

Késő-kréta kontinentális gerinces fauna a Bakonyból II: krokodilok, dinoszauruszok (Theropoda, Aves, Ornithischia), pterosauruszok

*The Late Cretaceous continental vertebrate fauna from the Bakony
Mountains II: crocodiles, dinosaurs
(Theropoda, Aves, Ornithischia), pterosaurs*

ŐSI Attila¹ – RABI Márton¹

(6 ábra)

Tárgyszavak: Archosauria, Bakony hegység, késő-kréta, Csehbányai Formáció
Keywords: archosaurs, Bakony Mts, Upper Cretaceous, Csehbánya Formation

Abstract

In the year 2000 the first Mesozoic continental vertebrate fauna was discovered in Hungary and since that time, during several field expeditions thousands of bones have been collected and prepared by the field crew of the Hungarian Dinosaur Expedition. The locality where these bones were found is an open-pit bauxite mine (Németbánya-II) near the villages Iharkút and Németbánya. The bones were found in the Upper Cretaceous (Santonian) Csehbánya Formation. Two bone-yielding beds are present the locality. One of them is a basal breccia containing exclusively isolated bones. The second is a greyish-brownish sandstone and siltstone covering the basal breccia; this contained four partial skeletons of an armoured dinosaur.

The archosaurian fauna (i. e. crocodiles, non-avian dinosaurs, birds and pterosaurs) of the locality is well-preserved and one of the richest among the Late Cretaceous continental faunas of Europe. Several new taxa, such as a primitive eusuchian, as well as new genera of the families of Alligatoidea, Nodosauridae, Rhabdodontidae, Azhdarchidae make up the fauna. After the French localities the Hungarian is the next richest in bones of the primitive avian group, Enantiornithes from the Late Cretaceous of Europe.

In taphonomical aspects bones from the basal breccia are mostly crushed and eroded; however, the bones of the armoured dinosaur skeletons, are well-preserved, albeit they bear a slight compressions due to overlying deposits.

Three aspects of the lately discovered Late Cretaceous, Hungarian dinosaur fauna support its unique status among other European Late Cretaceous faunas. First, its Santonian age differs from almost all other European localities. Second, 90% of the dinosaur remains are ankylosaur bones. Third, in addition to the above-mentioned, several new vertebrate taxa have also been discovered.

From a palaeobiogeographical aspect the Iharkút fauna has Euramerican rather than African affinities. Several taxa (e.g. Eusuchia indet., *Hungarosaurus*) have an ancient plesiomorphic character suggesting that the Iharkút area, similar to Nopcsa's „Hátság Island”, was partially a refugium in the Mediterranean archipelago during the Late Cretaceous.

Összefoglalás

Több éves kutatások eredményeként 2000-ben előkerült az első, mezozoos, kontinentális, gerinces fauna a mai Magyarország területéről. Lelőhelye az egykori Iharkút település határában, a Németbánya-II-es lencse feletti külfejtés területén található, ahol a csontok a felső-kréta (santoni) Csehbányai Formációból kerülnek elő. A csontok 90%-a izolált elem, mely egy bázisbreccsából került elő, továbbá ismert még négy részleges páncélos dinoszaurusz csontváz, melyek a bázisbreccsa felett elhelyezkedő, barnásszürke finom homok – aleurolit rétegekből származnak.

¹ELTE, Őslénytani Tanszék, H-1117 Budapest, Pázmány Péter sétány 1/c

Az eddig begyűjtött, több ezer darabából álló felső-kréta leletegyüttes Archosauria elemei (krokodilok, dinoszauruszok, madarak, pteroszauruszok) páratlan jelentőségűek és európai viszonylatban az iharkúti az egyik legjobban reprezentált fauna számos új taxonnal. Egy új, primitív Eusuchia krokodil mellett, az Európa többi felső-kréta lelőhelyeiről is ismert Alligatoroidea, Nodosauridae, Rhabdodontidae, Azhdarichidae családok is új genusokkal képviseltetik magukat. A dél-franciaországi felső-kréta lelőhelyek mellett az iharkúti terület volt az első, ahonnan a primitív Enantiornithesek közé tartozó csontok kerültek elő.

A leletekre tafonómiai szempontból jellemző, hogy a bázisbreccsából előkerült izolált csontok sok esetben törtek, kopottak, míg a barnásszürke aleurolitból ismert csontvázak elemei csak ritkán törtek, általában a rétegeterhelés nyomait viselik.

Az iharkúti gerinces fauna, összehasonlítva más felső-kréta európai gerinces faunákkal, számos különleges tulajdonsággal rendelkezik. A fauna santoni korú, a páncélos dinoszaurusz csontok rendkívül gyakoriak a területen, továbbá számos új taxon is megjelenik a faunában.

A fauna leginkább észak-amerikai (euramerikai) rokonságot mutat. Több taxon (*Eusuchia* indet., *Hungarosaurus*) igen primitív tulajdonságokkal rendelkezik, mely arra utal, hogy az iharkúti terület, hasonlóan a Hátszegi-medencéhez, részben egy szigetfaunát őrző refúgium lehetett a késő-kréta Mediterraneumban.

Bevezetés

A nemrégiben dokumentált, iharkúti felső-kréta kontinentális gerinces fauna értékes elemi közül a teknősök mellett talán a krokodilok és a páncélos dinoszauruszok (*Ankylosauria*) maradványai a leggyakoribbak és legjobb megtartásúak. A krokodilokat ezidáig biztosan három taxon több száz maradványa (köztük számos koponya) képviseli. A páncélos dinoszauruszok pedig azért olyan jelentősek, mert számos izolált csontjuk mellett négy részleges csontvázukra is rábukkantunk. Utóbbiak közül a legteljesebb mintegy 450 csontból áll és kb. 60%-ban reprezentálja a teljes csontvázat. Csontjai egy kb. 45 m²-es területen feküdtek, a begyűjtési munkálatok pedig több szezont (2001 ősztől 2003 tavaszáig) alatt összesen mintegy 2 hónapot vettek igénybe (ŐSI 2003; ŐSI 2005a). Ezek a munkálatok azért tartottak ilyen sokáig, mert a csontvázat tartalmazó réteg felett kezdetben több méter vastag fedőközet volt, melyet a bánya a Németbánya–II-es lencse letermelésére indított munkálatok során csak fokozatosan tudott letakarítani.

Az elmúlt öt év kutatásainak eredményeként elmondható, hogy az Iharkútról (1.

ábra) előkerült gazdag felső-kréta gerinces fauna rendkívül fontos a hasonló korú gerinces faunák között, mert mindamellett, hogy új, átmeneti formákkal segít pontosítani az egyes csoportok rendszertani kapcsolatait, santoni korú, és így rengeteg információt ad a késő-kréta egy igen gyengén reprezentált periódusának kontinentális élővilágáról.

1. ábra. A magyarországi felső-kréta gerinces lelőhely földrajzi elhelyezkedése



Fig. 1 Location of the Hungarian Upper Cretaceous continental vertebrate

Ebben az összefoglaló dolgozatban az iharkúti lelőhelyről begyűjtött Archosauria közé tartozó krokodil, dinoszaurusz, pteroszaurusz és madármaradványok kerülnek röviden bemutatásra.

Rendszertani rész

Archosauria COPE, 1869

Crocodylomorpha WALKER, 1970

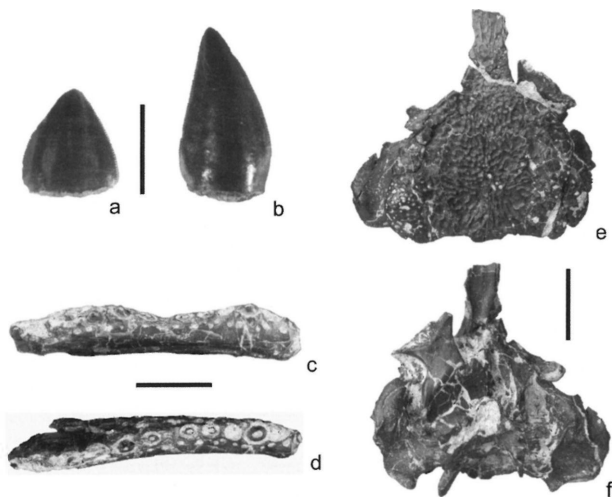
Crocodyliformes HAY, 1930

Ziphosuchia ORTEGA, GASPARINI, BUSCALIONI et CALVO, 2000

Doratodon SEELEY, 1881

Doratodon sp.

A *Doratodon* nemzetség izolált, jellegzetes ziphodont fogak alapján mutatható ki a lelőhelyről (2. ábra, a, b – RABI 2005a). A fogak labiolingualisan lapítottak, recézett mesialis és distalis carinával rendelkeznek, a zománcon nincsenek barázdák, az apex hegyes, a korona alja szív alakú és a labiális felszín mindig domborúbb, mint a



2. ábra. Krokodilmaradványok a felső-kréta Csehbányai Formációból (Iharkút, Bakony). a, b: *Doratodon* sp. fogak; c, d: *Alligatoroidea* indet. bal alsó állkapocs töredék medialis (c) és occlusalis (d) nézetben; e, f: *Eusuchia* indet. koponya töredék dorzális (e) és ventrális (f) nézetben. Méretarány: a, b: 5 mm; c–f: 2 cm

Fig. 2. Crocodile remains from the Upper Cretaceous Csehbánya Formation (Iharkút, Bakony). a, b: *Doratodon* sp. teeth; c, d: *Alligatoroidea* indet. left lower jaw fragment in medial (c) and occlusal (d) views; e, f: *Eusuchia* indet. fragmentary skull in dorsal (e) and ventral (f) views. Scale bar equals: a, b: 5 mm; c–f: 2 cm

lingualis. Ezek a bélyegek az európai késő-kréta ziphosuchia krokodil nemzetség, a *Doratodon* jellemzői (BUFFETAUT 1979; COMPANY et al. 2005). Három morfortípus különíthető el, melyek az állkapcsokban elfoglalt helyüktől függően különböznek. Az egyik típus hegye posterior irányban és kissé lingualisan hajlott, a másik csak posterior irányban hajlott és alacsonyabb koronájú, a harmadik egyenes, még alacsonyabb és háromszög alakú. A spanyolországi *Doratodon ibericus* COMPANY, PEREDA-SUBERBIOLA, RUIZ-OMEÛACA et BUSCALIONI, 2005 alsó állkapcsában megőrződött fogak alapján rekonstruálni lehet az iharkúti *Doratodon* fogcsorát: a postero-lingualisan behajló fogak anterior helyzetűek, a kiegyenesedett fogak pedig a fogcsor hátsó részén helyezkedtek el.

A *Doratodon* ezzel a modern csoportoknál szokatlan, lapított és recés fogazat típussal minden bizonnyal alapvetően eltérő táplálkozásmódot folytatott és némileg a fogyasztott táplálékot tekintve is különbözött a mai alligátoroktól és krokodiloktól (RABI 2005b). A finoman recézett fogak lehetővé tették a préda hatékony felszeletelését, ami a recens családoknál nem fordul elő. A feltehetően elülső helyzetű kampós fogak megragadó funkciót tölthettek be, míg a vélhetően hátsó helyzetű, egyenes, háromszög alakúak a feldarabolásban jutottak szerephez. A koponya felépítése, mérete és a fogazat alapján a *Doratodon* életmódja bizonyos fokig a recens *Varanus salvator* LAURENTI (1768) fajhoz lehetett hasonló. A délkelet-ázsiai *V. salvator* egy félig vízi életmódot folytató ragadozó, mely főleg kis emlősökkel, madarakkal, gyíkokkal, kétléltekkel és halakkal táplálkozik, de recés fogazata alkalmassá teszi dögevésre is (SANDER 1999, SHINE et al. 1996). Így a *Doratodon* minden bizonnyal más ökológiai szerepet töltött be az egykori területen, mint az iharkúti lelőhelyről ismert heterodont Eusuchia és az alligátorféle. Hasonlóan más ziphosuchiához, melyeknél szárazföldi életmódot feltételeznek a *Doratodon* valószínűleg nem kifejezetten akvatikus hulló volt. Erre utal a dorzo-ventrálisan megnyúlt, emlősszerű koponya- és állkapocs-felépítés, mely a késő-triász és jura, hosszú végtagú, szárazföldi Sphenosuchiákra jellemző. A *Doratodon* végtagcsontjai nem ismertek.

A *Doratodon* nemzetségnek eddig két fajtát írták le, melyek elterjedése csak Európa késő-krétájára korlátozódik. A *Doratodon carcharidens* BUNZEL (1871) Ausztria campani korú Gosau Formációcsoport rétegeiből, Muthmannsdorf közelében került elő és egy majdnem teljes alsó állkapocs alapján lett leírva. A *Doratodon ibericus* egy töredékes dentale alapján ismert a spanyolországi Valencia környéki campani üledékekből. *Doratodon* fogak kerültek elő még a romániai Hátszegi-medencéből (maastrichti) és Olaszországból (GRIGORESCU et al. 1999, M. DELFINO szóbeli közlés). Az iharkúti *Doratodon* az egyetlen ismert santoni képviselője a nemzetségnek. A fogakat fajsztinon kellő biztonsággal nem lehet meghatározni, ezért az iharkúti *Doratodon* itt, mint *Doratodon* sp. szerepel. Az iharkúti lelőhelyről származó leletek közül egy töredékes maxilla *Doratodon*ként azonosítható, melyekben a fogak nem őrződtek meg. A maxillán öt elnyújtott, keskeny alveolus látható, amely jellemző az ausztriai *Doratodon carcharidens*-re. A *Doratodon ibericus* maxillája nem ismert. Az iharkúti maxilla alveolusaitól medialisan kis mélyedések futnak végig a csont peremén. A mélyedésekben egy-egy apró foramen látható (feltehetően ér- és ideg be- és kilépési helyek). Néhány, különösen vékony krokodil koponyaelem (frontale, squamosum) nem azonosítható sem az iharkúti lelőhelyről előkerült primitív Eusuchia, sem az Alligatoiroidea krokodil koponyacsontjaival. *Doratodon* kopon-

nyaelemek nem ismertek más lelőhelyekről, kivéve egyetlen maxilla töredéket az ausztriai lelőhelyről. Így az iharkúti koponyacsontok azonosítása a *Doratodon* nemzetséggel a csontok dorzális mintázata és a különösen lapos, vékony felépítésük alapján csak feltételes.

Neosuchia BENTON et CLARK, 1988

Eusuchia HUXLEY, 1875

Eusuchia indet.

Az iharkúti területen legjobban reprezentált krokodil anyag egy *Eusuchia* krokodiltól származik (2. ábra, e, f), mely az előzetes vizsgálatok alapján igen primitív az Eusuchiák körében, bár rendelkezik néhány igen különleges, fejlett tulajdonsággal (ŐSI 2005b). Ilyen többek között a zárt felső halántéklablakok megléte. Két teljes koponya (MTM Gyn/440, MTM Gyn/441), három töredékes koponya (MTM Gyn/442; MTM Gyn/443; MTM Gyn/444), hat koponyatöredék (MTM Gyn/445, MTM Gyn/467–MTM Gyn/470), 10 töredékes alsó állkapocs (MTM Gyn/446, MTM Gyn/461–MTM Gyn/466) és közel száz izolált fog képviseli. Ismertek postcranialis elemek is a területről, ezek azonban mind izolált leletek, így nem dönthető el egyértelműen, hogy melyik *Eusuchia* krokodilhoz tartoznak (l. a következő fejezetet).

Ennek a krokodilnak a legérdekesebb tulajdonsága a heterodont fogazat. A maxillában a 18 alveolusban ülő fogak közül az utolsó kilencet ismerjük, melyek mind méretükben, mind felépítésükben eltérnek egymástól. Az alsó állkapocs fogazata nem ismert. A fogak eltérően a „hagyományos”, kúpos krokodilfogaktól laposabbak, szélesebbek és számos kúpot viselnek, melyek sorokba rendeződnek. A kúpok felszíne barázdált, mely még tagoltabbá teszi a szerkezetüket. Hátrafelé haladva a fogsorban a fogak mérete növekszik. Az utolsó előtti alveolusban ülő fog a legnagyobb, területét tekintve 8–10-szer nagyobb, mint az anterior helyzetűek. A fogak occlusalis felszíne általában kopott, sok esetben a kúppal erősen tagolt zománcfelszín teljesen hiányzik. Ez arra utal, hogy az állat eltérően a legtöbb krokodiltól, fogazatával összetörte és feldarabolta, felőrölte táplálékát. Ez a krokodilok körében rendkívül bonyolultnak számító fogazat összefügg egy egészen speciális táplálkozással is. Feltételezzük, hogy ez a különös *Eusuchia* nem húsevő, hanem inkább mindenevő, esetleg növényevő, gyümölcssevő életmódot folytatott.

Mind a koponya, mind az alsó állkapocs rendelkezik számos speciális módosulással, mely összefügg a heterodont fogazattal. Ilyen pl. a rendkívül rövid quadratum, a robusztus ectopterygoid, vagy a maxilla szokatlanul hosszú posterior nyúlványa. Ezek a tulajdonságok mind azt a célt szolgálták, hogy a koponya erősebb, masszívabb, és a táplálék feldolgozása (aprítás, őrlés) hatékonyabb legyen.

Ez az *Eusuchia* krokodil azért is különleges, mert ennyire különböző fogtípusok egyik *Eusuchia* krokodil állkapcsában sem ismertek, továbbá egyáltalán nem ismert sok kúpot viselő „emlősszerű” fogazat az Eusuchiák körében.

Annak ellenére, hogy sok kúpot viselő, „emlősszerű” fogazattal rendelkező krokodilok igen ritkán fordulnak elő a fosszilis leletek közt, a krokodilalakúak (*Crocodyliiformes*) minden főbb csoportja (*Protosuchia*, *Notosuchia*, *Neosuchia*) tartalmaz ilyen formákat. Ez egyben azt is jelenti, hogy a krokodilok esetében a speciális heterodont fogazat kialakulása konvergencia.

A Protosuchiák körében az *Edentosuchus* (YOUNG 1973, POL et al. 2004), továbbá egy „Kayenta” krokodilnak nevezett, Arizonából ismert protosuchida (J. CLARK szóbeli közlés) rendelkezik „emlősszerű” fogazattal. Bár rendszertanilag ezek a krokodilok állnak a legtávolabb a magyar Eusuchiától, mégis a Kayenta krokodil sok kúpot viselő, őrlőszerű fogai hasonlítanak leginkább a magyar leletekhez.

A Notosuchiák között több taxon rendelkezik sok kúpot viselő heterodont fogazattal, ezek a fogak azonban erősen különböznek a magyar Eusuchia fogaitól. A Közép-Afrikából ismert *Malawisuchus* (CLARK et al. 1989, GOMANI 1997) és a Kínából ismert *Chimaerasuchus* (WU et al. 1995, WU & SUES 1996) egyik közös bélyege, hogy az alsó állkapocs proal (nyitás közben hátra, zárás közben előre) mozgásra képes. Az őrlőszerű fogakon a kúpok ennek megfelelően anteroposterior sorokba rendeződnek. A magyar krokodilnál viszont a hátsó, őrlőfogakon a kúpsorok radiálisak, illetve keresztirányúak.

Minden heterodont krokodilra, így a magyar leletre is jellemző, hogy a kifejlett példányok is kisméretűek. A koponya általában nem haladja meg a 15–20 cm-es hosszt, a becsült testhossz nem nagyobb 1,5 méternél. Míg a magyar Eusuchia koponyája 11 cm, becsült testhossza pedig 80–90 cm, addig a spanyolországi alsókrétából ismert *Unasuchus* (BRINKMANN 1992) koponyája kb. 5 cm, becsült testhossza 50 cm. Ez a kis méret valószínűleg összefügg ezeknek az állatoknak az életmódjával és az adott ökológiai fülkében betöltött helyükkel. A Madagaszkár felső-kréta rétegeiből ismert notosuchida *Simosuchus* labiolingválisan lapított fogakkal rendelkezik, melyek egy sorban viselnek számos kúpot. Ezek a fogak felépítésükben nagyon hasonlítanak az Ankylosauriák csipkézett fogaihoz. Ezenkívül a *Simosuchus* koponyája számos olyan tulajdonsággal rendelkezik, mely az Ankylosauriáknál is megjelenik. Ankylosauriák azonban mindezidáig nem ismertek a területről. BUCKLEY et al. (2000) ebből arra következtet, hogy Madagaszkáron abban a későkréta ökoszisztémában a speciális heterodont *Simosuchus* krokodilok töltötték be a máshol Ankylosauriák által uralt pozíciókat.

A magyarországi heterodont krokodil őrlőfogai leginkább egy ősi emlőscsoport, a Multituberculaták molárisaihoz hasonlítanak. A Multituberculaták pedig az egyik „leggyakrabban” megjelenő emlőscsoport a késő-kréta kontinentális faunákban, bár Európából egyedül csak a Hátszegi-medence (Erdély) lelőhelyeiről ismertek (GRIGORESCU & HAHN 1987, RADULESCU & SAMSON 1986). Nem kizárt, hogy a magyarországi faunában a kistermetű heterodont Eusuchiák töltötték be a magevő, növényevő Multituberculaták szerepét. Egy ökoszisztémában való új pozíció betöltése mellett egy új táplálékforrás megjelenése, (pl. újfajta gyümölcsöt hozó zárva-termők feltűnése a területen) is kiválthatja egy ilyen heterodont krokodil kialakulását.

Alligatoidea GRAY, 1844 Alligatoidea indet.

Az Alligatoidea csoport maradványai gyakoriak a lelőhelyen, de ezidáig összefüggő, jó megtartású leletek nem kerültek elő. Alligatoidea maradványként azonosítható több izolált koponyaelem, állkapocstörredék (*2c, d ábra*) és nagyszámú különálló fog (RABI 2005a). A leletek feltételezhetően mind egyetlen taxonhoz tartoznak, mivel egyes állkapocs-törredékekből több példányt is ismerünk, amelyek

legfontosabb bélyegeikben megegyeznek. A gyakran előforduló fogak alapján sem lehetséges egynél több Alligatoroidea taxont elkülöníteni. Az iharkúti Alligatoroidea-t leginkább alsó állkapocsmaradványaiból ismerjük, így a családon belüli pontosabb rendszertani helyzetét nem tudjuk megállapítani. Az Alligatoroidea csoport jellemző anatómiai bélyegei az alsó állkapocs egyes részein is megtalálhatóak: az articularén a foramen aërum laterálisan eltolódott, a *Musculus pterygoideus posterior* tapadási helye az angulare laterális felszínére terjed ki, a symphysis jellegzetesen U alakú, a dentale dorzális összefésülése sinusos lefutású (BROCHU 1999; CLARK, 1994). Az iharkúti Alligatoroidea-t összehasonlítva a csoport késő-kréta, paleocén, eocén képviselőjével, az előzetes vizsgálatok alapján új taxonnak tekinthetjük. A határozás során különös figyelmet fordítottunk az ismert felső-kréta európai és észak-amerikai Alligatoroidea taxonokra (*Musturzabalsuchus buffetauti* BUSCALIONI, ORTEGA et VASSE 1997; *Acynodon iberocitanus* BUSCALIONI, ORTEGA et VASSE 1997; „Gosau Alligatoridae”; *Leidyosuchus canadensis* LAMBE, 1907; *Deinosuchus rugosus* EMMONS, 1858; *Brachychampsa montana* GILMORE, 1911; *B. sealyi* WILLIAMSON, 1996; *Stangerochampsa mccabei* WU, BRINKMANN et RUSSELL 1996). A bakonyi Alligatoroidea különbözik a vizsgált taxonoktól, mert a dentale határozottan behajlik a 7. és a 8. fog között elhelyezkedő diastemától posterior irányban, széles medialis perem van a dentalen, az oldalsó halántéklabak elnyújtott, továbbá a 3. és 4. alveolusok szeparáltak az alsó állkapocsbán. A bakonyi Alligatoroidea pontos rendszertani helyzete egyelőre ismeretlen, jelen leletanyag alapján kladisztikus vizsgálatot nem lehet végezni. A meglévő kevés diagnosztikus bélyeg nem ad tájékoztatást arról, hogy a bakonyi Alligatoroidea melyik fejlődési ággal állt közeli rokonságban. A szeparált 3. és 4. mandibularis alveolus egy olyan autopomorf karakter, mely jelzi, hogy a bakonyi Alligatoroidea fejlettebb leszármazási ághoz tartozott, mint a legősibbnek tartott *Leidyosuchus canadensis* által képviselt csoport (RABI 2006a, b).

Az Alligatoroidea főcsalád az ősmaradvány-leletek alapján a késő-krétától követhető nyomon. Európából már számos lelőhelyről leírtak Alligatoroidea maradványokat a felső-krétából és széleskörűen elterjedtek voltak az európai késő-kréta folyóvízi, ártéri környezetekben (BUSCALIONI et al. 1999, BUSCALIONI & ORTEGA 2002, BUFFETAUT 1979, MARTIN & BUFFETAUT 2005). BUSCALIONI et al. (1999) szerint észak-amerikai eredetűek, és Európába a táguló Észak-Atlanti-óceán felől érkeztek. A bakonyi lelet némiképp megkérdőjelezi ezt a hipotézist. A Csehbaniai Formáció korát palynológiai vizsgálatok alapján santonira teszik (KNAUER & SIEGL-FARKAS 1992), MÁRTONNÉ (2005) a lelőhelyen végzett paleomágneses vizsgálatai megerősítették a csonttartalmú réteg santoni korát. Az eddig leírt legkorábbi Alligatoroidea az alsó-campani *Deinosuchus rugosus* Texasból és Alabamából (SCHWIMMER 2002). A *D. rugosus* az egyik legősibb, fejletlen Alligatoroidea, a *Leidyosuchus canadensis* közeli rokona (BROCHU 1999). Európában eddigi ismereteink szerint a késő-campani korú spanyolországi *Musturzabalsuchus* és a Spanyolországból és Franciaországból is leírt *Acynodon* számított a csoport legkorábbi előfordulásának (BUSCALIONI et al. 1999).

Ahhoz, hogy megtudjuk a bakonyi alligátor paleobiogeográfiai jelentőségét ismernünk kell, hogy a főcsaládon belül melyik két nagy fejlődési ágba sorolható, ehhez figyelembe kell venni a leletek hiányosságából adódó korlátokat. Alapvetően két csoport különíthető el: a megnyúlt, hegyesedő koponyájú, ránézésre krokodilra emlékeztető ősi formák (*Leidyosuchus canadensis* + *Deinosuchus* + *Diplocynodontinae*)

és a rövid koponyájú formák, melyek rostrumának anterior vége tompa, U alakú (pl.: *Brachychamps*, *Stangerochamps*, *Acynodon*). A bakonyi alligátor alsó állkapcsainak morfológiája arra utal, hogy közelebbi rokonságban állt a származtatott úgynevezett „tompá-orrú” alligátorokkal (minden Alligatoidea ami fejlettebb, mint a *Leidyosuchus canadensis* + *Deinosuchus* + *Diplocynodontinae*). Ilyen bélyegek a rövid dentale, az U-alakú symphysis és a szeparált 3. és 4. alveolus, mely karakterek csak a fejlettebb fejlődési ágakra jellemzőek. Vizsgálataink szerint tehát a bakonyi alligátor az Alligatoidea főcsalád eddig ismert legkorábbi előfordulása, viszont feltehetően egy származtatott forma. Ezért a bakonyi leletek arra utalnak, hogy az Alligatoidea-k nem Észak-Amerikában alakultak ki. Az alligátorok korai evolúciója nehezen rekonstruálható, a csoport leszármazása ismeretlen. Az észak-amerikai santoniból vagy annál idősebb késő-krétából előkerült krokodil maradványok mind Neosuchiák: *Woodbinesuchus*, *Gilchristosuchus* és *Terminonaris* (BUSCALIONI et al. 2003). Európából a santoninál idősebb Eusuchia krokodilt csak a barremiből ismerünk: *Hylaeochamps* (CLARK & NORELL 1992), mely az Eusuchiák legkorábbi és egyik legősibb képviselője: Ázsia, Afrika és Dél-Amerika felső-krétájából nincsenek olyan meggyőző leletek, amelyek Eusuchiák lehetnének. Ausztrália albai-cenomanjából került elő az *Isisfordia* csontváza, amely egy ősi Eusuchiához tartozott és igencsak összezavarja az Eusuchiák paleobiogeográfiájáról alkotott eddigi képünket (SALISBURY et al. 2006).

Az alligátorok eredetét a jelenleg rendelkezésre álló leletanyagok alapján nem lehet rekonstruálni, az észak-amerikai kialakulást a bakonyi leletek nem támogatják, de nem bizonyítják az európai eredetet sem. A *Crocodylia* (=Gavialoidea + *Crocodyloidea* + Alligatoidea) csoport látszólag előtörténet nélkül jelenik meg, hiszen az albai-cenomanból ismert *Isisfordia* után a bakonyi alligátorral már az Alligatoidea csoport megjelenik, holott a legelső alapi *Crocodylia*, a *Borealosuchus* csak a maastrichtiből ismert (BUSCALIONI et al. 2003). Az alligátorok esetében a fejletlen formák nagyjából együtt jelennek meg az ősi alakokkal Észak-Amerikában és Európában is. Ezek alapján úgy tűnik, hogy az alligátorok fejlődéstörténetéből számos részlet hiányzik és a fosszilis rekord nagyon részleges, ezért minden bizonnyal több, különböző korú „szellem-fauna” létezett és vár még felfedezésre. Ezek biogeográfiai jellemzői segíthetnek majd megismerni a legelső alligátorok kialakulásának helyét és fejlődését.

Dinosauria OWEN, 1842

Saurischia SEELEY, 1888

Theropoda MARSF, 1881

Dromaeosauridae MATTHEW et BROWN, 1922

Dromaeosauridae indet.

A dromaeosaurida Theropodákat ezidáig csak fogak (MTM V.2000.02, MTM V.2000.03, MTM V.2000.04, MTM V.2000.05, MTM V.2000.35) képviselik az iharkúti lelőhelyről (ŐSI 2004a). Ezek a kisméretű (néhány mm-től 1 cm-ig) fogak labiolinguálisan lapítottak, posterior irányban hajlottak. A fogkorona mindkét éle recézett, az élek a korona középsíkjában helyezkednek el. Mindkét oldali recék egyenlő hosszúak, számuk 8,5 és 10,5 egy mm-en belül. Az iharkúti dromaeosaurida fogai leginkább a *Richardoestesia* fogaihoz hasonlítanak. Hasonló típusú fogak a

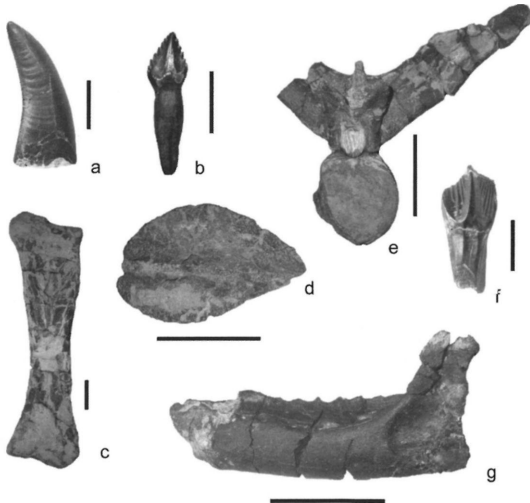
Hátszegi-medencéből is ismertek (CSIKI & GRIGORESCU 1998). Az iharkúti fogak hasonlítanak valamennyire a Velociraptorinae fogakhoz, de a korona a hazai leleteknél kevésbé hajlott, és a recék sem olyan görbültek.

A fogak mérete alapján ezek a ragadozó dinoszauruszok kb. kifejlett pulyka nagyságúak, esetenként annál valamivel nagyobbak lehettek.

Abelisauridae BONAPARTE et NOVAS, 1985

?Abelisauridae indet.

Az iharkúti lelőhelyről a dromaeosaurida fogaknál gyakoribbak a nagyobb méretű, olykor a 3,5–4 cm-t is elérő, feltehetően abelisaurida ragadozó dinoszaurusz fogak (3a ábra; MTM V.01.20, V.01.30, V.01.54. V.2003.04. – V.2003.08). Jellemző rájuk, hogy mind az anterior, mind a posterior carinák recézettek, bár az anterior recézettség a korona közepénél elhal, sőt a carina sem folytatódik, a korona anteroventrális oldala lekerékített. Az Észak-Spanyolországból előkerült felső-kréta abelisaurida fognál lapítottabbak, anteroposterior irányban hosszabbak. Leginkább a Kelet-Ausztriából (Muthmannsdorf) előkerült, két töredékes



3. ábra. Dinoszaurusz-maradványok a felső-kréta Csehbányai Formációból (Iharkút, Bakony). a: ?Abelisauridae indet. fog, b: *Hungarosaurus tormai* fog, c: *Hungarosaurus tormai* jobb femur, d: *Hungarosaurus tormai* páncélelem, e: *Hungarosaurus tormai* háti csigolya, f: rhabdodontida alsó állkapocsbeli fog, g: rhabdodontida bal dentale. Méretarány: a, b, f: 1 cm; c–e, g: 5 cm

Fig. 3 Dinosaur remains from the Upper Cretaceous Csehbánya Formation (Iharkút, Bakony Mts). a: ?Abelisauridae indet. tooth, b: *Hungarosaurus tormai* tooth, c: *Hungarosaurus tormai* left femur, d: *Hungarosaurus tormai* armor element, e: *Hungarosaurus tormai* dorsal vertebra, f: rhabdodontid dentary tooth, g: rhabdodontid left dentary. Scale bar equals: a, b, f: 1 cm; c–e, g: 5 cm

Theropoda foghoz („*Megalosaurus pannoniensis*” SEELEY 1881) hasonlítanak. Azok is hasonló recézettséggel rendelkeznek és az anterior recézettség hasonlóan elsimul ventrálisan.

A több tucat előkerült fog között jól megfigyelhető az a Theropoda fogakra általánosan jellemző tendencia, hogy az anterior helyzetű fogak kevésbé lapítottak, keresztmetszetük ovális, kerekded, míg a posterior helyzetűek jóval lapítottabbak és anteroposterior irányban szélesebbek.

Aves LINNAEUS, 1758

Ornithothoraces CHIAPPE, 1996

Enantiornithes WALKER, 1981

Enantiornithes indet.

Az európai késő-kréta gerinces faunák talán legkritikább maradványai a madár-csontok. Az első biztos késő-kréta maradványok Dél-Franciaországból kerültek elő. Ez volt a nagyméretű *Gargantuavis philoinos*, mely valószínűleg futómadár volt (BUFFETAUT et al. 1995, BUFFETAUT & LE LOEUFF 1998). Ezenkívül előkerült egy coracoid, egy töredékes femur, és egy tibiotarsus melyeket BUFFETAUT (1998) és BUFFETAUT et al. (2000) a primitív Enantiornithesekhez sorolt.

A következő európai lelőhely, mely újabb madárleleteket szolgáltatott, az iharkúti terület volt (ŐSI 2003). Eddig biztosan négy csont sorolható a madarak közé és azok közül kettő az Enantiornitheseket képviseli (ŐSI in press). Ez a két csont méreteiben rendkívül eltér (l. alább), ami azt jelzi, hogy két különböző Enantiornithes élt a területen.

Az egyik lelet egy töredékes, ám jó megtartású femur (MTM V.2002.05). A parányi (2,2 cm-es) csonton számos fontos Enantiornithes bélyeg, mint pl. a jellegzetes trochanterikus taréj, illetve a prominens posterior trochanter felismerhető. Méretei alapján kb. rigó méretű madárhoz tartozhatott. Érdekes, hogy általában a késő-krétában az Enantiornithesek jóval nagyobb méretűek, a legnagyobbak elérik az egy métert. Néhány képviselőjük azonban, mint pl. a Mexikó campani rétegeiből ismert *Alexornis* (BRODKORB 1976), vagy ez a hazai Enantiornithes megőrizték kora-kréta őseik kis méretét (CHIAPPE & WALKER 2002).

A másik Enantiornithes csont egy csaknem teljes jobb tarsometatarsus (4. ábra; MTM Gyn 439). Jellegzetessége, hogy csak a proximális végén forrtak össze a metatarsaliák (+ néhány tarsalia). Ez a tulajdonság kitűnően mutatja azt az átmeneti állapotot, mely a többnyire önálló metatarsaliákkal rendelkező dinoszaurosok és a fejlettebb, teljesen összeforrt metatarsaliákkal bíró Neornithesek között kialakult.

Méretei (hossz: 5,1 cm) alapján a tarsometatarsus az előző Enantiornithesnél jóval nagyobb, kb. ölyv nagyságú lehetett. A lelet további érdekessége, hogy a



4. ábra. Enantiornithes indet. jobb tarsometatarsus. Méretarány: 1 cm

Fig. 4 Enantiornithes indet. right tarsometatarsus. Scale bar equals: 1 cm

második metatarsus rendkívül rövid, arányaiban rövidebb mint a *Yungavolucris*nál és a *Neuquenornis*ál (WALKER 1981; CHIAPPE 1992). Ez az asszimetrikus felépítés azt sugallja, hogy a *Yungavolucris*hoz hasonlóan (CHIAPPE 1995) ez az Enantiornithes aqatikus vagy semi-aqatikus életmódot folytatott.

Ornithischia SEELEY, 1887
 Ankylosauria OSBORN, 1923
 Nodosauridae MARSH, 1890
Hungarosaurus ŐSI, 2005
Hungarosaurus tormai ŐSI, 2005

A magyarországi késő-kréta dinoszaurusz-faunát illetően az Ankylosauriák maradványai a leggyakoribbak a területen. Az iharkúti lelőhelyről elsőként leírt *Hungarosaurus tormai*ból összesen 4 részleges csontváz (MTM Gyn/404–MTM Gyn/407), továbbá több száz izolált csont és fog került elő, melyek az iharkúti lelőhelyt messzemenően Európa leggazdagabb felső-kréta páncélos dinoszaurusz lelőhelyévé teszik (3. ábra, b–e – ŐSI 2005a). Az eddig felfedezett anyag alapján a teljes csontváznak kb. a 70%-a ismert.

A *Hungarosaurus*ra jellemző, hogy a premaxilla anterolaterális felszíne durva, csipkézett, lyukacsos. A vágóperem felszíne, továbbá annak laterális széle is egyenetlen, kitűnő tapadási felszín lehetett. Ezen kívül számos ideg és ér ki- és belépési helye figyelhető meg a csonton. Ezek mind arra utalnak, hogy az állat nem egy erős, esetleg elszarusodott, kevésbé érzékeny csőrszerű képződményt viselt (mint pl. a teknősök), hanem egy vastagabb húsos, egészen rugalmas és érzékeny szövet (hasonlóan a mai nagytestű, növényevő emlősökhöz), mellyel könnyedén tépte, legelte a növényzetet. A premaxilla anterior felén látható U-alakú bevágás, továbbá a jól fejlett nyelvcsonok azt támasztják alá, hogy az állat hosszú, flexibilis nyelvvel rendelkezett, mellyel könnyedén gyűjtötte be növényi táplálékát. Habár NOPCSA (1926) felvetette, hogy a *Struthiosaurus* rovarévo lehetett, mára az elfogadott álláspont az, hogy az Ankylosauriák növényevők voltak és csipkézett lapított fogukkal vágták, aprították a táplálékot (COOMBS & MARYANSKA 1990, VICKARYOUS et al. 2004).

A szemüreg felett egy anteroposterior irányba húzódó csonttaréj található, illetve a szemüreg alatt a jugalén is egy erőteljes csontdudor helyezkedik el. Ezek a „csontdíszek” a „tradicionális” koponyacsontokon más Ankylosauriánál is (pl. a *Pawpawsaurus* LEE 1996) megjelennek.

A *Hungarosaurus* számos tulajdonságában eltér az Európa késő-krétájából eddig ismert egyetlen genustól, a *Struthiosaurus*tól (BUNZEL 1871; NOPCSA 1929). Mind az összehasonlító csonttani vizsgálatok, mind pedig az anyagon elvégzett kladisztikai analízis azt igazolta, hogy a *Hungarosaurus* egy primitív nodosaurida, bélyegeiben primitívebb, mint idősebb, kora- ill. késő-kréta (cenoman) észak-amerikai rokonai (pl. *Pawpawsaurus*, *Silvisaurus*), ugyanakkor fejlettebb mint a nála fiatalabb (campani-maastrichti) *Struthiosaurus*.

A magyar páncélos dinoszaurusz fej–farok hosszúságot tekintve kb. 4–4,5 méteres lehetett, ezzel közepes méretűnek számít az Ankylosauriák csoportjában. Közel 1,5-szer nagyobb volt, mint legközelebbi rokona, a *Struthiosaurus* (PEREDA-SUBERBIOLA 1992).

Rhabdodontidae WEISHAMPEL, JIANU, CSIKI, et NORMAN, 2003
Rhabdodontidae indet.

A legelső, biztosan dinoszaurusztól származó csontmaradvány az iharkúti területről egy rhabdodontida Ornithopoda emésztett, mandibuláris foga volt (MTM V.2000.01; ŐSI 2004a). Azóta számos fog (3. *ábra*, f; MTM V.2000.32., MTM V.2000.33), töredékes alsó állkapcsok (3. *ábra*, g; MTM Gyn/471–Gyn/473), egy töredékes csigolya (MTM Gyn/475), két coracoideum (MTM, V.01.73, MTM Gyn/474) és végtagcsontok is napvilágra kerültek. Mind a mandibuláris, mind a maxilláris fogak rendkívül hasonlítanak a Dél-Franciaországból és Észak-Spanyolországból ismert *Rhabdodon* (MATHERON 1869), a Hátszegi-medencéből leírt *Zalmoxes* (NOPCSA 1902, WEISHAMPEL et al. 2003), illetve a kelet-ausztriai bizonytalan helyzetű rhabdodontida (BUNZEL 1871; NORMAN 2004) fogaihoz.

A fogakkal ellentétben a femur számos bélyegében különbözik a *Rhabdodon* és a *Zalmoxes* femurjától, mely azt sejteti, hogy a magyar rhabdodontida egy új taxont képvisel (ŐSI 2004a).

A leletek méretéből ítélve a magyar rhabdodontida kifejlett példányai fej–farok hosszúságot tekintve nem lehetnek nagyobbak 2–2,5 méternél. Ezzel kis méretűnek számíthatnak a primitív Iguanodontiák között. Összehasonlítva az erdélyi *Zalmoxesszel* méretében közelebb áll a 3 méteresre becsült *Z. robustushoz* mint a 4–4,5 m-es hosszúságot elérő *Z. shqiperorumhoz* (WEISHAMPEL et al. 2003).

Pterosauria KAUP, 1834

Pterodactyloidea, PLIENINGER, 1901

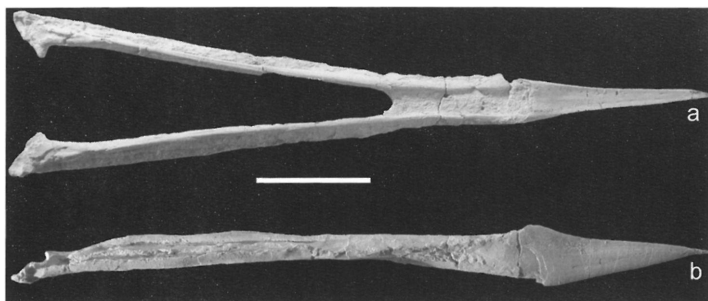
Azhdarchidae NESSOV, 1984

Bakonydraco ŐSI, WEISHAMPEL et JIANU, 2005

Bakonydraco galaczi ŐSI, WEISHAMPEL et JIANU, 2005

Az iharkúti terület volt az első magyarországi lelőhely, ahonnan (az első dinoszauruszok mellett) előkerültek az első pteroszaurusz maradványok (5. *ábra* – ŐSI 2004b). A lelőhelyen talált leletek mindegyike izolált, azonban vannak köztük rendkívül jó megtartásúak. Eddig ismerünk egy teljes alsó állkapcsot (MTM Gyn/3), 21 alsó állkapocs töredéket (MTM Gyn/4), négy töredékes nyaki csigolyát (MTM Gyn/448–MTM Gyn/451) és töredékes végtagcsontokat (MTM V.2000.04; MTM Gyn/452, MTM Gyn/453 – ŐSI et al. 2005). Minthogy a leletek izoláltak, egyelőre biztosan csak az állkapocs-maradványok sorolhatók be az új *Bakonydraco* genusba. A postcraniális elemek Azhdarchidae indet.-nek tekinthetők, bár a parszimónia elvét követve nincs okunk két Azhdarchidae taxon jelenlétét feltételezni a területen.

A teljes alsó állkapocs különbözik minden eddig ismert azhdarchida mandibulától a symphysis mandibularis tarójának alakjában és méretében, illetve a fossa mandibularis alakjában. A mandibula symphysisének anterior fele egy erős, hegyes, csőrszerű képződmény, mely hasonlít az Üzbegisztánból és Spanyolországból leírt *Azhdarcho* állkapocstöredékeihez (NESSOV 1984, BUFFETAUT 1999), azonban a mandibuláris tarój ventrális éle oldalnézetben eltérő szögben húzódik posterior irányban. További különbség, hogy a symphysis anterior felének dorzális felszíne posterior irányban fokozatosan felfelé hajlik, az



5. ábra. *Bakonydraco galaczi* alsó állkapcsa dorzális (a) és laterális (b) nézetben. Méretarány: 5 cm

Fig. 5 Mandible of *Bakonydraco galaczi* in dorsal (a) and lateral (b) views. Scale bar equals: 5 cm

Azhdarchonál ez a hajlás nem jelenik meg, bár nem ismerjük a teljes symphysealis szakaszt.

A nyaki csigolyák rendelkeznek minden, az Azhdarchidaek-ra jellemző tulajdonsággal, továbbá a condylus alatt ventrálisan található egy kb. fél cm átmérőjű üreg, mely egyedülálló az Azhdarchidaek körében, azonban a testvércsaládban (*Tapejaridae*) a *Tapejaránál* is megjelenik (WELLNHOFER & KELLNER 1991). Ez az üreg a neurális csatornától laterálisan elhelyezkedő lyukakhoz hasonlóan egy pneumatikus foramen lehet.

Összehasonlítva a teljes mandibulát a *Quetzalcoatluséval* és a *Zhejiangopteruséval* a *Bakonydraco* becsült szárnyfesztávolsága kb. 3,5–4,0 m lehetett, amivel a közepes méretű pteroszauruszok közé sorolható.

Az egyik legérdekesebb kérdés a *Bakonydracónak* és egyáltalán a fogatlan Azhdarchidaek-nak a táplálkozásmódja és tápláléka. Kezdetben azt gondoltuk, hogy a magyar pteroszaurusz képes volt az ollóscőrű madarakhoz (skimmerek) hasonlóan közvetlenül a víz felett repülve nyitott alsó állkapcsával szelni a vizet és közben kikapni a halakat (ÓSI 2004b). Ezt az ötletet több ok miatt is elvetettük. Egyrészt az állkapocsszárak hosszúak és rendkívül vékonyak, másrészt az állkapcsot mozgató és tartó izmok tapadási helyei igen kis felületek, gyengébb izmokat jelezve. Végül pedig az Azhdarchidaek-ra jellemző, extrém hosszú nyak sem lett volna képes mereven állni egy olyan terhelés esetén, amikor a mandibula repülés közben a vízben van (E. FREY szóbeli közlés). Ezek a problémák mind a *Quetzalcoatlus*, mind pedig a *Zhejiangopterus* esetében fennállnak, melyeknek még ismerjük a teljes mandibuláját.

A *Bakonydraco* egyik lehetséges táplálkozásmódja a gyümölcsevés lehetett. A symphysis anterior felének konkáv, dorzális felszíne nagyon hasonlít a *Tapejara* symphysisére. Utóbbinál WELLNHOFER & KELLNER (1991) azt feltételezi, hogy zárt állapotban az alsó és a felső állkapcsok csak két ponton érintkeznek és így a symphysis feletti részen egy ovális nyílás marad, mely kitűnően alkalmas húsos gyümölcsök kiperéselésére és fogyasztására.

Legvalószínűbb azonban, hogy a *Bakonydracón*nak nem csak egyféle táplálékforrása volt.

Feltételezzük, hogy az iharkúti pteroszaurusz vízparti területeken sekély vízből és/vagy parti részokról gyűjtötte be táplálékát (élő halakat, rákokat, esetleg molluskákat, illetve döögöket), továbbá fás, bokros területeken, vagy ritkább lombkoronájú fákra felmászva szerezte be táplálékát.

Tafonómiai jellemzők

A Csehbányai Formáció kétféle csonttartalmú rétege közül a „bonebed” típusú kevert, részben áthalmazott rétegből előkerült csontok függetlenek egymástól, összefüggő csontvázrészek ezidáig még nem kerültek elő. Ezeknek a rétegeknek a képződése rövid, gyors eseményekhez kötődik. Az egykori meanderező folyó időnként, rendkívül nagy esőzések alkalmával kilépett medréből, átvágta a kanyarulatait és az addig száraz, ártéri, ártéren kívüli területeken is végighaladt, azokat elborította, összegyűjtve az elhullott állatok csontjait, esetenként elpusztítva kisebb állatokat. A csontok hosszabb rövidebb ideig szállítottak, majd csomagokban, szélesebb foltokban lerakódtak. Így kerülhettek olyan szárazföldi állatok (pl. ragadozó dinoszauruszok, pteroszauruszok, madarak) csontjai is a vízi állatok csontjai közé, melyek általában magasabb, szárazabb térszínen éltek. Továbbá ezek a nagyméretű áradások már korábban lerakódott üledékeket is átmozgattak, kimosva belőlük korábbi fogakat, csontokat.

Az előkerült csontokon a szállítás közben keletkezett törési, kopási felületek a leggyakoribbak. A végtagsontok epiphysisei gyakran hiányoznak, vagy igen gyakran kopottak. A csigolyák esetében a szárazföldi állatoktól (dinoszauruszok) származók nyúlványai gyakran hiányoznak, vagy erősen kopottak, a vízi állatoktól (teknősök, krokodilok, moszaszauruszok) származó csigolyák – a rövidebb szállításnak köszönhetően – általában épebbek. A begyűjtött szárazföldi állatok fogainál – elsősorban a páncélos dinoszauruszoknál – mind a használatból, mind a szállításból eredő kopásnyomok megfigyelhetők. A rhabdodontida fogak közül előkerült egy emésztett példány. A csontanyagban igen gyakori páncélos dinoszaurusz maradványok közül a páncélelemek általában kitűnő állapotban megmaradtak, viszont a szintén gyakori bordák kizárólag töredékek. A durvább befogadó üledéknek köszönhetően a kompakció kisebb volt, így a csontok is kevésbé összenyomottak.

A másik típusú, nyugodtabb szedimentációt tükröző csonttartalmú üledék, mely a fent leírt klasztos csontos réteg felett következik, tafonómiailag sokkal érdekesebb. Ebben a rétegben csak igen ritkán fordulnak elő csontok, azok viszont szinte minden esetben összefüggnek. Ez a réteg tartalmazta a páncélos dinoszaurusz csontvázakat. A csontvázakon kívül ritkán (max. 1%) független csontok, főleg teknősök, krokodilok csontjai, illetve egy szintén leírásra kerülő madárcsont is előkerült.

A legteljesebb előkerült Ankylosauria csontváz elemei mintegy 45 m²-es területen szóródtak szét. Erről a területről egyetlen olyan csontmaradvány sem került elő, mely több páncélos dinoszaurusz egyed jelenlétére utalt volna (Ősi et al. 2003). A csontvázban két olyan rész maradt meg, ahol a csontok csaknem összekap-

csolódnak. Ezek a hiányos jobb mellső láb (radius, kézközépcsontok) és a koponya jobb hátsó felének négy eleme (quadratum, pterygoid, postorbitale, jugale). A csontok nem mutatnak folyóvízi szállítás eredményeként kialakult irányítottaságot, sőt a csontegyüttesben az egyes testrészek (nyaki-anterior régió, háti régió, medence-farok régió), abból eredően pedig a tetem helyzete is felismerhető. A csontvázban ennek ellenére előfordul számos olyan elem, mely nem a megfelelő helyen található. További érdekes vonás, hogy előkerültek olyan csontok (pl. jobb alsó állkapocs hátsó része, páncélelemek), melyek töredékei egymástól több 10 cm-re temetődtek be, a begyűjtés és preparálás után azonban kitűnően összeilleszthetők voltak. Hogy közvetlenül az állat elpusztulása után fogyasztották-e a tetemet (szárazföldi és/vagy vízi) ragadozók vagy a halál után először szállítódott, majd miután valahol elakadt, utána fogyasztották (vízi ragadozók), nem tudni biztosan. Az egymástól távolra került, de összeilleszthető csontok és a darabokra tört koponya arra utal, hogy más állatok megtaposták, szét döntötték a tetemet. A csontok a csontváz széthullását követően már nem szállítódtak, bár a folyóvíz, mely a betemető üledéket hozta, minden bizonnyal kissé elmozgatta őket.

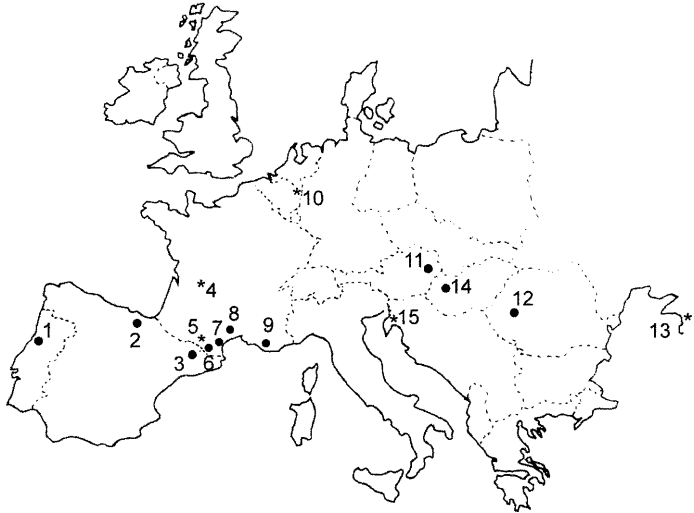
Mindkét rétegtípus csontjaira jellemző, hogy fekete, esetenként sötétbarna színűek. A finomabb szemcséjű agyagos, barna aleurolitos, finom homokos, szene-sedett növényi részeket tartalmazó rétegnél az egykori anoxikus körülmények a fentiek mellett jól magyarázzák a csontok fekete színét. Valószínűsíthető, hogy a csontok a bennük fennmaradt kevés szerves anyag és a mindenütt megjelenő finom eloszlású pirit miatt feketék. A „bonebed” típusú rétegekből származó csontok többsége is fekete színű, pedig a befogadó kőzet világos szürke, világoszöld, erózió környezetben képződött. Ez esetben elképzelhető, hogy az elhullott csontok az előző réteghez hasonló, szerves anyagban dús, anoxikus körülmények között lerakódott rétegből származnak, amit a folyami áradás még konszolidálatlan állapotban megbolygatott, és a benne lévő fekete csontokat összegyűjtötte és szállította. Ez azonban leginkább a töredékes csontokra igaz, és nem vonatkozik olyan csontokra, melyek rendkívül törekeny felépítésük ellenére megmaradtak a ebben a durva, klasztos kőzetben (CSIKI Z. szóbeli közlés). A szerves anyagra utal az is, hogy a meddőhányón talált csontok azon részei, melyek kiálltak egy kötőméből és éveikig mosta a felszínüket az eső, hó, kifehéredtek, világosszürkévé váltak (a szerves anyag eloxidálódott), míg a kőzetben lévő folytatásuk fekete maradt.

Az iharkúti Archosauria fauna összehasonlítása más európai felső-kréta dinoszaurusz faunákkal

Az iharkúti gerinceslelőhely számos érdekes tulajdonsággal rendelkezik, ha összehasonlítjuk más európai kontinentális gerinces lelőhelyekkel. A lelőhely santoni korú (KNAUER & SIEGL-FARKAS 1992), ami, eltekintve egy nemrégiben felfedezett sekélytengeri dinoszaurusz lelőhelytől (Iriest, Olaszország; BRAZATTI & CALLIGARIS 1995, DALLA VECCHIA 2001, 6. ábra), egyedülálló Európában. A többi késő-kréta lelőhely campani–maastrichti korú (BUFFETAUT & LE LOEUFF 1991, LE LOEUFF & BUFFETAUT 1995). A magyar lelőhely megismerésével tehát a fosszilis anyagban a cenomán–campani korú leletek közti űr kisebb lesz. A megismert maradványok

egyfajta összekötő kapocsként szolgálnak az idősebb és fiatalabb taxonok között, magyarázattal szolgálhatnak az egyes csoportok fejlődését, vándorlását illetően, bár ez a fejlődés nem mutat éppen párhuzamot az idő múlásával, sőt, néha pont ellenkezőleg. Az iharkúti Archosauria-faunában számos olyan taxon szerepel (kettő közülük biztosan új), melyek náluk jóval idősebb kora-kréta, esetleg középső-kréta genusokkal mutatnak nagyobb hasonlóságot, illetőleg azon a fejlettségi szinten vannak, amely a csoportjukban már a kora-krétában kialakult.

A santoni *Hungarosaurus* legközelebbi rokona az európai campani-maastrichti *Struthiosaurus*. Anatómiai bélyegeikben azonban mind a két taxon primitívebb, mint



6. ábra. Fontosabb szenon dinoszaurusz lelőhelyek Európában. 1. Viso (campani, Portugália); 2. Laño (késő-campani, Spanyolország); 3. Tremp-medence (maastrichti, Spanyolország); 4. Périgord (campani, Franciaország); 5. Petites Pyrénées (maastrichti, Franciaország); 6. Ariège (campani, Franciaország); 7. Corbières (campani, Franciaország); 8. Languedoc (campani, Franciaország); 9. Provence (maastrichti, Franciaország); 10. Limburg (maastrichti, Belgium); 11. Muthmannsdorf (campani, Ausztria); 12. Hátszegi-medence (maastrichti, Románia); 13. Besh-kosh-hegy (maastrichti, Ukrajna); 14. Iharkút (santoni, Magyarország); 15. Istria (santoni, Olaszország). A csillagok tengeri, a körök szárazföldi lelőhelyek BUFFETAUT & LE LOEUFF (1991) nyomán módosítva

Fig. 6 Important Senonian dinosaur localities in Europe. 1 Viso (Campanian, Portugal); 2 Laño (Late Campanian, Spain); 3 Tremp-basin (Maastrichtian, Spain); 4 Périgord (Campanian, France); 5 Petites Pyrénées (Maastrichtian, France); 6 Ariège (Campanian, France); 7 Corbières (Campanian, France); 8 Languedoc (Campanian, France.); 9 Provence (Maastrichtian, France.); 10 Limburg (Maastrichtian, Belgium); 11 Muthmannsdorf (Campanian, Austria); 12 Hátszegi-medence (Maastrichtian, Romania); 13 Besh-kosh hill (Maastrichtian, Ukraine); 14 Iharkút (Santonian, Hungary); 15 Istria (Santonian, Italy). Stars indicate marine localities, circles indicate continental localities based on BUFFETAUT & LE LOEUFF (1991)

idősebb észak-amerikai nodosaurida társaik. Sőt, a *Struthiosaurus* még a *Hungarosaurus*-nál is primitívebb, pedig a legfiatalabb (maastrichti) nodosaurida Ankylosauria. Az Iharkútról megismert speciális heterodont Eusuchia krokodil anatómiailag legközelebbi rokona a Wealden alsó-krétájából (barremi) kiasott *Hylaeochampsia vectiana* OWEN, 1874. Ezek a tulajdonságok, azt sejtetik, hogy a hazai fauna fent említett elemei egy egészen ősi faunaprovincia/ák maradványai, melyek valamikor a kora-krétában (krokodilok esetében legkésőbb a barremiben, az Ankylosauriák esetében az aptiban vagy még korábban) létezett. Ezeket az ősi állapotokat tükröző taxonok annak idején számos területet benépesíthettek, többek között akár (bár nem szükségszerűen) a Mediterraneum szigetvilágát, ahol csaknem 40 millió éven keresztül fennmaradtak és közben területről területre vándorolhattak. Ezek a szigetek alkalmasak voltak arra, hogy az ősi csonttani bélyegek megőrződjenek, továbbá, hogy a sziget-faunákra jellemző kis termet kialakuljon. Az iharkúti régió is egyfajta refúgium lehetett, amelyet már NÓPCSA is felvetett a Hátszegi-medence faunájával kapcsolatban (NÓPCSA 1923, WEISHAMPEL et al. 1991). Az iharkúti fauna elszigeteltségére utalhat pl. az egészen speciális kistermetű heterodont Eusuchia krokodil, vagy a szintén kistermetű, rhabdodontida Ornithopoda.

A második fontos és kivételes tulajdonsága a hazai lelőhelynek, hogy a páncélos dinoszaurusz maradványok rendkívül gyakoriak a területen (a dinoszaurusz csontok 90%-a). Több Ankylosauria lelet került elő, mint bármely más felső-kréta európai lelőhelyről (ŐSI 2002). Mindazonáltal a rhabdodontida Ornithopoda leletek sokkal ritkábbak, mint a romániai, franciaországi, vagy spanyolországi lelőhelyeken (ŐSI 2004c). Ennek oka az egykori környezetben keresendő. Az iharkúti területen sokkal nagyobb mennyiségben fordulnak elő egészen finom, agyagos, aleurolitos, tarka-agyagos képződmények, mint a többi lelőhelyen, ahol inkább a durva homokos, sőt néhol kavicsos rétegek dominálnak (GRIGORESCU 1983, ASTIBIA et al. 1999). A hazai terület egy egészen sík, dús vegetációjú, lassú folyású alsó szakasz jellegű folyóággal szabdalts, néhol (Ajka Kőszén Formáció képződési szintere felé egyre gyakrabban) mocsaras, ártéri környezet volt. A nagy mennyiségű lelet alapján azt gondoljuk, hogy ezeknek a páncélos dinoszauruszoknak ez a folyóággal, övzátornyokkal tarkított, részben vízzel borított, gazdag vegetációjú ártéri terület volt az otthonuk. Itt éltek, könnyedén gázoltak a néhány 10 cm-es, vagy akár mélyebb vízzel borított területeken és legelték a gazdag növényzetet. Érdekes, hogy az észak-amerikai páncélos dinoszauruszok közül a nodosaurida ankylosaurusok maradványai gyakran tengeri, vagy tengerparton képződött üledékekből kerülnek elő. Ezek önálló, gyakran csak részleges csontvázak, melyek a partról sodródhattak be (COOMBS 1995, COOMBS & DEMÉRÉ 1996, LEE 1996). Ez is alátámasztja azt a mások által is támogatott elképzelést (HORNER 1979), hogy a nodosauridáknál az élőhely igen sok esetben vízhez kötött volt, mely folyóvízi, folyótorkolati, ártéri illetve tengerparti területeket jelentett.

A harmadik fontos különbség a többi lelőhelyhez képest, hogy a legtöbb csoportban genuszinten új taxonok jelennek meg az iharkúti területen. Az eddigi kutatások alapján egy új bothremyidai teknős (BOTFALVAI 2005), egy új mosasaurida (MAKÁDI 2005, lásd még MAKÁDI et al., jelen kötet), krokodilok esetében kettő (*Eusuchia* indet., *Alligatoroidea* indet.), egy új Ankylosauria, egy új rhabdodontida és valószínűleg egy új Enantiornithes került elő a területről (ŐSI et al. 2003, ŐSI in

press, RABI 2005a). Az új heterodont Eusuchiahoz hasonló, rokon krokodilok egyáltalán nem ismertek más felső-kréta gerinces lelőhelyről. Az Alligatoroidea leletek bár töredékesek, bélyegeik alapján nem sorolhatók be egyik ismert Alligatoroidea genusba sem. A nodosaurida *Struthiosaurus* mindegyik európai lelőhelyről ismert, Magyarországról azonban egy teljesen új genus került elő. A rhabdodontida Ornithopoda-leletek előzetes vizsgálata azt mutatja, hogy a Nyugat-Európából ismert *Rhabdodon* és az Erdélyből ismert (korábban *Rhabdodon*ként tárgyalt leletek, NOPCSA 1915) *Zalmoxes* (WEISHAMPEL et al. 2003) mellett egy új taxon képviseli a hazai faunát.

A negyedik fontos különbség a fent említett európai lelőhelyekkel összevetve az, hogy nem került elő hadrosaurida Ornithopoda és titanosaurida Sauropoda dinoszaurusz-maradvány. Ez a kelet-ausztriai lelőhelynél is így van. Ez magyarázható azzal, hogy ezidáig még nem találtuk meg őket, de akár az is lehet, hogy valójában ezek a csoportok – bár a hadrosauridák már ismertek késő-santoniban Észak-Olaszországban – ekkora még nem érték el (a Sauropodák esetében újra) az Európai területet (l. a következő fejezetet).

Paleobiogeográfiai kapcsolatok

Ismerve a magyarországi késő-kréta kontinentális gerinces fauna elemeit, a fauna hasonlóságait és különbségeit összevetve más késő-kréta faunákkal, felvetődik a kérdés, hogy a hazai fauna hogyan illeszthető be az európai késő-kréta biogeográfiaiba.

A hazai fauna paleobiogeográfiai kapcsolatainak vizsgálatában leginkább a szárazföldi taxonok, kapcsolataik nyomozása a legérdekesebb, minthogy a kimondottan vízhez alkalmazkodott csoportok könnyebben vándorolnak egy sziget-tengerszerű Mediterraneumban. A hazai bothremydidá teknősök a Dél-Franciaországból előkerült, maastrichti *Foxemysszel*, míg az iharkúti moszaszauruszok a Marokkóból előkerült turonai *Tethysaurusszal* mutatnak legközelebbi rokonságot (MAKÁDI et al., jelen kötet). Ezek a taxonok „csak” 8–15 millió évvel idősebbek, vagy éppen fiatalabbak legközelebbi rokonaiknál, míg a heterodont Eusuchia krokodil közel 40 millió évvel, a *Hungarosaurus* mintegy 30 millió évvel fiatalabb hasonlóan primitív észak-amerikai rokonainál. A *Struthiosaurus* pedig csaknem 60 millió évvel fiatalabb, mint fejlettebb észak-amerikai rokonai (WEISHAMPEL et al. 1991).

Az Európai késő-kréta faunák (6. ábra) eredetüket tekintve vegyes összetételűek (LE LOEUFF 1991). Tartalmaznak észak-amerikai eredetű és Gondwana eredetű csoportokat is. Vizsgálva az észak-amerikai fauna-bevándorlás lehetőségét, feltételezhető, hogy valamikor a barremit–apti idején létezett egy észak-amerikai/euramerikai (Észak-Amerika+Grönland+Európa) faunaprovincia, melynek bizonyos elemei olyan nyugat-európai, kelet-európai, majd mediterrán területekre jutottak el, ahol elszigetelődtek és ott primitív bélyegeiket megőrizve évmilliókig fennmaradtak. Addigra az eredeti euramerikai területeken, ahonnan ezek az elemek származtak, a fauna már átalakult és fejlettebb taxonok jelentek meg. Ez történhetett a két európai Ankylosauriával (*Struthiosaurus*, *Hungarosaurus*), illetve a heterodont Eusuchia és Alligatoroidea krokodilokkal.

Észak-amerikai kapcsolatra utal még az utóbbi évtizedben számos európai lelőhelyről, így hazánkban is előkerült kisméretű ragadozók, a dromaeosauridák jelenléte. Ezek a leletek leginkább fogak, esetenként igen hiányos csontváz részek (*Variraptor*, LE LOEUFF & BUFFETAUT 1998; *Pyroraptor*, ALLAIN & TAQUET 2000). A magyarországi dromaeosaurida fogak, illetve néhány erdélyi fog az észak-amerikai *Richardoestesival* mutat nagy hasonlóságot, alátámasztva az észak-amerikai eredetet. Legújabban azonban AMIOT et al. (2004) írnak le dromaeosaurida fogakat marokkói cenoman rétegekből, ami felveti, hogy a csoport Európába akár Afrikából is jöhetett.

LE LOEUFF (1991) szerint a kréta során a Tethys záródása következtében először volt egy barremi–albai korszakokban bekövetkezett faunavándorlás Afrika és Európa között. Ekkor érhettek el először a Gondwana-eredetű titanosauridák az euramerikai területeket. Titanosaurida leletek ismertek Anglia barremi és talán Észak-Amerika apti rétegeiből (RUSSELL 1985). A következő titanosaurida adat Európából a felső-campaniból ismert. Sem az iharkúti santoni, sem a kelet-ausztriai alsó-campani lelőhelyekről nem ismert titanosaurida. Ez tehát nem zárja ki azt a lehetőséget, hogy a korábbi, középső-kréta titanosauridák kihaltak valamikor a precampani időszakban és a campani végéig nem éltek Sauropodák Európában.

A magyar faunában tehát az egyedüli afrikai rokonságra utaló nyom a feltételezett abelisaurida fogak. Pontosan ilyen fogak ismertek a kelet-ausztriai alsó-campani lelőhelyről is. Ezek a fogak leginkább az Abelisauridae fogakhoz hasonlítanak, Európából azonban ez a csoport csak a campanitól ismert.

A nemrégiben felfedezett iztriai (Észak-Olaszország), santoni korú hadroszaurusz fauna DALLA VECCHIA (2001) szerint primitív bélyegeket hordoz és feltehetőleg közeli rokonságban van a maastrichti korú erdélyi *Telmatosaurus*szal. Elmélete szerint ezek a hadroszauruszok a dél-közép-ázsiai (Üzbegisztán, Kazahsztán) területekről vándoroltak nyugat felé, Európába, a Tethys északi peremén kialakult szubdukciós szigetíveken keresztül. Majd a campani során kisméretű szigeteken kellett létezniük, hogy primitív bélyegeiket a maastrichti végéig megőrizhessék. A kérdés, hogy a hasonlóan santoni iharkúti területet vajon elérték-e a hadroszauruszok és ha nem, akkor miért nem. Könnyen elképzelhető, hogy az iztriai és az iharkúti terület létezése közötti idő földtörténeti értelemben csak egy hajszálnyi volt, de elég ahhoz, hogy az első Európába érkező hadrosauridák még nem értek el az feltehetően idősebb iharkúti területre.

Összességében tehát az iharkúti kontinentális fauna (hasonlóan a jóval szegényebb kelet-ausztriai lelőhelyhez) legnagyobb része euramerikai eredetet mutat, bár számos kevésbé ismert taxon (Albanerpetontidae, Squamata, *Doratodon*) nem került vizsgálatra.

Összegzés

Az iharkúti késő-kréta (santoni) Archosauria fauna (krokodilok, dinoszauruszok, madarak és pteroszauruszok) rendkívül fontos a késő-kréta Európa biogeográfiában. A hazai faunában megjelenő főbb csoportok mindegyike (Alligatoidea, Abelisauridae, Dromaeosauridae, Nodosauridae, Rhabdodontidae, Azhdarchidae) ismert a hasonló korú európai faunákban, genusszinten azonban már eltérések

mutatkoznak. Az eddig előkerült anyag alapján megállapítható, hogy az Alligato-roidea, Nodosauridae, Rhabdodontidae, Azhdarchidae csoportokat új taxonok képviselik az iharkúti területen. Ezek mellett egy új, primitív Eusuchia krokodil a legjobban reprezentált taxon a hazai faunában.

A fauna egyik különlegessége, hogy a primitív heterodont Eusuchia és a *Hungarosaurus* (hasonlóan a *Struthiosaurus*hoz) náluk jóval idősebb (kora- és középső-kréta) taxonokkal rokonítható. Ez azt sugallja, hogy ezek az elemek egy jóval korábbi (barremi/apti), euramerikai faunaprovincia maradványai, melyek ősi csonttani bélyegeiket évmilliókon át megőrizve mind a nyugat-európai, mind a mediterrán területeken fennmaradtak egészen a késő-krétáig.

A santoni korú iharkúti Alligato-roidea-leletek, mint a csoport legidősebb képviselői megkérdőjelezik a család észak-amerikai eredetét és felvetik egy Európához közelebb eső ősauna létezését. Az iharkúti krokodilfauna jellegzetessége, hogy az eddig felfedezett három taxon mind különböző szerepet töltött be az egykori élőhelyén és ilyen változatos ökológiájú együttes az európai és az észak-amerikai felső-krétából csak a bakonyi lelőhelyről ismert.

Az Európa késő-krétájából biztosan csak Franciaországból és most már a hazai lelőhelyről is ismert Enantiornithes madárleletek arra utalnak, hogy a madaraknak ez a kihalt, primitív csoportja domináns szerepet töltött be az Európai késő-kréta madárvilágban hasonlóan a dél-amerikai, észak-amerikai, vagy ázsiai avifaunához.

Köszönetnyilvánítás

Mindenek előtt hálával tartozunk TORMA Andrásnak, JOCHÁNÉ-EDELÉNYI Emőkének és CSÁSZÁR Gézának, akik nagyban segítségünkre voltak a lelőhely megtalálásában. Lekötelezettjei vagyunk a Bakonyi Bauxitbánya Kft.-nek, azon belül KOVACSICS Árpádnak, LEGEZA LEGETŐ Miklósnak és PATAKI Attilának, BÖRÖCZKY Tamásnak, FODOR Gézának, a Geovolán Kft. részéről KERTÉSZ Lászlónak és GYARMAT Dezsőnek, továbbá ŐSI Jánosnak és ŐSI Jánosnének a területen végzett ásatások szervezésében nyújtott segítségükért és a letakarítási munkálatok koordinálásáért. Munkánkat szakmailag segítettek: David B. WEISHAMPEL, Coralia M. JIANU, Eric BUFFETAUT, Jean LE LOEUFF, James M. CLARK, Michael W. CALDWELL, Matthew VICKARYOUS, Susan E. EVANS, KOCSIS László, CSIKI Zoltán, Vladimir R. ALIFANOV, Natalie BARDET, KORDOS László, GÖRÖG Ágnes, GASPARIK Mihály, ZBORAY Géza, Kenneth CARPENTER, Xabier PEREDA-SUBERBIOLA, Angela MILNER, MINDSZENTY Andrea, KÁZMÉR Miklós, GALÁCZ András, SZENTE István, MÉSZÁROS Lukács, Massimo DELFINO, Hayian TONG, Christopher BROCHU, Angela BUSCALIONI, Luis CHIAPPE, E. Dino FREY, Daniela SCHWARZ.

Hálásak vagyunk mindazoknak, akik részt vettek és segítettek az ásatásokon és a preparálásban.

A következő személyek segítették munkánkat a hazai és külföldi összehasonlító anyag vizsgálatában: Coralia M. JIANU, Dr. Gerhard HAHN, Norbert VÁVRA, Carmelo CORRAL, Jean LE LOEUFF és Sylvain DUFFAUD, Angela MILNER és Sandra CHAPMAN, Ivy RUTZKY, Judy GALKIN és Carl MEHLING, Michael K. BRETT-SURMAN, Kenneth CARPENTER, Natalie BARDET, Etienne STEURBAUT, Marisa BLUME, Torsten WAPPLER, Norbert MICKLICH.

Közönettel tartozunk a lektoroknak, CSIKI Zoltánnak és MÉSZÁROS Lukácsnak hasznos tanácsaikért.

A következő cégek, intézmények támogatták anyagilag a kutatásokat: Magyar Természettudományi Múzeum, OTKA (T-38045), Pro Renovanda Cultura Hungariae Alapítvány, National Geographic Society (Grant-No. 7228-02), Univer Rt., Light Tech Kft., Piszke Papír Rt., Ferrokémia Rt. Europharma Kft., Mol Rt., Balfi Rt., Kaposvári Egyetem.

Irodalom – References

- ALLAIN, R. & TAQUET, P. 2000: A new genus of Dromaeosauridae (Dinosauria, Theropoda) from the Upper Cretaceous of France. – *Journal of Vertebrate Paleontology* **20/2**, 404–407.
- AMIOT, R., BUFFETAUT, E., TONG, H., BOUDAD, L. & KABIRI, L. 2004: Isolated theropod teeth from the Cenomanian of Morocco and their palaeobiogeographical significance. – *Revue de Paléobiologie* **9**, 143–149.
- ASTIBIA, H., MURELAGA, X., SUBERBIOLA X.-P., ELORZA, J. J. & GOMEZ-ALDAY, J. J. 1999: Taphonomy and palaeoecology of the Upper Cretaceous continental vertebrate-bearing beds of the Laño quarry (Iberian Peninsula). – *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Alava* **14** (Num. Espec.1), 43–104.
- BOTFAI, G. 2005: Bothremydidae indet. from the Upper Cretaceous of Hungary (Csehánya Formation). – 3rd Meeting of the EAVP, Abstract, Kaupia **14**, 71.
- BRAZZATI, T. & CALLIGARIS, R. 1995: Studio preliminare di reperti ossei di dinosauri del Carso Triestino. – *Atti Mus. Civ. Stor. Nat. Trieste* **46**, 221–226.
- BRINKMANN, W. 1992: Die Krokodilier-Fauna aus der Unter-Kreide (Ober-Barremium) von Una (Provinz Cuenca, Spanien). – *Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen, Reihe E, Band 5*, 1–123.
- BROCHU, C. A. 1999: Phylogenetics, taxonomy, and historical biogeography of Alligatoroidea. – *Journal of Vertebrate Paleontology* (Mem. 6), 9–100.
- BRODKORB, P. 1976: Discovery of a Cretaceous bird, apparently ancestral to the orders Coraciiformes and Piciformes (Aves: Carinatae). – *Smithsonian Contributions to Paleobiology* **27**, 67–73.
- BUCKLEY, G. A., BROCHU, C. A., KRAUSE, D. W. & POL, D. 2000: A pug-nosed crocodyliform from the Late Cretaceous of Madagascar. – *Nature* **405**, 941–944.
- BUFFETAUT, E. 1979: Revision der Crocodylia (Reptilia) aus den Gosau-Schichten (Ober-Kreide) von Österreich. – *Sonderdruck Beiträge zur Paläontologie von Österreich* **6**, 89–105.
- BUFFETAUT, E. 1998: First evidence of enantiornithine birds from the upper Cretaceous of Europe: postcranial bones from Cruzy (Hérault, France). – *Oryctos* **1**, 127–130.
- BUFFETAUT, E. 1999: Pterosauria from the Upper Cretaceous of Laño (Iberian Peninsula): a preliminary comparative study. – *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Alava* **14**, 289–294.
- BUFFETAUT, E. & LE LOEUFF, J. 1991: Late Cretaceous dinosaur faunas of Europe: some correlation problems. – *Cretaceous Research* **12**, 159–176.
- BUFFETAUT, E. & LE LOEUFF, J. 1998: A new giant ground bird from the Upper Cretaceous of southern France. – *Journal of Geological Society, London* **155**, 1–4.
- BUFFETAUT, E., LE LOEUFF, J., MECHIN, P. & MECHIN-SALESSY, A. 1995: A large French Cretaceous bird. – *Nature* **377**, 110.
- BUFFETAUT, E., MECHIN, P. & MECHIN-SALESSY, A. 2000: An archaic bird from the Upper Cretaceous of Provence (southern France). – *Comptes Rendus de la Academie de Sciences Paris* **331**, 557–561.
- BUNZEL, E. 1871: Die Reptilienfauna der Gosau Formation in der neuen Welt bei Wiener-Neustadt. – *Abhandlungen der k. k. geologische Reichsanstalt* **5**, 1–18.
- BUSCALIONI, A. D., ORTEGA, F. & VASSE, D. 1999: The Upper Cretaceous crocodylian assemblage from Laño (Northcentral Spain): implications in the knowledge of the finicretaceous European faunas. – *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Alava* **14**, 212–233.
- BUSCALIONI, A. D. & ORTEGA, F. 2002: The Upper Cretaceous crocodylian fossil record. – *Sargetia, Acta Mus. Ser. Sci. Nat. Deva. Vol. XIX-2002*, 5–11.
- BUSCALIONI, A. D., PÉREZ-MORENO, B. P. & SANZ, J. L. 2003: Pattern of biotic replacement of modern crocodiles during the Late Cretaceous. – *Coloquios de Paleontología* **1**, 77–93.

- CHIAPPE, L. M. 1992: Enantiornithine tarsometatarsi and the avian affinity of the Late Cretaceous Avisauridae. – *Journal of Vertebrate Paleontology* **12**, 344–350.
- CHIAPPE, L. M. 1995: Bird diversity in the age of dinosaurs. – *Natural History* **6**, 58–65.
- CHIAPPE, L. M. & WALKER, C. A. 2002. Skeletal Morphology and Systematics of the Cretaceous Euenantiornithes (Ornithothoraces: Enantiornithes). – In: CHIAPPE, L. M. & WITMER, L. (eds): *Mesozoic Birds: Above the Head of Dinosaurs*. University of California Press, Berkeley, 240–267.
- CLARK, J. M. 1994: Patterns of evolution in Mesozoic Crocodyliformes. – In: FRASER, N. C., SUES, H.-D. (eds.): *In the Shadow of the Dinosaurs*. Cambridge University Press, New York, 84–97.
- CLARK, J. M. & NORELL, M. A. 1992: The Early Cretaceous Crocodylomorph *Hylaeochampsia vectiana* from the Wealden of the Isle of Wight. – *American Museum Novitates* **3032**, 1–19.
- CLARK, J. M., JACOBS, L. & DOWNS, W. R. 1989: Mammal-like dentition in a Mesozoic crocodylian. – *Science* **244**, 1064–1066.
- COMPANY, J., PEREDA SUBERBIOLA, X., RUIZ-OMEÑACA, J. I. & BUSCALIONI, A. D. 2005: A new species of Doratodon (Crocodyliformes: Ziphosuchia) from the Late Cretaceous of Spain. – *Journal of Vertebrate Paleontology* **25/2**, 343–353.
- COOMBS, P. W. 1995: A new nodosaurid ankylosaur (Dinosauria: Ornithischia) from the Lower Cretaceous of Texas. – *Journal of Vertebrate Paleontology* **15/2**, 298–312.
- COOMBS, P. W. & MARYANSKA, T. 1990: Ankylosauria. – In: WEISHAMPEL, D. B., DODSON, P. & OSMÓLSKA, H. (eds): *The Dinosauria*. California University Press, 456–483.
- COOMBS, P. W. & DEMÉRÉ, T. A. 1996: A Late Cretaceous nodosaurid ankylosaur (Dinosauria: Ornithischia) from marine sediments of coastal California. – *Journal of Vertebrate Paleontology* **70/2**, 311–326.
- CSIKI, Z. & GRIGORESCU, D. 1998: Small theropods from the Late Cretaceous of the Hațeg Basin (Western Romania) – An unexpected diversity at the top of the food chain. – *Oryctos* **1**, 87–104.
- DALLA VECCHIA, F. M. 2001: Paleogeographic implications of the presence of hadrosaurian dinosaurs on the Late Cretaceous Adriatic–Dinaric Carbonate Platform (Italy). – International Conference on Paleobiogeography & Paleocology, Piacenza & Castell'Arquato (Italy). Abstract, 52–53.
- GOMANI, E. 1997: A crocodyliform from the Early Cretaceous Dinosaur beds, northern Malawi. – *Journal of Vertebrate Paleontology* **17**, 280–294.
- GRIGORESCU, D. 1983: A stratigraphic, taphonomic and paleoecologic approach to a “forgotten land”: The dinosaurbearing deposits from the Hațeg Basin (Transylvania – Romania). – *Acta Paleontologica Polonica* **28**, 103–121.
- GRIGORESCU, D. & HAHN, G. 1987: The first multituberculate teeth from the Upper Cretaceous of Europe (Romania). – *Geologica et Palaeontologica* **21**, 237–241.
- GRIGORESCU, D., VENCZEL, M., CSIKI, Z. & LIMBEREA, R. 1999: New latest Cretaceous microvertebrate fossil assemblages from the Hațeg Basin (Romania). – *Geologie en Mijnbouw* **78**, 301–314.
- HORNER, J. A. 1979: Upper Cretaceous dinosaurs from the Bearpaw Shale (marine) of south-central Montana, with a checklist of Upper Cretaceous remains from marine sediments in North America. – *Journal of Paleontology* **53**, 566–577.
- KNAUER, J. & SIEGL-FARKAS, Á. 1992: Palynostratigraphic position of the Senonian beds overlying the Upper Cretaceous bauxite formations of the Bakony Mts. – *A Magyar Állami Földtani Intézet Évi jelentése 1990-ról*, 463–471.
- LEE, J.-N. 1996: A new nodosaurid ankylosaur (Dinosauria: Ornithischia) from the Paw Paw Formation (late Albian) of Texas. – *Journal of Vertebrate Paleontology* **16**, 232–245.
- LE LOEUFF, J. 1991: The campano-maastrichtian vertebrate faunas from southern Europe and their relationships with other faunas in the world; palaeobiogeographical implications. – *Cretaceous Research* **12**, 93–114.
- LE LOEUFF, J. & BUFFETAUT, E. 1995: The evolution of Late Cretaceous non-marine Vertebrate fauna in Europe. – Sixth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota, Short Papers. China Ocean press, Beijing, 181–184.
- LE LOEUFF, J. & BUFFETAUT, E. 1998: A new dromaeosaurid theropod from the Upper Cretaceous of southern France. – *Oryctos* **1**, 105–112.
- MAKÁDI, L. 2005: A new aquatic varanoid lizard from the Upper Cretaceous of Hungary. – 3rd Meeting of the EAVP, Abstract. Kaupia 14, 106.
- MAKÁDI L., BOTFALVAI G. & ÓSI A. 2006: Egy késő-kréta kontinentális gerinces fauna a Bakonyból: halak, kétélűek, teknősök, gyíkok. – *Földtani Közlemény*, **136/4** (jelen kötet).

- MARTIN, J. E. & BUFFETAUT, E. 2005: An overview of the Late Cretaceous crocodylian assemblage from Cruzy, southern France. – 3rd Meeting of the EAVP, *Kaupia Darmstädter Beiträge zur Naturgeschichte* **14**, 33–44.
- MATHERON, P. 1869: Notes sur les reptiles fossiles des dépôts fluvio-lacustres crétacés du bassin a lignite de Fuveau. – *Bulletin de la Société de la Géologie de France sér. 2*, **26**, 781–795.
- MÁRTONNÉ SZALAI E. 2005: Paleomágneses vizsgálatok Iharkúton. – Kézirat, ELTE Alkalmazott Földtani Tanszék, 2 p.
- NESSOV, L. A. 1984: Upper Cretaceous pterosaurs and birds from Central Asia. – *Paleontologicheskii Zhurnal* **1**, 47–57. (oroszul).
- NOPCSA, F. 1902: Dinosaurierreste aus Siebenbürgen II. (Schädelreste von Mochlodon). Mit einem Anhang: Zur phylogeni der ornithopodiden. – *Denkschrift der kaiserliche Akademie der Wissenschaften. Mathematische-Naturwissenschaftliche Klasse Wien* **72**, 149–175.
- NOPCSA, F. 1915: Die Dinosaurier der siebenbürgischen Landesteile Ungarns. – *Mitteilung des Jahrbuches der K. Ungarische Geologische Reichsanstalt* **23**, 1–26.
- NOPCSA, F. 1923: On the geological importance of the primitive reptilian fauna in the uppermost Cretaceous Hungary; with the description of a new tortoise. – *Quarterly Journal of the Geological Society of London* **79**, 100–116.
- NOPCSA, F. 1926: A 4000 lb. insectivorous dinosaur. – *Illustrated London News* **169**, 466–467.
- NOPCSA, F. 1929: Dinosaurierreste aus Siebenbürgen V. – *Geologica Hungarica ser. Palaeontologica* **4**, 1–76.
- NORMAN, D. B. 2004: Basal Iguanodontia. – In: WEISHAMPEL, D. B., DODSON, P. & OSMÓLSKA, H. (eds): *The Dinosauria*, second edition. The University of California Press, Berkeley, California, 413–437
- OWEN, R. 1874: Monograph on the fossil Reptilia of the Wealden and Purbeck Formations. Suppl. No. 6 (Hylaeochampsa.) – *Paleontographic Soc. Mon.* **27**, 7.
- ŐSI, A. 2002: Dinosaurians from the Upper Cretaceous of Hungary – similarities and differences with other Upper Cretaceous faunas. – Abstract. 3rd Georges Cuvier Symposium, Montbéliard, ELTE Óslénytani Tanszék, 1 p.
- ŐSI, A. 2003: A magyarországi késő-kréta dinoszaurusz fauna vizsgálata. – Kézirat (szakdolgozat), ELTE Óslénytani Tanszék, 1–66.
- ŐSI, A. 2004a: The first dinosaur remains from the Upper Cretaceous of Hungary (Csehbánya Formation, Bakony Mts). – *Geobios* **37**, 749–753.
- ŐSI, A. 2004b: Halászó repülő hüllők Magyarországról. – *Élet és Tudomány* **LIX**(37), 1172–1174.
- ŐSI, A. 2004c: Dinosaurians from the Late Cretaceous of Hungary – similarities and differences with other European Late Cretaceous faunas. – *Revue de Paleobiologie* **9**, 51–54.
- ŐSI, A. 2005a: *Hungarosaurus tormai*, a new ankylosaur (Dinosauria) from the Upper Cretaceous of Hungary. – *Journal of Vertebrate Paleontology* **25**(2), 370–383.
- ŐSI, A. 2005b: Krokodilok Magyarországról. – *Élet és Tudomány* **LX**(9), 230–232.
- ŐSI, A. in press: Enantiornithine bird remains from the Late Cretaceous of Hungary. – *Oryctos*.
- ŐSI, A., WEISHAMPEL, D. B. & JIANU, C. M. 2003: Dinosaurians from the Upper Cretaceous of Hungary. – *Advances in Vertebrate Paleontology*, Hen to Pantha, Bucharest, 117–120.
- ŐSI, A., WEISHAMPEL, D. B. & JIANU, C. M. 2005: An Azhdarchid Pterosaur from the Late Cretaceous of Hungary. – *Acta Paleontologica Polonica* **50**(4), 777–787.
- PEREDA-SUBERBIOLA, X. 1992: A revised census of European Late Cretaceous nodosaurids (Ornithischia: Ankylosauria): last occurrence and possible extinction scenarios. – *Terra Nova* **4**, 641–648
- POL, D., JI, S., CLARK, J. M., CHIAPPE, L. M. 2004: Basal crocodyliforms from the Lower Cretaceous Tugulu Group (Xinjiang, China), and the phylogenetic position of Edentosuchus. – *Cretaceous Research* **25**, 1–20
- RABI, M. 2005a: Alligatoidea indet. from the Upper Cretaceous of Hungary (Csehbánya Formation). – 3rd Meeting of the EAVP, Abstract. – *Kaupia* **14**, 93.
- RABI, M. 2005b: Alligatoidea indet. és *Doratonodon* cf. *carcharidens* a bakonyi felső-kretából (Csehbányai Formáció, Iharkút).
- RABI, M. 2006a: Do alligatoroids really derive from North America? – *Hantkeniana Abstract Volume of the 4th Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologists in Budapest*. **5**, 102.
- RABI, M. 2006b: Honnan eredhetnek az alligátorfélék? – *Élet és Tudomány* **LXI**(27), 848–851.
- RADULESCU, C. & SAMSON, P.-M. 1986: Précisions sur les affinités des multituberculés (Mammalia) du Crétacé supérieur de Roumanie. – *Comptes Rendus de la Academie de Paris* **304**, 1825–1830.

- RUSSELL, D. A. 1985: A check list of the families and genera of North American dinosaurs. – *Sylogus* 53, 1–35.
- SALISBURY, S. W., MOLNAR, R. E., FREY, E., WILLIS, P. M. A. 2006: The origin of modern crocodyliforms: new evidence from the Cretaceous of Australia. – *Proceedings of the Royal Society B* 3613, 1–11.
- SHINE R., HARLOW, P. S., KEOGH, J. S. & BOEADI. 1996: Commercial harvesting of giant lizards: the biology of water monitors *Varanus salvator* in southern Sumatra. – *Biological Conservation* 77, 125–134.
- SANDER, P. M. 1999: The microstructure of Reptilian Tooth Enamel: Terminology, Function, and Phylogeny – *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen (A)*38, 1–102.
- SCHWIMMER, D. R. 2002: King of the Crocodylians. The Paleobiology of *Deinosuchus*. – Bloomington & Indianapolis: Indiana University Press, 220 p.
- VICKARYOUS, M. K., MARYANSKA, I. & WEISHAMPPEL, D. B. 2004: Ankylosauria. – In: WEISHAMPPEL, D. B., DODSON, P. & OSMÓLSKA, H. (eds): *The Dinosauria*, second edition. The University of California Press, Berkeley, California, 363–392.
- WALKER, C. A. 1981: A new subclass of birds from the Cretaceous of South America. – *Nature*, 292, 51–53.
- WEISHAMPPEL D. B., GRIGORESCU, D. & NORMAN, D. B. 1991: The dinosaurs of Transylvania. – *National Geographic Research and Exploration* 7/2, 196–215.
- WEISHAMPPEL, D. B., JIANU, C. M., CSIKI, Z. & NORMAN, D. B. 2003: Osteology and phylogeny of *Zalmoxes* (n. g.), an unusual euornithopod dinosaur from the latest Cretaceous of Romania. – *Journal of Systematic Palaeontology* 1/2, 65–123.
- WELLNHOFER, P. & KELLNER, A. W. A. 1991: The skull of *Tapejara wellnhoferi* Kellner (Reptilia, Pterosauria) from the Lower Cretaceous Santana Formation of the Araripe Basin, Northeastern Brazil. – *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie* 31, 89–106.
- WU, X.-C. & SUES, H.-D. 1996: Anatomy and phylogenetic relationships of *Chimaerasuchus paradoxus*, an unusual crocodyliform reptile from the Lower Cretaceous of Hubei, China. – *Journal of Vertebrate Palaeontology* 16/4, 688–702.
- WU, X., SUES, H.-D., & SUN, A. 1995: A plant-eating crocodyliform from the Cretaceous of China. – *Nature* 376, 678–680.
- YOUNG, C. C. 1973: A new fossil crocodile from Wuerho. – *Memoirs of the Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology* 11, 37–44. (kínai nyelven).
- Kézirat beérkezett: 2006. 01. 25.