti* Rabi, Tong et Botfalvai, 2012  
(Fig. 3)

The osteology of *Foxemys trabanti* is very well known by a series of skulls (including the holotype), lower jaws, partial shells, limb bones and vertebrae. It was a relatively large (70–80 cm long) aquatic turtle with a heavy and well-ossified shell and broad triturating surfaces in the skull which is suggestive of a durophagous diet (preying on hard-shelled animals, such as snails or bivalves). *F. trabanti* belonged to side-neck turtles, a group that retracts their head horizontally to the side instead of vertically, originating in the South American part of the ancient Gondwana supercontinent. The closest relatives of *Foxemys*, the bothremydids, are now extinct but some more distantly related living forms (Podocnemididae) are still present in northern South America and Madagascar. However, during the Cretaceous bothremydids had a much wider distribution also including North America, Africa, Madagascar, India and Europe (GAFFNEY *et al.* 2006). *Foxemys trabanti* most likely represents a southern element in the Iharkút fauna that migrated to Europe from North Africa. Similar turtles have also been named in younger sediments in France and Spain, but *F. trabanti* is considered to be endemic to the Iharkút fauna (RABI *et al.* 2012, 2013).

*Kallokibotion* sp.

This enigmatic turtle is very underrepresented in the fauna and only known by a few shell elements. *Kallokibotion* shows a primitive morphology and represents a late survival of an ancient lineage that originated in the Early Jurassic. Consequently, it was already a “living fossil” at the time of the Iharkút ecosystem (NOPCSA 1923, GAFFNEY & MEYLAN 1992, STERLI & DE LA FUENTE 2013). The type and only named species of *Kallokibotion*, *K. bajazidi* Nopcsa, 1923 is reasonably well known from the Upper Cretaceous of Transylvania, Romania and it possessed a heavy, slightly domed shell, curved and strong limb bones and a high skull with a sort of a helmet-like extension over the back of the skull (GAFFNEY & MEYLAN 1992, RABI *et al.* 2013). Apparently, it could not retract its head in the way a modern turtle can do but some sort of sideway retraction might have been possible. Its morphology suggests a rather terrestrial lifestyle. Fragmentary remains have been reported from the Campanian of Austria as well (RABI *et al.* 2013).

Squamata

*Pelsochamops infrequens* Makádi, 2013  
(Fig. 4)

This species is known only from a partial right mandible and two dentary fragments. The barrel-shaped teeth with conical crowns bordered by mesial and distal

accessory ridges, the widely spaced teeth, as well as the lack of transversally expanded crowns of polyglyphanodontines is characteristic for Chamopsiidae. When compared with other members of the family, it gained support that these remains differ significantly from other previously known genera, thus they were described as a new genus and species, *Pelsochamops infrequens*, and provide the first evidence for the occurrence of the family outside North America (MAKÁDI 2013b).

*Bicuspidon* aff. *hatzeiensis* Folie et Codrea, 2005

The most abundant scincomorph at the Iharkút locality is *Bicuspidon* aff. *hatzeiensis*, similar to the polyglyphanodontine *B. hatzeiensis* from Transylvania (FOLIE & CODREA 2005). It differs from the latter in the presence of a small, most distal monocuspid tooth behind the preceding large single-cusped one. Since the distal end of the tooth row of the Transylvanian *Bicuspidon* is unknown, it is not unlikely that also that species had a similar small-sized ultimate tooth. As a result of this, it cannot be excluded neither that the same species lived in both localities, nor that the Iharkút specimens represent a new species. Only new finds can help us to resolve this problem (MAKÁDI 2006).

*Distortodon rhomboideus* Makádi, 2013  
(Fig. 5)

This species, most probably closely related to the species of *Bicuspidon*, also belong to the subfamily Polyglyphanodontinae, and is known from a maxilla and two partial dentaries. Its most important feature is that the labial cusp on its teeth is positioned distally compared to the lingual cusp, giving the tooth crowns a rhomboidal shape in occlusal view. Besides this, the lingual cusps are mesiodistally widened, thus the crowns appear to be tricusped in labial view, and the crowns are also in contact with each other. The distalmost tooth on the maxilla is a tooth smaller even than the same tooth in *B. aff. hatzeiensis*. However, the preceding large monocuspid tooth (which is the last on the dentaries) is not a single conical one, but bears a strong cingulum around the apex (MAKÁDI 2013a).

*Chromatogenys tiliquoides* Makádi et Nydam, 2015  
(Fig. 6)

The single known partial mandible exhibits features common in scincids, cordylids and contogeniids, thus it cannot be referred to any of these clades due to its mixed characters. It cannot be excluded that it belongs to a previously unknown group within Scincomorpha. The study of the dentition provided evi-



dence that this lizard had, at least partially, a durophagous diet and based on recent analogues it might have fed on molluscs, insects, eggs, or even seeds (fruits) (MAKÁDI & NYDAM 2015).

Scincomorpha indet. A, B and C; Lacertilia indet. A and B

Besides the previously described and above mentioned scincomorphan species, several (at least three) other lizards also belonging to this infraorder, and two more, still unidentified lizards are known from the locality based on dentaries. Their study is currently in progress.

*Pannoniasaurus inexpectatus* Makádi, Caldwell et Ósi, 2012  
(Fig. 7)

Regarding the number of finds, the infraorder Anguimorpha is the most abundant at the locality, however, most probably all these remains belong to the first known freshwater mosasaur, *Pannoniasaurus inexpectatus*. The species is represented in the Iharkút material by hundreds of bones (skull and lower jaw elements, vertebrae, ribs, girdle elements and limb bone fragments) and isolated teeth. The importance of *Pannoniasaurus* lies not only in its unique freshwater lifestyle, but also in that with its discovery the distinguishment of the new subfamily Tethysaurinae, including *Pannoniasaurus* and *Tethysaurus* (and perhaps other genera), became necessary (MAKÁDI *et al.* 2012).

Crocodyliformes

*Doratodon carcharidens* Bunzel, 1871

The only fossils unearthed of these small crocodylians are a few skull and lower jaw elements and isolated teeth. The teeth are characteristic in that they greatly resemble the teeth of carnivorous (theropod) dinosaurs: they are laterally flattened, sharp, pointed and the edges are finely serrated. *Doratodon* is an enigmatic crocodylian of the European Late Cretaceous faunas and the best preserved remains are that of *Doratodon carcharidens* from Austria (BUNZEL 1871, BUFFETAUT 1979). However, even this species is only known by its lower and partial upper jaw and some teeth. A separate species, *D. ibericus* has been described from the Upper Cretaceous of Spain (COMPANY *et al.* 2005). Some authors suggest that these crocodylians are related to African and South American taxa (COMPANY *et al.* 2005, BRONZATI *et al.* 2012). The high and laterally compressed, theropod-like skull and dentition are suggestive of terrestrial and carnivorous lifestyle which is consistent with the fragmentary nature of the *Doratodon* fossils from Iharkút.

## Mesoeucrocodylia indet.

Only two partial upper jaws and isolated teeth can be unambiguously assigned to this taxon that shows strong affinities with *Theriosuchus*. This taxon is characterised by a relatively high skull and small, slightly bulbous rear teeth, therefore contrasting the morphology of the only other known Late Cretaceous *Theriosuchus* species, *T. sympiestodon* from Romania (MARTIN *et al.* 2010, 2014). *Theriosuchus* was one of the first fossil crocodylian to be named in the 19th century and it is best known from the Late Jurassic and Early Cretaceous of Europe. Together with other “survival” forms such as certain dinosaurs, crocodylians and turtles from Iharkút and other Late Cretaceous sites in Europe, *Theriosuchus* is recognised as an additional relict of much older Early Cretaceous ancestral faunas. The island geography of Europe during the Late Cretaceous might have favoured the survival of such relict forms. Recent studies have argued for a wide distribution of *Theriosuchus*-like forms in the Late Cretaceous of Europe (MARTIN *et al.* 2010, 2014).

## Eusuchia indet.

Several skull and mandibular elements from Iharkút are assigned to a mid-sized Eusuchian crocodylian greatly resembling the genus *Allodaposuchus* (NOPCSA 1928) though smaller in size (170 cm estimated body length). *Allodaposuchus* was closely related to the common ancestor of modern-day alligators, crocodiles and gharials (DELFINO *et al.* 2008). It was a generalised form and superficially resembled a modern alligator or caiman. This group of crocodylians is endemic to the Cretaceous of Europe and they also might be related to *Iharkutosuchus* (RABI & DELFINO 2012). The morphology of the skull suggests that they most likely led a semiaquatic, omnivorous lifestyle, again similarly to alligators. *Allodaposuchus* has a key role in our understanding of the origin of the major modern-day crocodylian lineages, and therefore the material from Iharkút is of great importance (BUSCALIONI *et al.* 2001).

*Iharkutosuchus makadii* Ósi, Clark et Weishampel, 2007  
(Fig. 8)

One of the most spectacular assemblages of vertebrate fossils of the Iharkút locality are the cranial remains of *Iharkutosuchus makadii*. Study of the various skulls, mandibles and teeth resulted in a phylogenetic context in which *Iharkutosuchus* is the closest relative of *Hylaeochampsia* from the Barremian of the Isle of Wight, both representing a lineage (Hylaeochampsidae) of basal

eusuchian crocodyliforms. The type of *Iharkutosuchus* is the most informative skull within the family. Besides various osteological features, the dentition and dental wear pattern indicate that this species was able to move its mandibles both mediolaterally and anteroposteriorly. This technique helped to crush and grind the food particles (consisting of various plant matter, including seeds and fruits) during occlusion (ŐSI 2008a, ŐSI *et al.* 2007, ŐSI & WEISHAMPEL 2009).

#### Ornithischia

*Hungarosaurus tormai* Ősi, 2005

(Fig. 9)

Ornithischian dinosaurs are represented in Iharkút by four different taxa, among which the best known and firstly described is *Hungarosaurus tormai*, a 4–4.5 m long ankylosaurian herbivorous dinosaur. Characteristic features of *Hungarosaurus* were the 1:1 forelimb-hindlimb proportions, the paravertebral elements and the dorsally hypertrophied cerebellum suggesting a more sophisticated cerebral co-ordination of posture and movement, and perhaps a more cursorial locomotory habit than predicted for other ankylosaurs (ŐSI 2005, ŐSI & MAKÁDI 2009, ŐSI *et al.* 2014a, b).

cf. *Struthiosaurus* sp.

Besides *Hungarosaurus*, an other ankylosaurian dinosaur, *Struthiosaurus*, has been recognised in Iharkút on the basis of a humerus. The new fossil demonstrates the sympatric coexistence of two different nodosaurid ankylosaurs (a smaller, robust form with 2–2.5 m total body length and a larger, cursorial form with 4–4.5 m body length) in the Iharkút fauna. This also suggests that the pattern of the European ankylosaur diversity was more complex than previously thought (ŐSI & PRONDVAI 2013).

*Mochlodon vorosi* Ősi, Prondvai, Butler et Weishampel, 2012

(Fig. 10)

Rhabdodontid dinosaurs, a group known from almost all Late Cretaceous localities of Europe, are represented in Iharkút by a new, small-bodied (body length: 1.8–2 m) species, *Mochlodon vorosi*. Remains of this form strongly resemble the bones of the slightly younger, Austrian species *Mochlodon suessi*, the dentaries of the two species, however, show significant differences (ŐSI *et al.* 2012a).

*Ajkaceratops kozmai* Ósi, Butler et Weishampel, 2010  
(Fig. 11)

One of the most unexpected discoveries in Iharkút were the remains of a ceratopsian dinosaur. Except for a few questionable remains from Belgium and Sweden, this group was previously known only from Asia and North America. The ceratopsian remains from Iharkút have been referred to a new genus and species, *Ajkaceratops kozmai* and show great affinities with the *Bagaceratops*–*Protoceratops* clade of the Central Asian coronosaurians. *Ajkaceratops* remains suggest that at least one group of Asian ceratopsians reached the European archipelago during the Cretaceous (ÓSI *et al.* 2010b).

Saurischia  
Abelisauridae indet.

Among the three different taxa of non-avian theropod dinosaurs from Iharkút, small-bodied (1.5–2 m body length) abelisaurid forms have been also identified based on a few remains. Together with a few other indications from the Late Cretaceous of France and Spain these fossils provide the first evidence that during the early Late Cretaceous the western Tethyan archipelago was inhabited by both Gondwanan and Euramerican members of theropod dinosaurs (ÓSI *et al.* 2010a, ÓSI & BUFFETAUT 2011).

Tetanurae indet.

The top-predator of the Late Cretaceous Iharkút ecosystem was a 4–4.5 m long basal Tetanuran theropod dinosaur. Fossils of this beast are mainly isolated teeth but some postcranial elements could also belong to this taxon (ÓSI *et al.* 2010a). Neither the abelisaurids, nor these tetanurans are represented by remains with specific diagnostic characters.

*Pneumatoraptor fodori* Ósi, Apesteguía et Kowalewski, 2010  
(Fig. 12)

Among the Iharkút theropods a small bodied paravian form is also known. *Pneumatoraptor fodori* was described on the basis of a diagnostic scapulocoracoid. Among its diagnostic features is the presence of a wide opening in a large, circular pneumatic foramen ventral to the coracoid foramen (2 mm in diameter) that opens towards the coracoid tubercle and is also in connection with the hollow scapular blade. This feature further supports the earlier hypothesis that

pneumaticity in theropod dinosaurs was present not only in the case of the cranial and axial elements but also in the appendicular skeleton (ŐSI *et al.* 2010a).

#### Aves

*Bauxitornis mindszentyae* Dyke et Ősi, 2010  
(Fig. 13)

Bird remains are very rare fossils in Iharkút. Close to one dozen limb bones can be referred to this group and most of these fragile fossils belong to the basal lineage Enantiornithes. Among these fossils an almost complete tarsometatarsus differs from that of any other enantiornithines and has been referred to a new genus and species, *Bauxitornis mindszentyae* (DYKE & ŐSI 2010).

#### Enantiornithes indet.

Besides the large-sized enantiornithine fossils including the tarsometatarsus of *Bauxitornis mindszentyae*, a 2.2 cm long small femur may represent an other form within the group (ŐSI 2008b).

#### Pterosauria

*Bakonydraco galaczi* Ősi, Weishampel et Jianu, 2005  
(Fig. 14)

The Iharkút locality is one of the most productive localities concerning pterosaur fossils. More than one hundred fossils can be referred to flying reptiles among which more than 60 specimens are the symphyseal regions of azhdarchid pterosaur mandibles, indicating the accumulation of the bones of at least 60 individuals. The most important specimen is a complete, 29 cm long mandible which was described as *Bakonydraco galaczi*. It represents the best preserved azhdarchid lower jaw in the world. This species was a mid-sized azhdarchid with edentulous jaws and relatively deep ventral mandibular crest on the symphyseal region (ŐSI *et al.* 2005, 2011).

#### Pterodactyloidea indet.

Morphometric and histological studies of the 60 azhdarchid pterosaur symphyseal fragments indicated that three very small specimens of that assemblage, despite their sizes, are from adult or subadult individuals. Since these specimens are three to four times smaller than the rest of the assemblage it is suggested that they represent a second pterodactyloid (perhaps azhdarchid) pterosaur taxon in the Iharkút fauna (PRONDVAI *et al.* 2014).

THE VERTEBRATE FAUNA OF THE MARINE TRIASSIC VILLÁNY  
LOCALITY

*Construction site, Csukma Formation, Templomhegy Dolomite Member (Ladinian)*

Sauropterygia  
cf. *Cyamodus* sp.  
(Fig. 15)

Several teeth can be assigned to placodontians. Although varying in size and shape, all of them have non-rectangular, more or less rounded shape with low and flat crowns. All teeth are fragmentary thus the thickness of the enamel coat can be observed in cross-sections (it ranges between 0.7 to 1.0 mm). The size and shape of the Villány specimens clearly differ from the teeth of *Placochelys* or *Psephoderma* known from the Upper Triassic of Central Europe. Contrarily, the Villány specimens are quite similar in shape and size to the teeth of some species of *Cyamodus*, e.g. to the teeth of *Cyamodus* sp. described from the Upper Ladinian – Lower Carnian of Slovenia (RIEPPPEL 2001*b*, BUFFETAUT & NOVAK 2008). Based on these, the Hungarian specimens can be referred to as cf. *Cyamodus* sp. which supports the Ladinian age of the embedding rocks (ÓSI *et al.* 2013).

*Nothosaurus* sp.  
(Figs 16–18)

One of the most important remains is a fragmentary mandible with teeth that can be referred tentatively to *Nothosaurus* sp. (VER 2013.1.) (Fig. 16). It differs from *Simosaurus* in the lack of an anteroposteriorly elongated, massive symphysis (Rieppel 1994). The Villány specimen also differs from *Lariosaurus* because the mandible of the latter genus has a longer than wide symphysis (RIEPPPEL 2000). In *Germanosaurus* and *Cymatosaurus*, and in several species of *Nothosaurus* the mandible or the symphyseal region of the mandible is not preserved. VER 2013.1. shows some similarities with that of *N. marchicus* but in some anatomical aspects of the symphyseal region it is most similar to that of *N. giganteus* (RIEPPPEL & WILD 1996, RIEPPPEL 2000, 2001*a*, LI & RIEPPPEL 2004).

Postcranial material is represented also by fragmentary ribs, girdle elements, and limb bones, however, several dozens of isolated vertebral centra (Fig. 17), and neural arches (Fig. 18) have been discovered. Based on the features of these materials the Villány specimen has strongly elongate neural spine which is characteristic of *N. mirabilis*. However, the largest complete neural arch with a strongly elongate neural spine is quite similar in size to that of a dorsal vertebra described from Ladinian sediments of Northern Italy, referred to as *Nothosaurus* cf. *N. giganteus*,

and is much larger than which was described for *N. mirabilis* (RIEPEL & WILD 1996, DALLA VECCHIA & CARNEVALE 2011). If the fragmentary mandible and the postcranial remains represent the same species of *Nothosaurus*, that means that this species had combined features of three species. The postcranial elements from Villány can be referred tentatively to *Nothosaurus* sp. until more complete, associated material helps to clarify their taxonomic status (ÖSI *et al.* 2013).

Most species of *Nothosaurus* are known from Middle Triassic deposits, although a few of them have been recorded from uppermost Lower and lower Upper Triassic sediments. *N. marchicus* is known from Upper Anisian, *N. giganteus* from the uppermost Anisian to uppermost Ladinian, and *N. mirabilis* from the Upper Anisian to Upper Ladinian sediments (RIEPEL 2000).

The Villány specimen cannot be assigned to a certain species, but its symphyseal morphology, which bears more important taxonomic features than the postcranial elements, indicates close affinity with Middle Triassic (probably Ladinian) species (ÖSI *et al.* 2013).

Archosauromorpha  
Archosauriformes? indet.

Among the vertebrate remains, there is also a hollow, long bone, of which histological study excluded its assignment to any of the above mentioned clades. Together with the purplish-brownish, clayey sediment in its medullar cavity, it suggests the presence of a terrestrial reptilian (Archosauriformes?) (ÖSI *et al.* 2013).

*Road-cut, Mészhegy Sandstone Formation (Carnian)*

Chondrichthyes  
(Figs 19–21)

The formation yielded hundreds of isolated teeth and bone fragments. The majority of finds suitable for determination belongs to cartilaginous fishes, within that especially to sharks (*Lissodus* sp., *Palaeobates* sp., *Hybodus* sp.) from the superfamily Hybodontoidae. Members of the group lived from the Permian until the Late Cretaceous and are frequent faunal elements of similar Triassic marine vertebrate localities (ÖSI *et al.* 2013).

Osteichthyes  
(Figs 22–23)

The other large portion of the determinable finds from the Mészhegy Sandstone Formation consists of the teeth and scales of bony fishes. Besides teeth

resembling the genus *Sphaerodus* (Fig. 22), a member of the order Pycnodontiformes, remains similar to the acipenseriform *Saurichthys* (Fig. 23) were also found (Ósi *et al.* 2013).

Sauropterygia  
(Figs 24–25)

Strongly abraded, reworked tooth fragments of placodontians (Fig. 24) and nothosaurians (Fig. 25) were also found in the screenwashing residues (Ósi *et al.* 2013).

Archosauromorpha  
Archosauriformes? indet.  
(Fig. 26)

Similarly to the bone fragment found in the Templomhegy Dolomite at the construction site, some fragmentary teeth suggest the presence of terrestrial archosauriform reptiles also at this site (Ósi *et al.* 2013).

*Road-cut, Somssichhegy Limestone Formation (Pliensbachian)*

Chondrichthyes

The lowermost, coarse-grained sandstone beds of the Lower Jurassic (Pliensbachian) Somssichhegy Limestone Formation yielded hundreds of teeth and bone remains that were reworked from Triassic rocks. Among these, the teeth and scales of hybodont sharks (*Palaeobates*, *Lissodus*), also characteristic for the underlying Mészhegy Sandstone Formation, are abundant (Ósi *et al.* 2013).

Sauropterygia  
(Figs 27–28)

Among the vertebrate remains reworked from the Triassic, teeth and bone remains of sauropterygians (placodonts and nothosaurs) are frequent (Ósi *et al.* 2013).

RESULTS

With the discovery of the Iharkút Late Cretaceous continental vertebrate locality, it was possible to explore the first systematically collectable Mesozoic vertebrate locality in Hungary and to study its complex vertebrate fauna. Based on the finds, we were able to recognise 35 different vertebrate, which represent the



following groups: pycnodontiform and lepisosteiform fishes; discoglossid, pelobatid and other frogs, as well as albanerpetontid amphibians; bothremydid, dorktokid and *Kallokibotion*-related turtles; polyglyphanodontine, chamopsiid and other scincomorphan lizards, as well as mosasaurs; sebecosuchian, *Theriosuchus*-related and hylaeochampsid crocodiles; azhdarchid pterosaurs; primitive tetanuran, abelisaurid and paravian theropods, enantiornithine birds, nodosaurid, rhabdodontid and ceratopsian dinosaurs. Some of these species or genera were previously unknown and are described only from the Iharkút locality, their type material is housed in the collection of the HHNM (Table 1).

The Iharkút locality is considered important in faunistical and paleobiogeographical aspects. Though the majority of the vertebrate remains collected at the site is referred to families also present in the faunas of other European localities (Transylvania, Austria, France, Spain), at genus or species level there are significant differences. Several of the species discovered (e.g. *Pannoniasaurus inexpectatus*, *Hungarosaurus tormai*, *Iharkutosuchus makadii*, tetanuran theropods) have primitive characters but they are 30–40 million years younger than their closest relatives. The abundance of new, and in many cases specialized forms (e.g. freshwater pycnodontiforms and mosasaurs) and the presence of primitive taxa suggests that the landmass, formed in the area of the present Transdanubian Central Range 85 million years ago, was somehow isolated and might have existed as an island, or part of a larger island for a certain period of time in the European Archipelago extending in the western part of the Tethys Ocean. Iharkút species most probably lived and evolved in isolation for a long time, a hypothesis that hopefully gains more support with the help of histological analyses, planned to be conducted in the future. The faunistical novelties of the Iharkút locality are also the result of the fact that the strata which have yielded the remains are a few million years older than the other European Late Cretaceous vertebrate localities. It represents a time interval which was almost unknown in Europe in terms of continental vertebrates. Thus the vertebrate material of the locality is extremely important for the clarification of Cretaceous paleobiogeographic connections.

The classical outcrop on the Templom Hill in Villány, now complemented by the new locality at the construction site, became the second systematically collectable Mesozoic vertebrate locality in Hungary. Despite the fact that research was started only a few years ago, hundreds of finds were unearthed and taken to the HHNM also from this place. From the construction site, where the new outcrop is situated, the Templomhegy Dolomite yielded an assemblage composed of more than 500 bones and teeth: nothosaurian and placodontian remains (including a partial mandible referred to the genus *Nothosaurus*), as well as a bone possibly originating from a terrestrial reptile. These finds support the Middle Triassic (Ladinian) age and shallow marine depositional environment of the formation.

The discovered sauropterygian remains (Placodontia, Nothosauria) belong to faunal elements especially characteristic for ‘muschelkalk’ and ‘lettenkeuper’ (Ladinian) strata, and are very similar to the Germanic and Alpien sauropterygian fauna from the end of the Middle Triassic. In the Mészhegy Sandstone Formation of the classical road-cut hundreds of isolated teeth and bone fragments were found. These are mostly teeth and scales of cartilaginous (*Lissodus*, *Palaeobates*, *Hybodus*) and bony (*Saurichthys*, ?*Sphaerodus* sp.) fishes, and heavily worn, reworked tooth fragments of nothosaurs and placodonts. Some fragmentary teeth indicate the presence of terrestrial archosauriform reptiles. The Somssichhegy Limestone Formation also yielded hundreds of teeth, bone fragments, and scales, reworked from the Triassic sediments, originating from nothosaurian and placodont reptiles, as well as from hybodont sharks (*Palaeobates*, *Lissodus*). The study of the Villány sites (construction site, road-cut) conducted in the last year indicates that the discovered Triassic vertebrate remains are the forerunners of an important material, yet to be explored in the future, that can provide new information on the composition and distribution of the Middle and Late Triassic vertebrate fauna of Europe. These finds might have an important role in the dating and the paleoenvironmental reconstruction of the poorly known Mészhegy Sandstone Formation, moreover, they can provide insight into the vertebrate faunal changes during the deposition of the Templomhegy Dolomite Member and the Mészhegy Sandstone Formation.

\*

*Acknowledgements* – The authors are grateful to the participants of the Iharkút and Villány excavations, to the staffs of the Eötvös University Department of Palaeontology, of the HNHM Department of Palaeontology and Geology, and of the Institute of Geography of the University of Pécs. Research was funded by the Hungarian Scientific Research Fund (OTKA NF-84193 grant) and the HAS–ELTE “Momentum” Program (MTA–ELTE Lendület Program, grant no.: 95102), and previously by the OTKA T-39045 and PD-73021 grants, the National Geographic Society, the Jurassic Foundation, the MOL Plc., and the Hantken Miksa Foundation. Besides many others, field work at Iharkút was supported by the Bakony Bauxite Mining Ltd., the Geovol Ltd., the Bakony Dino Park Ltd., the Céltrans 97 Ltd., the Forrás Guest House, as well as József Ceglédi. In Villány, the Maul Winery, the First Villány Pálinka House Ltd., the Fülemlé Inn, the Danube-Drava National Park, Alajos Wunderlich, and many others provided vital help.

## IRODALOM – REFERENCES

- BOTFALVAI G., ÓSI A. & MINDSZENTY A. (2015): Taphonomic and palaeoecologic investigations of the Late Cretaceous (Santonian) Iharkút vertebrate assemblage (Bakony Mts, Northwestern Hungary). – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **417**: 379–405. [Online hozzáférhető 2014. október 13. óta – Available online since 13 October 2014: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0031018214004878>]

- BRONZATI M., MONTEFELTRO F. C. & LANGER M. C. 2012: A species-level supertree of Crocodyliformes. – *Historical Biology* **24**: 598–606.
- BUFFETAUT E. 1979: Revision der Crocodylia (Reptilia) aus den Gosau-Schichten (Ober-Kreide) von Österreich. – *Beiträge zur Paläontologie von Österreich* **6**: 89–105.
- BUFFETAUT E. & NOVAK M. 2008: A cyamodont placodont (Reptilia: Sauropterygia) from the Triassic of Slovenia. – *Palaeontology* **51**: 1301–1306.
- BUNZEL E. 1871: Die Reptilfauna der Gosauformation in der Neuen Welt bei Wiener-Neustadt. – *Abhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Geologischen Reichsanstalt* **5**: 1–18.
- BUSCALIONI A. D., ORTEGA F., WEISHAMPEL D. B. & JIANU C. M. 2001: A revision of the Crocodyliform *Allodaposuchus precedens* from the Upper Cretaceous of the Hateg Basin, Romania. Its relevance in the phylogeny of Eusuchia. – *Journal of Vertebrate Paleontology* **21**: 74–86.
- COMPANY J., SUBERBIOLA X.-P., RUIZ-OMENACA J. I. & BUSCALIONI A. D. 2005: A new species of *Doratodon* (Crocodyliformes: Ziphosuchia) from the Late Cretaceous of Spain. – *Journal of Vertebrate Paleontology* **25**: 343–353.
- DALLA VECCHIA F. M. & CARNEVALE G. 2011: Ceratodontoid (Dipnoi) calvarial bones from the Triassic of Fucea, Carnic Alps: the first Italian lungfish. – *Italian Journal of Geosciences* **130**: 128–135.
- 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**: 111–122.
- DYKE G. J. & ÓSI A. 2010: A review of Late Cretaceous fossil birds from Hungary. – *Geological Journal* **45**: 434–444.
- ESTEBAN M., CASTANET J. & SANCHÍZ B. 1995: Size inferences based on skeletal fragments of the common European frog *Rana temporaria* L. – *Herpetological Journal* **5**: 229–235.
- EVANS B. J., BROWN R. M., MCGUIRE J. A., SUPRIATNA J., ANDAYANI N., DIESMOS A. & ISKANDAR D. 2003: Phylogenetics of Fanged Frogs: Testing Biogeographical Hypotheses at the Interface of the Asian and Australian Faunal Zones. – *Systematic Biology* **52**: 794–819.
- FOLIE A. & CODREA V. 2005: New lissamphibians and squamates from the Maastrichtian of Hateg Basin, Romania. – *Acta Palaeontologica Polonica* **50**: 57–71.
- GAFFNEY E. S. & MEYLAN P. A. 1992: The Transylvanian turtle *Kallokibotia*, a primitive cryptodire of Cretaceous age. – *American Museum Novitates* **3040**: 1–37.
- GAFFNEY E. S., TONG H. & MEYLAN P. A. 2006: Evolution of the side-necked turtles: The families Bothremydidae, Euraxemydidae, and Araripemydidae. – *Bulletin of the American Museum of Natural History* **300**: 1–698.
- GULYÁS P. 2008: Édesvízi Pycnodontiformes halak a felső-kréta (santoni) Csehbányai Formációból (Iharkút, Bakony). [Freshwater pycnodontiform fishes from the Upper Cretaceous (Santonian) Csehbánya Formation (Iharkút, Bakony Mts).]. – In: PÁLFY J. & BOSNAKOFF M. (eds): *Program, Előadáskivonatok, Kirándulásvezető, 11. Magyar Őslénytani Vándorgyűlés, 2008. május 22–24., Szögliget. [Programme, Abstracts, Excursion Guide, 11th Hungarian Paleontological Field Meeting, Szögliget.]* Magyarhoni Földtani Társulat Őslénytani-Rétegtani Szakosztálya, Budapest, pp. 12–13.
- GULYÁS P. 2009: The fish fauna of the Late Cretaceous (Santonian) continental vertebrate locality of Iharkút (Bakony Mountains, Hungary). – *Journal of Vertebrate Paleontology* **29**: 109A.
- LAPPARENT DE BROIN F. & MURELEGA X. 1999: Turtles from the Upper Cretaceous of Laño (Iberian peninsula). – *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Alava* **14**(Número Especial 1): 135–211.

- LI J. L. & RIEPPEL O. 2004: A new nothosaur from Middle Triassic of Guizhou, China. – *Vertebrata Palasiatica* **42**: 1–12.
- MAKÁDI L. 2006: Bicuspidon aff. hatzegiensis (Squamata: Scincomorpha: Teiidae) from the Upper Cretaceous Csehbánya Formation (Hungary, Bakony Mts). – *Acta Geologica Hungarica* **49**: 373–385.
- MAKÁDI L. 2013a: A new polyglyphanodontine lizard (Squamata: Borioteiioidea) from the Late Cretaceous Iharkút locality (Santonian, Hungary). – *Cretaceous Research* **46**: 166–176.
- MAKÁDI L. 2013b: The first known chamopsiid lizard (Squamata) from the Upper Cretaceous of Europe (Csehbánya Formation; Hungary, Bakony Mts). – *Annales de Paléontologie* **99**: 261–274.
- MAKÁDI L. & NYDAM R. L. (2015): A new durophagous scincomorph lizard from the Late Cretaceous Iharkút locality (Hungary, Bakony Mts). – *Paläontologische Zeitschrift* (available online 23 December 2014). doi: 10.1007/s12542-014-0253-1.
- MAKÁDI L., CALDWELL M. W. & ŐSI A. 2012: The First Freshwater Mosasauroid (Upper Cretaceous, Hungary) and a New Clade of Basal Mosasauroids. – *PLoS ONE* **7**: e51781. doi:10.1371/journal.pone.0051781
- 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., RABI M., CSIKI Z. & VASILE S. 2014: Cranial morphology of Theriosuchus sympiestodon (Mesoeucrocodylia, Atoposauridae) and the widespread occurrence of Theriosuchus in the Late Cretaceous of Europe. – *Journal of Paleontology* **88**: 444–456.
- NOPCSA F. 1923: Kalkibotón, a primitive amphychelidean tortoise from the uppermost Cretaceous of Hungary. – *Paleontologia Hungarica* **1**: 1–34.
- NOPCSA F. 1928: Paleontological notes on Reptilia. 7. Classification of the Crocodylia. – *Geologica Hungarica, Series Paleontologica* **1**: 75–84.
- ŐSI A. 2005: Hungarosaurus tormai, a new ankylosaur (Dinosauria) from the Upper Cretaceous of Hungary. – *Journal of Vertebrate Paleontology* **25**: 370–383.
- ŐSI A. 2008a: Cranial osteology of Iharkutosuchus makadii, a Late Cretaceous basal eusuchian crocodyliform from Hungary. – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* **248**: 279–299.
- ŐSI A. 2008b: Enantiornithine bird remains from the Late Cretaceous of Hungary. – *Oryctos* **7**: 55–60.
- ŐSI A. & BUFFETAUT E. 2011: Additional non-avian theropod and bird remains from the early Late Cretaceous (Santonian) of Hungary and a review of the European abelisauroid record. – *Annales de Paléontologie* **97**: 35–49.
- ŐSI A. & MAKÁDI L. 2009: New remains of Hungarosaurus tormai (Ankylosauria, Dinosauria) from the Upper Cretaceous of Hungary: skeletal reconstruction and body mass estimation. – *Paläontologische Zeitschrift* **83**: 227–245.
- ŐSI A. & MINDSZENTY A. 2009: Iharkút, dinosaur-bearing alluvial complex of the Csehbánya Formation. – In: BABINSZKY E. (ed.): *Cretaceous sediments of the Transdanubian Range*. Hungarian Geological Society, Budapest, pp. 51–63.
- ŐSI A. & PRONDVAI E. 2013: Sympatry of two ankylosaurs (Hungarosaurus and cf. Struthiosaurus) in the Santonian of Hungary. – *Cretaceous Research* **44**: 58–63.
- ŐSI A. & WEISHAMPEL D. B. 2009: Jaw mechanism and dental function in the Late Cretaceous basal eusuchian Iharkutosuchus. – *Journal of Morphology* **270**: 903–920.
- ŐSI A., APESTEGUÍA S. & KOWALEWSKI M. 2010a: Non-avian theropod dinosaurs from the early Late Cretaceous of Central Europe. – *Cretaceous Research* **31**: 304–320.

- ŐSI A., BUFFETAUT E. & PRONDVAI E. 2011: New pterosaurian remains from the Late Cretaceous (Santonian) of Hungary (Iharkút, Csehbánya Formation). – *Cretaceous Research* **32**: 456–463.
- ŐSI A., BUTLER R. & WEISHAMPEL D. B. 2010b: A Late Cretaceous ceratopsian dinosaur from Europe with Asian affinities. – *Nature* **465**: 466–468.
- ŐSI A., CLARK J. M. & WEISHAMPEL D. B. 2007: First report on a new basal eusuchian crocodyli-form with multi-cusped teeth from the Upper Cretaceous (Santonian) of Hungary. – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* **243**: 169–177.
- ŐSI A., PEREDA-SUBERBIOLA X. & FÖLDES T. 2014a: Partial skull and endocranial cast of the ankylosaurian dinosaur *Hungarosaurus* from the Late Cretaceous of Hungary: implications for locomotion. – *Palaeontologia Electronica* **17**: 1–18.
- ŐSI A., WEISHAMPEL D. B. & JIANU C. M. 2005: First evidence of azhdarchid pterosaurs from the Late Cretaceous of Hungary. – *Acta Palaeontologica Polonica* **50**: 777–787.
- ŐSI A., BARRETT P. M., FÖLDES T. & TOKAI R. 2014b: Wear Pattern, Dental Function, and Jaw Mechanism in the Late Cretaceous Ankylosaur *Hungarosaurus*. – *The Anatomical Record* **297**: 1165–1180.
- ŐSI A., PRONDVAI E., BUTLER R. & WEISHAMPEL D. B. 2012a: Phylogeny, histology and inferred body size evolution in a new rhabdodontid dinosaur from the Late Cretaceous of Hungary. – *PLoS ONE* **7**: e44318. doi:10.1371/journal.pone.0044318
- ŐSI A., RABI M., MAKÁDI L., SZENTESI Z., BOTFALVAI G. & GULYÁS P. 2012b: The Late Cretaceous continental vertebrate fauna from Iharkút (Western Hungary): a review. – In: GODEFROIT P. (ed.): *Bernissart Dinosaurs and Early Cretaceous Terrestrial Ecosystems*. Indiana University Press, Bloomington, pp. 532–569.
- ŐSI A., POZSGAI E., BOTFALVAI G., GÖTZ A. E., MAKÁDI L., HAJDU Zs., CSENGŐDI D., CZIRJÁK G., SEBE K. & SZENTESI Z. 2013: The first report of Triassic vertebrate assemblages from the Villány Hills (Southern Hungary). – *Central European Geology* **56**: 297–335.
- PŘIKRYL T., AERTS P., HAVELKOVÁ P., HERREL A. & ROČEK Z. 2009: Pelvic and thigh musculature in frogs (Anura) and origin of anuran jumping locomotion. – *Journal of Anatomy* **214**: 100–139.
- PRONDVAI E., BODOR E. R. & ŐSI A. 2014: Does morphology reflect osteohistology-based ontogeny? A case study of Late Cretaceous pterosaur jaw symphyses from Hungary reveals hidden taxonomic diversity. – *Paleobiology* **40**: 288–321.
- RABI M. & DELFINO M. 2012: A Reassessment of the „Alligatoroid” Eusuchian from the Late Cretaceous of Hungary and its Taxonomic Implications. – In: ROYO-TORRES R., GASCÓ F. & ALCALÁ L. (eds): *10<sup>th</sup> Meeting of the European Association of Vertebrate Paleontologists. Fundamental* **20**: 203–206.
- 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* (available online 18 October 2014): doi: 10.1016/j.gr.2014.09.015.
- RABI M., TONG H. & BOTFALVAI G. 2012: A new species of the side-necked turtle *Foxemys* (Pelomedusoides: Bothremydidae) from the Late Cretaceous of Hungary and the historical biogeography of the Bothremydini. – *Geological Magazine* **149**: 662–674.
- RABI M., VREMIR M. & TONG H. 2013: Preliminary overview of Late Cretaceous turtle diversity in eastern Central Europe (Austria, Hungary, and Romania). – In: BRINKMAN D. B., HOLROYD P. A. & GARDNER J. D. (eds): *Morphology and Evolution of Turtles: Origin and Early Diversification*. Springer, Dordrecht, pp. 307–336.

- RIEPPPEL O. 1994: Osteology of *Simosaurus gaillardoti*, and the phylogenetic interrelationships of stem-group Sauropterygia. – *Fieldiana (Geology)*, new series **28**: 1–85.
- RIEPPPEL O. 2000: *Sauropterygia I. Placodontia, Pachypleuroosauria, Nothosauroida, Pistosauroida. Handbuch der Paläoherpetologie, Teil 12A.* – Friedrich Pfeil, München, 134 pp.
- RIEPPPEL O. 2001a: A new species of *Nothosaurus* (Reptilia: Sauropterygia) from the Upper Muschelkalk (Lower Ladinian) of southwestern Germany. – *Palaeontographica, Abteilung A* **263**: 137–161.
- RIEPPPEL O. 2001b: The cranial anatomy of *Placochelys placodonta* Jaekel, 1902, and a review of the Cyamodontoidea (Reptilia, Placodonta). – *Fieldiana (Geology)*, new series **45**: 1–104.
- RIEPPPEL O. & WILD R. 1996: A revision of the genus *Nothosaurus* (Reptilia, Sauropterygia) from the Germanic Triassic, with comments on the status of *Conchiosaurus clavatus*. – *Fieldiana (Geology)*, new series **34**: 1–82.
- ROČEK Z. & WUTTKE M. 2010: Amphibia of Enspel (Late Oligocene, Germany). – *Paleobiology and Palaeoenvironments* **90**: 321–340.
- STERLI J. & DE LA FUENTE M. S. 2013: New evidence from the Palaeocene of Patagonia (Argentina) on the evolution and palaeo-biogeography of Meiolaniformes (Testudinata, new taxon name). – *Journal of Systematic Palaeontology* **11**: 835–852.
- SZENTESI Z. & VENCZEL M. 2010: An advanced anuran from the Late Cretaceous (Santonian) of Hungary. – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie –Abhandlungen* **256**: 291–302.
- SZENTESI Z. & VENCZEL M. 2012: A new discoglossid frog from the Late Cretaceous (Santonian) of Hungary. – *Cretaceous Research* **34**: 327–333.
- SZENTESI Z., GARDNER J. D. & VENCZEL M. 2013: Albanerpetontid amphibians from the Late Cretaceous (Santonian) of Iharkút, Hungary, with remarks on regional differences in Late Cretaceous Laurasian amphibian assemblages 1, 2. – *Canadian Journal of Earth Sciences* **50**: 268–281.
- TRUEB L. & HANKEN J. 1992: Skeletal development of *Xenopus laevis* (Anura: Pipidae). – *Journal of Morphology* **214**: 1–41.
- VENCZEL M. & CSIKI Z. 2003: New frogs from the latest Cretaceous of Hațeg Basin, Romania. – *Acta Paleontologica Polonica* **48**: 609–616.
- VENCZEL M. & GARDNER J. D. 2005: The geologically youngest albanerpetontid amphibian from the Lower Pliocene of Hungary. – *Palaeontology* **48**: 1273–1300.
- VREMIR M. 2013: An Early Eocene freshwater turtle assemblage from the Șimleu Basin (NW Romania): paleobiogeographic significance. – *Terra Sebus, Acta Musei Sabesiensis* **5**: 597–625.