

## Gerinces fossziliák és kutatásuk a Kárpát-medencében

*Ezt a munkát 70. születésnapja alkalmából Prof. Dr. Kordos Lászlónak ajánljuk, tanárunknak, kollégánknak, aki nélkül a hazai gerinces paleontológiai kutatás nem tartana itt.*

ÓSI Attila, MÉSZÁROS Lukács

Eötvös Loránd Tudományegyetem, Őslénytani Tanszék, Pázmány Péter sétány 1/C, Budapest 1117, Hungary  
hungaros@gmail.com

### *Vertebrate fossils and associated research in the Carpathian Basin*

#### Abstract

The richest vertebrate sites in the Carpathian Basin are mainly Neogene and Pleistocene. However, there are some Mesozoic localities that have been researched for decades and these are also of great international interest. The highly sporadic Palaeozoic finds are mostly based on microfossils (conodonts) and some Carboniferous–Perm footprints, the former being biostratigraphically significant and the latter paleobiogeographically important. In addition to some notable scattered finds (*Placochelys placodonta*) from the Triassic period, old and new localities in Bihar and Villány provided diverse, predominantly marine vertebrate faunas. These have added considerably to our knowledge on shelf faunas of the southern Eurasian margin.

The Jurassic vertebrate record is composed of mainly isolated finds (e.g. the *Magyarosuchus* marine crocodile) or tracksites (*Komlosaurus*). The oldest fauna of the Cretaceous period is the archosaurian assemblage which was trapped in the Berriasian-aged bauxite of Bihar. This was followed in time by recently discovered fish and reptile bones and teeth from the Albian Alsóperre Bauxite. The Santonian-aged Iharkút and Ajka vertebrate sites, discovered 20 years ago, provided a unique and diverse assemblage that fills a significant gap in the Late Cretaceous European record. The Maastrichtian Transylvanian localities, discovered 125 years ago, provided a highly unique island fauna including huge pterosaurs, dwarf sauropods and dome-headed multituberculate mammals. These Late Cretaceous assemblages are now among the dominant continental vertebrate records worldwide and offer a great insight into the insular faunal evolution of the European archipelago.

From the Hungarian Palaeogene mainly sporadic fossil sites with aquatic vertebrates were discovered and only a few of them yielded richer terrestrial faunas (e.g. Máriahalom, Bodajk).

The 17-million-year-old Ipolytarnóc footprints, conserved by a volcanic eruption, are the best known of the Lower Miocene fossils. The famous giant petrified pine trunk and a rich shark tooth assemblage have also been preserved in this site. Many remains of Badenian, Sarmatian and later (Pannonian) sea cows, seals and cetaceans were collected from the Mecsek sand layers (e.g. Danitzpuszta sand mine). Several significant sites from the terrestrial Middle Miocene have been excavated over the last three decades (Sámsonháza, Mátraszőlős, Hasznos, Tasád/Tășad). Their small mammal faunas were preserved by swamps and lacustrine accumulations. They are indicators of a warm and humid subtropical climate.

The fossil ape *Rudapithecus hungaricus*, which is the best known palaeontological discovery to have occurred in Hungary, is an element of the rich late Miocene (10 million years old) subtropical ecosystem of Rudabánya. A similar fossil community was discovered in the covering layer of a gypsum mine in Alsótelekes. Gyepüfüzes (Kohfidisch), Götzendorf, Sümeg, Csákvár, Bérbaltavár, Tardosbánya, Polgárdi and other rich sites demonstrate the environmental transformation which took place during the Pannonian Age. It was then that the rich, subtropical forests disappeared and were replaced by wooded and then grassy savannas and finally sporadic desert areas. The alginat layers of the Pula locality were deposited in a Pliocene volcanic crater lake. They yielded many well-preserved leaf and arthropod fossils, as well as fish and mammalian remains. The findings from Ajnácskő (Hajnáčka) were preserved by a volcanic eruption, while the fauna of Ivánháza was discovered in the sediments of karst fissures. The karst fillings of Csarnóta, Beremend and Osztramos show the faunal changes at the end of the Pliocene and the beginning of the Lower Pleistocene. Exceptionally rich Quaternary assemblages were found near Gombaszög (Gombasek) in the Hungarian Highlands and from Betfia in Transylvania. More than 100 localities have been described from the Pleistocene of Hungary and at least 150 different faunas were found in them. Most of these are from fillings of karst cavities, but there are also fluvial and aeolian sediments. Many findings of ancient humans have also been found in several localities (e.g. Vértesszőlős: *Homo heidelbergensis*, Subalyuk: *Homo sapiens neanderthalensis*, Istállóskő: *Homo sapiens sapiens*). Recently, detailed multidisciplinary investigations have been carried out with respect to some of these faunas (e.g. Somssich Hill, Süttő, Tokod, and Vaskapu Cave) by research groups comprised of different specialists. The macro- and microfaunas of these sites appropriately reflect Quaternary climatic changes.

**Keywords:** *Vertebrates, Paleozoic, Mesozoic, Cenozoic, Hungary, Carpathian Basin*

## Összefoglalás

A Kárpát-medence leggazdagabb gerinces lelőhelyei főként neogén és pleisztocén korúak, de akad köztük néhány mezozoikumi is, mely évtizedek óta kutatott és nagy nemzetközi érdeklődésre tart számot. Az igen szórványos paleozoikumi leletanyag leginkább mikrofosziliákon (Conodonták) és néhány karbon–perm lábnyomon alapul, mely előbbieket biosztratigráfiai, utóbbiak ősszállatföldrajzi hozadéka jelentős. Amíg a triász időszakból néhány számottevő szórványlelet (*Placochelys placodonta*) mellett a bihari és villányi lelőhelyek szolgáltatottak diverz, döntően tengeri gerinces faunát, jura gerinces leleteink a hettangi korú *Komlosaurus* lábnyomokon túl tengeri szórványleletek (pl. *Magyarosuchus* tengeri krokodil). A kréta időszak legidősebb faunáját a bihari berriázi bauxitban csapdázódott Archosauria-csontok jelentik, melyeket időben az Alsóperei Bauxitból nemrégiben felfedezett hal- és hullócsontok, illetve -fogak követnek. A 125 éve feltárt erdélyi és 20 éve felfedezett santoni korú iharkúti és ajkai ősgerinces lelőhelyek sokezer leletanyagukkal és diverz faunájukkal mára Európa meghatározó, paleobiológiai szempontból igazi csemegéket szolgáltatató kontinentális gerinces együttese.

Néhány gazdagabb fauna (pl. Máriahalom, Bodajk) kivételével a paleogénből csak szórványlelőhelyek maradtak fent a Kárpát-medencében, amelyek elsősorban vízi gerinceseket szolgáltattak. Az alsó-miocénből az ipolytarnóci őslábnyomos lelőhely a legismertebb, ahonnan a vulkáni hamuszórás által konzervált több ezer ősgerinces lábnyomon kívül gazdag cápafoegyüttes is előkerült. A mecseki homokrétegekből (pl. danitzpusztai homokbánya) badeni, szarmata és későbbi (pannóniai) tengeri tehének, fókák és cetek maradványait gyűjtötték. A szárazföldi középső-miocénből az utóbbi három évtizedben több jelentős lelőhelyet tártak fel (pl. Sámsonháza, Mátraszőlős, Hasznos, Tasád/Tășad), amelyek meleg és nedves, szubtrópusi klímát jelző kisemlősfauáját mocsári, tavi vagy lagúnafelhalmozódások őrizték meg. A híres *Rudapithecus hungaricus* főemlős, amely hazánk nemzetközileg legismertebb lelete, a gazdag rudabányai késő-miocén szubtrópusi életközösség része volt. Hasonló korú és összetételű fosszilis anyagot gyűjtöttek az alsótelekesi gipszbánya fedőjének mocsári-tavi-folyóvízi rétegéből is. Gyepüfüzes (Kohfidisch), Götzendorf, Sümeg, Csákvár, Bérbaltavár, Tardosbánya, Polgárdi, valamint még sok gazdag pannon korú lelőhelyünk azt a környezeti átalakulást tükrözi, melynek során eltűntek a dús, szubtrópusi erdők, és helyüket ligetes, majd füves szavannák, helyenként sivatagos területek foglalták el. A pulai alginittbánya egy pliocén krátertő üledékeit tárta fel, benne többek között halak és emlősök maradványaival. Az ajnácskői (Hajnáčka) leleteket is vulkáni folyamatok őrizték meg, míg a kis- és nagyemlősökben egyaránt gazdag ivánháza faunát karsztüreg-kitöltésekben fedezték fel. A csarnótai, beremendi és osztramosi karszt-kitöltések a pliocén végi és az alsó-pleisztocén eleji változásokat tárják elénk. Felvidékről Gombaszög (Gombasek), Erdélyből Betfia szolgáltatott igen gazdag negyedidőszaki leletegyütteseket. A magyarországi pleisztocénből több mint 100 lelőhelyet és ezekről legalább 150 különböző faunát ismerünk, főként karsztüreg kitöltéseiből, kis részben folyóvízi vagy eolikus üledékekből. Az ősi emberfélék jelentős leletei is előkerültek számos helyről (pl. Vértesszőlős: *Homo heidelbergensis*, Subalyuk: *Homo sapiens neanderthalensis*, Istállóskő: *Homo sapiens sapiens*). Több kvarter lelőhelyen (pl. Somssich-hegy, Süttő, Tokod, Vaskapu-barlang) az utóbbi években is sokoldalú vizsgálatok folytak. Ezek makro- és mikrofaunája egyaránt jól tükrözi a negyedidőszaki klímaváltozásokat.

*Tárgyszavak:* gerincesek, paleozoikum, mezozoikum, kainozoikum, Magyarország, Kárpát-medence

## Bevezetés

A gerinces ősmaradványok kutatása a Kárpát-medencében régi időkre és nagy múltra tekint vissza. Az első gerinces fossziliák felfedezése (pl. pleisztocén nagyemlősök csontjai) bizonyára több évszázaddal ezelőtt megtörtént, és az első leletek leírása már a 19. század elején megkezdődött (FÓZY & SZENTE 2007). A 19. század második és a 20. század első felében már szisztematikus ásatások, feltárások zajlottak, melyek nagyban hozzájárultak leginkább a neogén gerinces faunáinak jobb megismeréséhez (lásd pl. KADIĆ 1915; KADIĆ & KORMOS 1934; KADIĆ & MOTTL 1944; KORMOS 1925, 1937; KRETZOI 1941; és lásd még az irodalmakat KRETZOI 1956b; JÁNOSSY 1979; KORDOS 1992 és PAZONYI 2009-es munkáiban).

A Kárpát-medencében felszínre bukkanó üledékes kőzetek legnagyobb hányada fiatal neogén korú, így a gerinces ősmaradványok többsége (pl. hasadékkitöltések, barlangok csontbreccsái) is ebből az időből származik. Idősebb, paleogén vagy mezozoikumi rétegsorokból már jóval ritkábban kerültek elő gerinces állatok maradványai; ez utóbbiak vagy szórványleletek, vagy kivételes, tudatosan keresett és szisztematikus feltárt lelőhelyek.

Ebben az összefoglaló munkában a teljesség igénye nél-

kül összegyűjtjük a Kárpát-medence legfontosabb gerinces ősmaradvány lelőhelyeit és dokumentált leletanyagait. Röviden tárgyaljuk e fossziliák hazai és nemzetközi jelentőségét, és kitekintést adunk arra vonatkozóan, hogy hol és milyen korú kőzetrétegek lehetnek még potenciálisak a gerinces paleontológiai kutatások szempontjából a Kárpát-medencében.

## Leletanyagok kor szerint

### *Paleozoikum*

A Kárpát-medencében igen kis területen fordulnak elő paleozoikumi kőzetek a felszínen, és amelyek elérhetőek, azok sok esetben metamorfizálódtak, vagy alig ismert belőlük fosszília. Ezek a kőzetek szinte kivétel nélkül tengeri környezetben képződtek, így szárazföldi gerincesek maradványai, néhány lábnyomtól eltekintve, nem ismertek. Amíg Nyugat- és Észak-Európa vagy Oroszország területén nagy kiterjedésben bukkannak a felszínre késő paleozoikumi szárazföldi, folyóvízi vagy partközeli üledékes rétegsorok, melyek gazdag kételtű (SCHOCH 2014) és korai hulló leletanyagokat (SUES 2019) szolgáltattak, a Kárpát-medence területén ilyen környezetekben képződött kőzetek csak

sporadikusan és nagy mélységekben fordulnak elő, melyekről a legjobb esetben egy-egy mélyfúrás révén értesültünk.

A Dunántúli-középhegységi, mecseki és észak-magyarországi paleozoikum szilur, devon és karbon rétegeiből Conodonták, azaz állkapocs nélküli halak kalcium-foszfátos fogképletei kerültek elő, melyek rendkívül fontosak a sokszor metamorfizált kőzetek korának meghatározásában (ORAVECZ 1964, LELKESNÉ-FELVÁRI et al. 1984, KOCZUR 1984, KOCZUR & MOCK 1977, FÜLÖP 1990).

A magasabbrendű halakat izolált fogak (*Acrodus*), illetve kúpos, gumós fogakat viselő foglemezek képviselik (FENNINGER & NIEVOLL 1983), melyek a Nagyvisnyó határában található Mihalovits-kőfejtő perm időszaki rétegeiből is ismertek.

Tetrapoda, tehát négy lábú gerincesek (paleozoikum esetén kétéltűek és hüllők értendőek ide) testfossziliái gyakorlatilag ismeretlenek ezekből az időkből. Mindösszesen néhány kétéltű lábnyom (*Batrachichnius*, *Platytherium*) került elő a Villányi-hegység északi előterében mélyített Turony-1 mélyfúrás felső-karbon rétegeiből (BARABÁSNÉ STUHL 1975). Továbbá ismert még egy közel hat centiméteres lábnyom a Balaton-felvidéki felső-perm vörös homokkő rétegeiből (MAJOROS 1964, KASZAP 1968, VOIGT 2005). Bár a lábnyom leginkább a kora-perm *Ichthyotherium* nyomokra emlékeztet, melyek feltehetően korai növényevő, diadectid hüllőktől származnak, MARCHETTI et al. (2017) a hazai lábnyomot illetően a Tetrapoda indet. besorolásnál nem megy tovább. Emellett KORDOS (2018) említ változatos lábnyomegyüttest e homokkő Balaton-parton hullámtörésre használt blokkjaiból.

### Triász

Paleozoikumi előfutáiraikhoz képest a triász időszaki kőzetek már jóval nagyobb kiterjedésben fordulnak elő középhegységeink területén. Döntő többségük tengeri környezetben képződött, így szárazföldi gerincesek leletei szinte teljesen hiányoznak. A Kárpát-medence területén sokáig csak néhány szórványlelet árulkodott a gerincesek triász időszaki előfordulásáról. Ezek közül a leghíresebb a veszprémi Jeruzsálem-hegyről előkerült *Placochelys placodonta* késő-triász leletanyaga, melyet az akkoriban ott található kőfejtők munkásai és LACZKÓ Dezső paptanár fedeztek fel 1901 áprilisában (BONTÓ 2019). Az első felfedezés során egy erősen cementált, meszes kőzettömbből került elő a holotípus leletanyaga, többek között egy teljes koponyával, alsó állkapocssal és postcranialis elemekkel, köztük vastag, kúpokkal erősen díszített páncélzat darabjaival (JAEKEL 1902, 1907). SEMSEY Andor, a kor és talán minden idők legnagyobb magyar Geo-mecénása is támogatta a további kutatásokat, melynek eredményeként egy újabb töredékes koponya és néhány további csont került elő. Mindkét leletet Németországban preparálták, és végül a második koponya Berlinben maradt (RIEPEL 2001, ŐSI 2012). A *Placochelys* típuspéldányáról 2017-ben a Continental cég segítségével Micro CT felvétel készült, mely nagyban hozzájárul e csodás, 3D-ben megőrződött Placodontia-lelet

agyüregének és egyéb belső anatómiai jegyeinek (pl. a fogváltás folyamatának) vizsgálatához.

A *Placochelys* leletei mellett néhány izolált Placodontia fog is ismert a Jeruzsálem-hegy triász rétegeiből. Továbbá a hazai Placodontia-leletanyagot gazdagítja egy, a híres felső-örsi anisusi-ladin határszelvényből előkerült *Paraplacodus*-nak határozott alsó állkapocstörredék, illetve egy izolált fog törredéke a Keszthelyi-hegységbeli Rezi Dolomitjából (GERE et al. in press). Az izolált leletek között akad még egy Nothosauria-csigolya a Mecsek anisusi korú rétegeiből továbbá egy töredékes Nothosauria alsó állkapocs a Balaton-felvidékről (BODOR & MAKÁDI 2016, ŐSI et al. 2013).

Az 1960-as években a bihari Réz-hegységben földtani kutatások során középső-triász (anisusi) gerinces fossziliák kerültek elő. Az első szisztematikus gyűjtések JURCSÁK Tibor vezetésével 1969-ben Sóllyomkőpestes (Pestiş) mellett a Lion-völgyben kezdődtek, majd a '70-es években a szomszédos Felső-Lugason (Lugaşu de Sus) folytatódtak (VENCZEL 1998). A több mint tíz éven keresztül tartó gyűjtéseket a nagyváradi múzeum munkatársa, JURCSÁK Tibor végezte, és eredményeit több rövid közleményben is publikálta (JURCSÁK 1975, 1976, 1978, 1988). Bár a leletanyag döntően izolált csontmaradványokból áll, jó megtartású csontok, fogak, állkapcsok és olykor még részleges koponyák is előkerültek, melyek alapján egy igen diverz, döntően tengeri gerinces fauna egykori jelenléte rajzolódott ki. Halak fossziliái mellett dominánsan tengeri hüllők, köztük Nothosauriák (*I. ábra A*), Placodontiák, Ichthyosauriák és korai teknősök csontjai, továbbá a felettébb különleges *Tanystropheus* rendkívül megnyúlt nyaki csigolyái (*I. ábra C*) képviselik a leletanyagot (JURCSÁK 1973, 1975, 1976, 1977, 1978, 1982, 1988; HUZA et al. 1987; POPA et al. 1996). A tengeri gerinces leletek mellett egy izolált fog ad hírt szárazföldi ragadozók jelenlétéről az egykori partvidéken (HUZA et al. 1987). A bihari triász gerinces-leletanyag rendkívül fontos a triász időszaki gerincesek diverzitása és állatföldrajzi értelmezése szempontjából. A leletek revíziója időszerű lenne, ám a nagyváradi Körösvidéki Múzeumban őrzött leletanyag költözési és egyéb munkálatok miatt már hosszú ideje nem hozzáférhető.

A Tiszai főegység Villány-Bihari egységén belül szerencsés módon nem csak Nagyvárad környékéről ismerünk triász időszaki csontokat. Az 1980-as években a villányi siklóbevágás területén feltáruló ladin korú Templomhegyi Dolomit és karni korú Mészhegyi Formáció rétegeinek dokumentálása során RÁLISHNÉ FELGENHAUER Erzsébet néhány töredékes csontleletet talált (RÁLISH-FELGENHAUER 1981). A felfedezés azonban nem az első területen: már LÖRENTHEY (1907) hallgatói terepgyakorlati gyűjtések után csontokat említ a villányi vasútállomással szemben található kőfejtő rétegeiből. A Villány triász időszaki rétegei tehát ott hordozták magukban a lehetőséget egy komolyabb leletanyag felfedezésére, ami végül 2012-ig váratott magára. A siklóbevágástól mintegy 300 m-re nyugatra a Somssich-hegy lábánál egy akkor éppen aktív építkezési területen apró, vöröses színű csontokat talált POZSGAI Emília, a Pécsi Tudományegyetem akkori doktorandusza. A felfedezést az

ELTE Lendület Dinoszaurusz Kutatócsoport gyűjtései és évenkénti, többhetes ásatásai követték, melynek eredményeként mára egy több ezer leletből álló, partközeli, sekélytengeri környezetben létezett diverz tengeri gerinces faunát

ismertünk meg (ŐSI et al. 2013, BOTFALVAI et al. 2019). A leletanyagot főként porcos és csontos halfogak és pikkelyek ezrei (SZABÓ et al. 2019), Placodontia (GERE et al. in press) és Nothosauria (SEGESDI & ŐSI beküldve) őshüllők kopó-



nyái, állkapcsai (1. ábra B) és postcranialis csontelemei alkotják. Ezek mellett a Biharból már említett, hosszú nyakú *Tanystropheus* 20 cm-t meghaladó nyaki csigolyái, továbbá más, részben szárazföldi Archosauromorpha őshüllők fogai gazdagítják a villányi triász gerinces leletanyagot (ŐSI et al. 2020). A villányi leletanyag jelentősége abban áll, hogy a Biharból származó leletekkel együtt a középső- és felső-triász Tethys-óceán északi partjának egy olyan vidékéről adnak információt a sekélytengeri-szárazföldi gerincesekre vonatkozóan, amelynek faunájáról korábban jöszereivel semmit sem tudtunk.

### Jura

A jura időszakból származó legkorábbi (hettangi) gerinces leletek a Kárpát-medencében a mecseki dinoszaurusz lábnyomok. Az első példányaik még az 1960-as években kerültek elő (TASNÁDI KUBACSKA 1967), ezek elég rossz megtartásúak voltak. A '80-as évek elején további lábnyomok láttak napvilágot a Mecsek területén (KORDOS 1981), melyek alapján KORDOS (1983) *Komlosaurus carbonis* néven publikálta azokat. Az 1988-as nagy felfedezéseknek köszönhetően ugrott meg jelentősen a lábnyomos felületek száma. Míg a pécsbányai külfejtés területén az ELTE geológus hallgatói és oktatói, addig a vasasi külfejtésben a Magyar Állami Földtani Intézet munkatársai fedeztek fel és gyűjtöttek be több száz, lábnyomokkal teli kőlapot, melyeket aztán Budapestre szállítottak. Míg a Földtani Intézet által gyűjtött példányok egy részét KORDOS (1989, 2005) dolgozta fel, az egyetemisták által gyűjtött, mintegy 75 lábnyomot tartalmazó, két hatalmas kőfelület darabjai csak 23 évvel később kerültek részletes dokumentálásra (HIPS et al. 1988, ŐSI et al. 2005a, 2011b). Érdekesség, hogy bár nyomok a Mecseki Kőszén Formáció több rétegéből is előkerültek, a nyomokat hátrahagyó állatok csontjai vagy egyáltalán bármilyen szárazföldi gerinces maradványa nem ismert e rétegekből. Mint ismeretes, a Mecseki Kőszén Formáció legalsó rétegei még a triász időszak legvégén, édesvízi körülmények között rakódtak le, majd felfelé haladva és már a jurába átérve egyre inkább erősödött a tengeri behatás. Érdekes volna tudni, hogy vajon a triász-jura határ alatti rétegben lehetnek-e ilyen lábnyomok, vagy esetleg ott másfajta lábnyomokat találhatnánk. Hiszen, ha hasonló lábnyomok ott is előfordulnának, akkor ezek a két lábnyom, 2–2,5 méteres testhosszúságú, feltehetően korai Theropoda dino-

szauruszok a szó szoros értelmében átsétáltak a triász-jura határon!

A mecseki dinoszaurusz lábnyomokat leszámítva a többi jura időszaki gerinces lelet szórványos maradványnak tekinthető hazánkban, és mind tengeri állatoktól származik. Ismerünk közel teljes halfossziliákat a mecseki Réka-völgy anoxikus eseményt jelző, toarci lemezes mészkő rétegeiből és a szintén toarci korú, úrkúti mangánércben található foszfátgumókból (SZABÓ & PÁLFY 2020), továbbá izolált halfogak leletegyütteseit több különböző jura időszaki kőzetrétegből (SZABÓ 2020).

1996-ban került elő egy krokodil részleges csontváza a gerecsei Pisznice-hegy alsó-jura (toarci) vörös, gumós mészkő és márgarétegeiből (Kisgerecsei Márga Formáció), melynek részletes vizsgálata egy új, a tengeri krokodilok evolúciója szempontjából rendkívül fontos átmeneti formát igazolt. Felfedezőjéről, FITOS Attiláról a lelet a *Magyarosuchus fitosi* nevet kapta (ŐSI et al. 2018).

A *Magyarosuchus* csontvázával közel azonos rétegtani szintben, csak a Gerecse egy másik kőfejtőjében került elő egy részleges Ichthyosauria csontváza, melynek feldolgozása folyamatban van (DUNAI 2012).

### Kréta

A kréta időszak már sokkal gazdagabb és izgalmasabb a gerinces leletek tekintetében. Míg egyes lelőhelyeket a véletlennek köszönhetően fedeztek fel, másokat a tudatos kutatás hozott napvilágra. Akárhogyan is, mára a kréta időszaknak három különböző periódusából is van diverz, értékelhető gerinces fauna a Kárpát-medencéből.

A legidősebb közülük a Bihar hegységben található Cornet egykori bauxitbányainak berriázi leletegyüttese. Itt az első leleteket az 1970-es években fedezték fel, méghozzá egészen kivételes körülmények között, bauxitból kerültek elő csontmaradványok. Ezt követően további gyűjtések történtek, melynek eredményeként végül több mint tízezer csontlelet látott napvilágot. Rossz megtartásuknak köszönhetően azonban taxonómiai szempontból csak néhány száz lelet értékelhető. A leletekkel elsőként a már korábban említett JURCSÁK Tibor, továbbá ELISABETA POPA és KESSLER Jenő foglalkoztak, később ERIKA POSMOŠANU a nagyváradi Körösvidéki Múzeum munkatársa, majd külföldi kollégák kapcsolódtak be a leletek vizsgálatába (DYKE et al. 2011).

A leletanyag a hasonló korú kontinentális gerinces fau-

← 1. ábra. Gerinces leletek a Kárpát-medence mezozoikum rétegeiből.

A) Nothosauria-koponya a Bihar-hegység középső-triász rétegeiből (Segesdi M. felvétele). B) Nothosauria-mandibula Villány középső-triász rétegeiből. C) *Tanystropheus* nyaki csigolya a Bihar-hegység középső-triász rétegeiből. D) Mesoeucrocodylia indet. krokodilfog az albai korú Alsóperei Bauxitból. E) Ankylosauria-páncélelem a Káptalanfa-2 fúrás mélyén harántolt, santoni korú Ajkai Kőszén rétegeiből. F) *Hungarosaurus* páncélos dinoszaurusz részleges csontváza a santoni Csehbányai Formációból Iharkútról. G) A növényevő *Iharkutosuchus makadii* holotípus koponyája a santoni Csehbányai Formációból, Iharkútról. H) Az azhdarchid repülő hüllő, *Bakonydraco galaczi* holotípus alsó állkapcsa a santoni Csehbányai Formációból, Iharkútról. I) *Barbatodon transylvanicus* multituberculata ősemlemlő alsó állkapcsa az erdélyi Hátszegi-medence maastrichti rétegeiből (Csiki-Sava Z. felvétele). J) *Zalmoxes robustus* alsó állkapcsa az erdélyi Hátszegi-medence maastrichti rétegeiből (Csiki-Sava Z. felvétele)

← Figure 1. Vertebrate finds from the Mesozoic beds of the Carpathian Basin

A) Nothosauria skull from the Middle Triassic of the Bihar Mountains (photo by M. Segesdi). B) Nothosauria mandibula from the Middle Triassic of Villány. C) Cervical vertebra of *Tanystropheus* from the Middle Triassic of the Bihar Mountains. D) Mesoeucrocodylia indet. crocodile tooth from the Albian Alsóperei Bauxit. E) Ankylosaurian armor from the Santonian Ajkai Coal layers of the Káptalanfa-2 borehole. F) A partial skeleton of an armored dinosaur from *Hungarosaurus* from the Santonian Csehbánya Formation of Iharkút. G) The skull of the herbivore *Iharkutosuchus makadii* holotype from the Santonian Csehbánya Formation of Iharkút. H) The lower jaw of the azhdarchid flying reptile, *Bakonydraco galaczi* holotype from the Santonian Csehbánya Formation of Iharkút. I) *Barbatodon transylvanicus* multituberculata mammal lower jaw from the Maastrichtian of Hateg Basin, Transylvania (photo by Z. Csiki-Sava). J) Lower jaw of *Zalmoxes robustus* from the Maastrichtian of Hateg Basin, Transylvania (photo by Z. Csiki-Sava)

nákkal ellentétben eléggé szokatlan összetételű: Ankylosauria, Ornithopoda, nem madár Theropoda dinoszauruszok, madarak és különféle repülő hüllők töredékes csontjai kerültek elő (JURCSÁK & POPA 1978, 1979, 1983, 1984; JURCSÁK 1982; PATRULIUS et al. 1983; KESSLER 1984; KESSLER & JURCSÁK 1984a, b, 1986; JURCSÁK & KESSLER 1986, 1987, 1991; MARINESCU 1989; BENTON et al. 1997; POSMOȘANU & COOK 2000; POSMOȘANU 2003a, b, c; DYKE et al. 2010). Bár az ostracodák és csigák részben édesvízi környezetre utalnak, a szinte minden hasonló korú lelőhelyről ismert kétélűtek, teknősök és krokodilok maradványai innen nem kerültek elő, ami talán összefügghet a csontok felhalmozási körülményeivel (POSMOȘANU & COOK 2000).

Néhány millió évet előre ugorva az időben, meg kell említeni az albai korú alsóperei bauxitos agyagban talált csontokat Olaszfalu határából. Bauxitkutatás során az egyik kutatógödörben NOSZKY Jenő egy töredékes fogat (*I. ábra D*) és néhány fehéres színű, apró csonttöredéket fedezett fel. A fog részletesebb vizsgálata alapján KRETZOI & NOSZKY (1951) azt egy krokodil fogának azonosította. A recézett, lapított fog évtizedekkel későbbi újrvizsgálata megerősítette a krokodilokhoz való tartozást, és a csoporton belül két lehetséges klád jelenlétére szűkítette a rokonságot (ŐSI et al. 2015). Néhány évvel ezelőtt megindult az Olaszfalu határában található Boszorkány-hegy bauxitkutató gödreinek újrvizsgálata és gerinces leletek keresése. A kutatások eredményesnek bizonyultak, és további maradványok, köztük hal- és krokodilfogak és csonttöredékek kerültek napvilágra (MAKÁDI et al. 2019).

A hazai mezozoikumi gerinces lelőhelyek közül talán a legismertebb és legváltozatosabb a 2000-ben felfedezett iharkúti ősgerinces lelőhely. A lelőhelyen a csonttartalmú kőzetrétegek a felső-kréta bauxit fedőjében a santoni korú, folyóvízi, ártéri környezetben képződött Csehbányai Formáció homokköves, agyagos rétegsorában találhatók. Az elmúlt 20 év ásatásainak eredményeként mára közel százezer csontmaradvány, köztük részleges csontvázak, koponyák, állkapcsok kerültek elő, melyek legalább 40 különféle gerinces állatról tanúskodnak. Halak (SZABÓ et al. 2016a, b; SZABÓ & ŐSI 2017), farkos és farkatlan kétélűtek (SZENTESI & VENCZEL 2010, 2012; SZENTESI et al. 2013), vízi és szárazföldi teknősök (RABI et al. 2012), szárazföldi gyíkok (MAKÁDI 2006, 2013a, b), édesvízi moszaszauruszok (MAKÁDI et al. 2012), növényevő (ŐSI et al. 2007, *I. ábra G*) és ragadozó krokodilok (RABI & SEBŐK 2015), repülő hüllők (ŐSI et al. 2005b, 2011a, *I. ábra H*), valamint különféle növényevő (*I. ábra F*) és ragadozó dinoszauruszok (ŐSI 2005, ŐSI et al. 2010a, b, 2012, 2019), továbbá madarak (ŐSI 2008, DYKE & ŐSI 2010) alkotják a különleges faunát (ŐSI et al. 2012). A leletegyüttest gazdag tojásbéj (PRONDAI et al. 2017) és koprolit (SEGESDI et al. 2017) anyag egészíti ki, melyek — a sok-sok növénymaradvánnyal egyetemben — nagyban hozzájárulnak az egykori környezet paleoökológiai értékeléséhez (BODOR & BARANYAI 2012, BOTFALVAI et al. 2015).

Az iharkúti gerinces lelőhely szedimentológiai vizsgálata (BOTFALVAI et al. 2016) és az egyes faunaelemek részletes dokumentálása többségében megtörtént. A megtalált

leletek az európai kréta időszi szigetfaunának egy új, ismeretlen világába nyújtanak bepillantást, és santoni korukkal nagymértékben hozzájárulnak a kréta ősszállatföldrajz pontosabb felderítéséhez (CSIKI et al. 2015). Bár a hazai leletanyag család szinten nagy arányban megegyezik a többi késő-kréta gerinces lelőhelyekével, a hosszú távú elszigetelt fejlődést jól mutatja a számos új, sok esetben egészen különleges forma megjelenése. Ezek között említhető a páncélos dinoszauruszok között szokatlanul filigrán felépítésű, kurzoriális mozgású *Hungarosaurus* vagy az egyedi, sok kúpot viselő őrlőfogakkal rendelkező, növényevő krokodil, az *Iharkutosuchus*.

Az iharkúti lelőhely mellett az Ajka környékén előforduló, szintén felső-kréta (santoni) Ajkai Kőszén kutatása is megkezdődött, és komoly, értékelhető leletanyag került elő (ŐSI et al. 2016). A maradványok döntő többsége mikrogerinces lelet, de ismert közel egy tucat nagyobb méretű csontlelet is. A leletek egy része fúrásokból (*I. ábra E*), más része a meddőhányókról származó kőzetdarabokból, és nagy többségük a csinger-völgyi Bocskor-árok területén felszínre bukkanó Ajkai Kőszén rétegek iszapolásából származik. Halak és krokodilok fogai a leggyakoribb leletek, emellett ritkábban moszaszaurusz és dinoszaurusz fogak és csontelemek is előkerültek. Bár az Ajkai Kőszén és a Csehbányai Formáció képződési környezete eltérő volt, az egykori lápi, mocsári környezetben lerakodott ajkai kőszenes rétegek fauna-összetétele kevésbé diverz, és az Iharkútról megismert faunaelemek fordulnak csak elő.

Végül a legfiatalabb mezozoikumi gerinces maradványok az Erdélyi-medence területéről származnak. Ennek a hatalmas és rendkívül diverz, döntően maastrichti korú leletegyüttesnek az első darabjait báró Nopcsa Ferenc húga, NOPCSA Ilona fedezte fel éppen 125 évvel ezelőtt, melyeket aztán a báró számos, azóta is sokszor hivatkozott munkájában publikált (pl. NOPCSA 1902, 1915, 1929). Nopcsa 1933-as halálát követően néhány évtizedig nem kutattak gerinces leletek után ezen a területen, mígnem a román kollégák a '60-as és '70-es években vették fel újra a fonalat. Az azóta eltelt évtizedek alatt többek között a bukaresti, dévai és kolozsvári kollégák dolgoztak és dolgoznak az újabb felfedezéseken (*I. ábra I, J*), melyek jócskán kibővítették és új megvilágításba helyezték az erdélyi késő-kréta ősgerincekről alkotott képünket (lásd pl. WEISHAMPEL et al. 1991, 2003; GRIGORESCU & HAHN 1987; GRIGORESCU et al. 1985, 1990, 2010; CSIKI & GRIGORESCU 1998, 2000; CSIKI et al. 2010a, b, c; BENTON et al. 2010; VREMIR et al. 2013, 2015; VENCZEL & CODREA 2019).

### *Paleogén*

A Kárpát-medence paleocén gerinces élővilágáról szinte semmit nem tudunk. Egyetlen jelentés az erdélyi Zsibó (Jibou) környékéről szól, ahol a ma Róna Mészkió Formációként ismert rétegekből KOCH (1900) édesvízi teknős-csontokat írt le. A leletek revízióját VREMIR & CODREA (1996) majd VREMIR (2004) végezte el, és a *Palaeochelys* nemzetségbe sorolták.

Az eocén és oligocén korokhoz kapcsolódóan jórészt csak szórvány lelőhelyek maradtak fent. Áttekintő munkájában KORDOS (1978) 19 eocén és 20 oligocén lelőhelyet sorol fel hazánk területéről, amelyek közül 36 mindössze egyetlen meghatározható leletet szolgáltatott. A Kárpát-medence egészére nézve a leggyakoribb gerinces maradványok a hal-, azon belül is cápafogak, melyek igen nagy változa-

tosságot mutatnak (CIOBANU 2002). Néhány lelőhelyről, például Nyírespusztáról (ŐSI 2001), Iszkaszentgyörgyről vagy Kolozsvár (Cluj-Napoca) környékéről (LŐRENTHEY 1903, BRASSÓI FUCHS 1994, VREMIR 2004) határozható teknősmaradványok (2. ábra G) kerültek elő, hírt adva többféle, főként édesvízi csoportról. Jóval gyakoribbak a tengeri tehének (KORDOS 1977) vagy cetek csontjai (KORDOS 1992),



2. ábra. A-D, Halfogak és állkapocs

A) *Carcharoides caticus*, B) *Squatina* sp., C) *Rhinoptera studei*, D) Sparidae indet. az Úny-Máriaalom melletti oligocén homokbányából (Szabó M. felvételei). E) Szíren részleges csontváza a tatabányai középső-eocénből (Főzy I. felvétele). F) *Brachydiastematherium transylvanicum* alsó állkapcsa a Kolozsvár melletti felső-eocénből (Főzy I. felvétele). G) *Trionyx* sp. hátpáncélja a kolozsvári eocénből (Főzy I. felvétele). H) *Hyrachyus* cf. *stehlini* fogai a csordakúti eocénből (Főzy I. felvétele)

**Figure 2. A-D, Fish teeth and jaw element**

A) *Carcharoides caticus*, B) *Squatina* sp., C) *Rhinoptera studei*, D) Sparidae indet. from the Oligocene sand mine near Úny-Máriaalom (photo by M. SZABÓ). E) a partial skeleton of a siren from the Middle Eocene of Tatabánya (photo by I. Főzy). F) lower jaw of *Brachydiastematherium transylvanicum* from the Upper Eocene near Cluj-Napoca (photo by I. Főzy). G) *Trionyx* sp. carapax from the Eocene of Cluj-Napoca (photo by I. Főzy). H) *Hyrachyus* cf. *stehlini* teeth from the Eocene of Csordakút (photo by I. Főzy)

melyek között akadnak koponya- és fogazatdarabokat is tartalmazó részleges csontvázak is (2. ábra E). A vízi gerincesek leletei mellett elvélve szárazföldi állatok maradványai, leginkább fogak, állkapocs- és végtagsont töredékek (BÖCKH 1875, KOC SIS 2002, KORDOS 1992) is előfordulnak (2. ábra F, H).

Az oligocén jellegzetes, sok esetben laminált kőzeteiből (Kiscelli Agyag és Tardi Agyag Formációk) szép halfaunák ismertek (2. ábra A-D) a Kárpát-medence több lelőhelyéről, melyek gyakran teljes csontvázakat megőrző leletekből állnak (WEILER 1933; PAUCĀ 1934; BÖHM 1941, 1942; SOLT 1988; SZABÓ et al. 2017). E leletek taxonómiai revíziója és paleoökológiai értékelése időszzerű és az egykori környezet pontosabb megértése szempontjából igen hasznos volna.

A szárazföldi gerinces leletek között ismert néhány informatív szórványlelet, köztük a KOCH Antal által 1891-ben felfedezett és KRETZOI (1943) által leírt *Kochictis centenii* koponyatöredékei, továbbá széndisznók (*Anthracoherium*), orrszarvúfélék és tapírok maradványai (KRETZOI 1940, 1941; CODREA 2000).

Az oligocén halfossziliák és szórványleletek mellett csak néhány diverz fauna került elő ebből az időszakból. Ilyen például a felső-oligocén máriahalmi leletegyüttes (RABI & BOTFALVAI 2008), ahonnan igen érdekes ragadozómaradványok is származnak (RABI et al. 2018). Hasonlóan gazdag az oligocén bodajki kisemlősanyag (KRETZOI 1956a), amelynek a tudományos feldolgozása mindmáig nem történt meg.

### *Alsó- és középső-miocén*

Az ipolytarnóci a legkorábbi neogén lelőhelyünk, amely tudományos szempontból és a nagyközönség részéről egyaránt kitüntetett érdeklődésre tarthat igényt. A csaknem kétszáz éve felfedezett lelőhely több területen is kiemelkedő leleteket adott a hazai paleontológiának. Itt találták meg a világon a legnagyobb megkövült fatörzset, és ez a világ egyik leggazdagabb, őslábnyomos lelőhelye (3. ábra A). Ezenfelül növényi és porcoshalleletek is nagy számban kerültek elő Ipolytarnócról.

A lábnyomok alsó-miocén folyóvízi környezetben képződött szürke homokkő felületén maradtak fenn. A korabeli homokos felszín a Kárpát-medence kora-miocén trópusi tengerpartjának közelében lehetett, ahol jelentős vízfolyások futottak a tenger felé. Az édesvízi itatóhelyre vagy a vízparti táplálékforráshoz érkező állatok lábnyomai kiválóan megőrződtek a homokban, mert 17,4 millió évvel ezelőtt egy hatalmas vulkánkitörés vastag hamuréteggel temette be őket (PÁLFY et al. 2007).

A lábnyomos homokkővet az akkor már híres, óriási kovás fatörzs vizsgálata során, 1900-ban találta meg BÖCKH Hugó selmecbányai akadémiai tanár és TUZSON János botanikus. BÖCKH János a Földtani Intézet akkori igazgatója az 1900. évről szóló jelentésében részletes leírást ad a lábnyomos homokkőről. Az ezt követő évtizedekben a kutatómunka — elsősorban TASNÁDI KUBACSKA András vezetésével — több szakaszban zajlott. A több mint 1000 négyzetméternyi

homokkő felületen azonosított lábnyomok mennyisége meghaladta a háromezret, amivel Ipolytarnóc már ebben az időszakban is a világ leggazdagabb lábnyomos lelőhelyének számított. Ugyanakkor a felismert fajok száma (4 madár, 4 ragadozó, 2 párosujjú patás, 1 orrszarvú) a felfedezés óta alig változott. Amikor KORDOS László az 1980-as évektől bekapcsolódott a kutatásokba, a korszerű taxonómiai revízió alapján a következő fajok szerepeltek a faunalistában: *Rhinoceripeda tasnadyi*, *Rh. tasnadyi* (juvenilis), *Pecoripeda cf. amalphaea*, *Megapecoripeda miocaenica*, *Ornithotarnocia lambrechtii*, *Avidactyla media*, *Mustelipeda punctata*, bizonytalan nyomok (Proboscidea?), *Bestiopedia sp.*, azonosíthatatlan nyomok, *Tetraornithopedia tasnadii*, *Passeripeda ipolyensis*, *Carnivoripeda nogradensis*, *Bestiopedia maxima* (KORDOS 1985a).

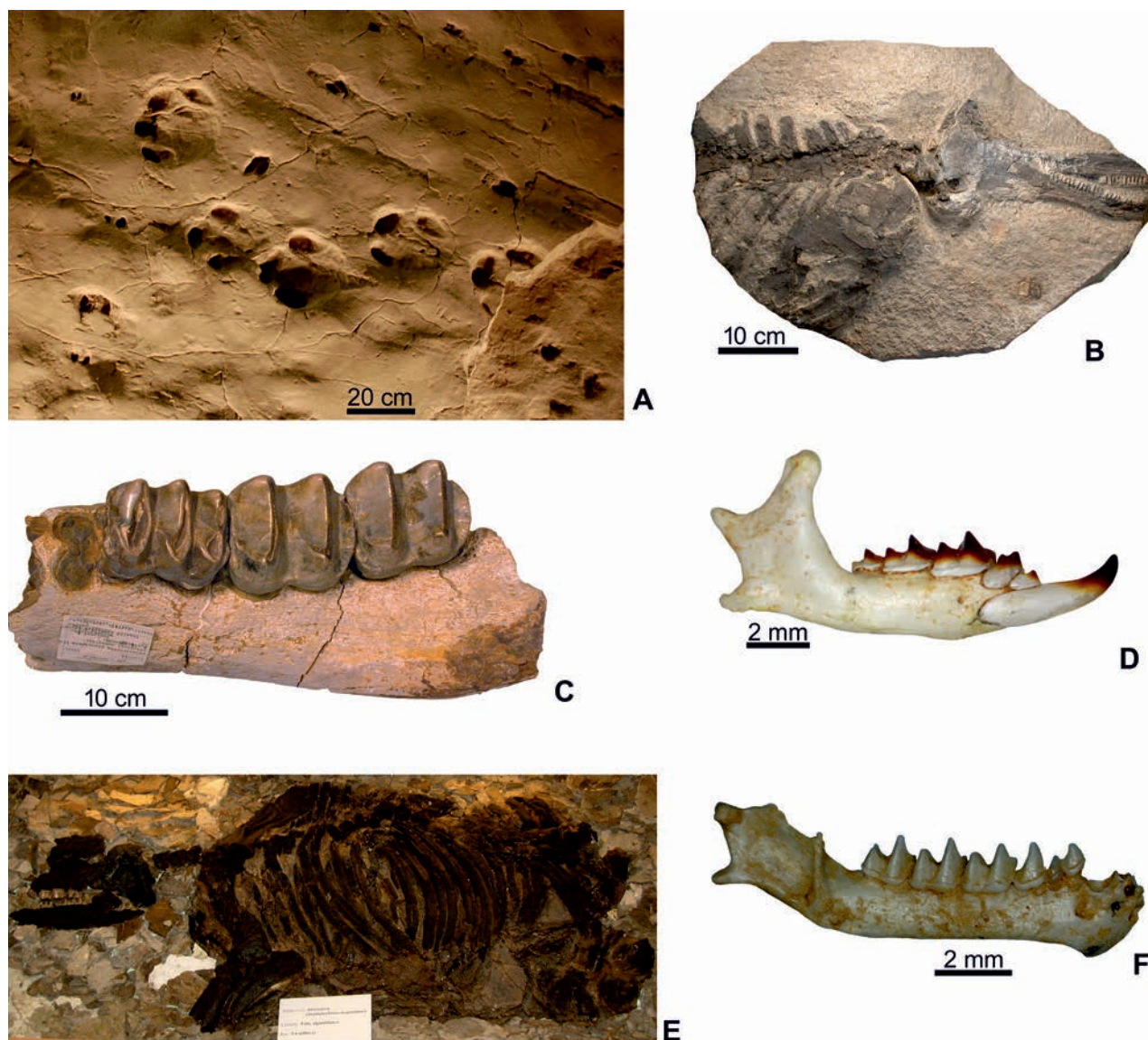
A *Bestiopedia maxima* volt a lelőhely talán legérdekesebb faja. Ez egy hatalmas ragadozó lábnyoma, amelyet a grizzly méretű „medvekutyaival” (*Amphicyon*) azonosítanak a kutatók.

2014-ben a kutatásoknak egy teljesen új fejezete nyílt meg, amikor KORDOS László és MÉSZÁROS Ildikó optikai és digitális módszerekkel újrajvizgálták a már eddig ismert homokkő felületeket és további ásatásokat is végeztek. Az innovatív megközelítés segítségével sok ezer új lábnyomot mutattak ki, és legalább harminc új fajt azonosítottak (KORDOS, személyes közlés). Az új lábnyomok nemcsak taxonómiai szempontból jelentősek, hanem azért is, mert a most felfedezett állatok főként a vízben éltek (pl. krokodilok, teknősök, békák), és ökológiai szempontból jelentősen hozzájárulnak annak az ökoszisztémának a teljesebb rekonstruálásához, amelynek eddig csak az itatóhelyre járó szárazföldi tagjait ismertük.

A lábnyomos lelőhellyel szomszédos vízmosás cápafogas rétegeit elsőként KOCH Antal paleontológus tárta fel 1903-ban. A szárazföldi képződmények fekéjében, egyes kora-miocén (eggenburgi) tengeri homokkő rétegekből gazdag porcoshal (cápa, rája) fauna került elő (KOCH 1903). A leletek korszerű újraértékelését, újabb gyűjtésekkel is kiegészítve KOC SIS László (2007) végezte el, aki a taxonómiai revízió felül geokémiai vizsgálatokat is folytatott az anyagon (KOC SIS et al. 2009).

A cápa fogak roszs megtartási állapota, töredezettsége, kopottsága azt sugallja, hogy ezek lerakódásuk után akár többszörösen is áthalmazódhattak, illetve erős áramlások által szállíthatódtak, koptatódtak. A fauna igen változatos: 19 cápanem képviselői kerültek elő a rétegekből, köztük a *Carcharias* és *Carcharhinus* nemek dominálnak. Ezekre a meleg mérsékelt és trópusi elterjedés, illetve elsősorban a partközeli, sekélyebb környezet jellemző. A fauna tartalmaz néhány kifejezetten trópusi (*Hemipristis*), illetve boreális (*Squalus*) alakot is. Ritkábban előfordulnak nyílt (*Isurus*, *Alopias*) és mélyebb (*Mitsukurina*, *Odontaspis*, *Isistius*, *Centrophorus*) vízi taxonok is. Az oxigénizotópos adatok általában összhangban vannak a fauna általánosan meleg mérsékelt, szubtrópusi, de kissé kevert összetételével. A stronciumizotópos adatok  $18.5 \pm 0.5$  millió évet adnak, ami késő-eggenburgi — kora-ottnangi kornak felel meg (KOC SIS 2016).





**3. ábra.** A) Miocén őssorrszárú lábnyomok Ipolytarnócról (Főzy I. felvétele). B) *Heterodelphis* csontváza a szentmargitbányai badeni korú Lajta Mészakőből (Főzy I. felvétele). C) *Deinotherium* alsó állkapcsa kőbányai pannóniai rétegekből (Főzy I. felvétele). D) A Kárpát-medence egyik emblemikus kisemlőse a *Beremendia fissidens* „óriáscickány” jobb alsó állkapcsa a pleisztocén Beremend-14 lelőhelyről. E) Pliocén őssorrszárú egyik csontváza a pulai alginitbányából (Futó J. felvétele). F) *Myotis daubentoni* denevérfaj jobb alsó állkapcsa Beremend-16 lelőhelyről, amely a pleisztocénben hűvös, nedves éghajlatot jelez

**Figure 3.** A) Miocene rhinocerotid footprints from Ipolytarnóc (photo by I. Főzy). B) Skeleton of *Heterodelphis* from the Badenian Lajta Limestone of Szentmargitbánya (photo by I. Főzy). C) *Deinotherium* lower jaw from Pannonian beds of Kőbánya (photo by I. Főzy). D) Lower jaw of the *Beremendia fissidens* from the Pleistocene Beremend-14. E, a skeleton of a Pliocene rhinocerotid from the alginite mine of Pula (Hungary) (photo by J. Futó). F, Right lower jaw of the bat species *Myotis daubentoni* from Beremend 16 site

A középső-miocén vízi gerinceseket (3. ábra B) is szolgáltató lelőhelyek közül ki kell emelnünk a mecseki homokrétegeket. Ezek jórészt pannon képződmények, de az áthalmazódások miatt badeni és szarmata gerincesek maradványait is tartalmazzák. A mecseki lelőhelyek első irodalmi említése KRETZOI Miklóstól (1955) származik. A leletek az ezt követő évtizedekben folyamatosan gyarapodtak (KORDOS & SOLT 1984), és az 1990-es évek végére a kutatók és a magánygyűjtők több ezer csontmaradványt gyűjtöttek be.

A lelőhelyek közül a danitzpusztai homokbánya a legjelentősebb. A homokból kivételes gazdagságban kerültek elő

badeni, szarmata és későbbi (pannon) tengeri tehének, fókák és cetek maradványai (KAZÁR et al. 2007). Ezek az izolált csontok az áthalmazódás miatt erősen koptatottak, teljes csontváz nem fordult elő. Ugyanakkor, a nagyszámú lelet számos, a cetek taxonómiájának körében írt publikáció alapjául szolgált (pl. CSERPÁK 2018; KAZÁR 2005, 2006).

A szárazföldi középső-miocénből a 20. század végéig viszonylag kevés leletanyag állt rendelkezésre. Ezen maradványok korszerű kutatásában KORDOS László tette meg az első lépéseket a hasznosi és a szentendrei lelőhelyek leírásával (KORDOS 1986). Az utóbbi három évtizedben HÍR

János számos új faunát tárt fel és több, már régebben felfedezett lelőhelyet kutatott újra. Ezek közül a legjelentősebbek Sámsonháza, Mátraszőlős és Hasznos, ahonnan elsősorban gazdag kisemlősfauna került leírásra (Hír 2006, Hír & MÉSZÁROS 2002, PRIETO et al. 2015), de a kétéltű, hüllő és madármaradványok is jelentősek (pl. VENCZEL & Hír 2013). Hír János és VENCZEL Márton olyan határon túli területeken is folytatott feltáró munkákat, mint például Kománfalva (Comănești) vagy Tasád (Tășad) (VENCZEL & Hír 2008). A felső-miocén szárazföldi lelőhelyek általában mocsári, tavi, vagy lagúnafelelmezések, és legtöbbször meleg és nedves, szubtrópusi klímát jelző faunát szolgáltatottak.

### Felső-miocén

A rudabányai vasércbánya *Rudapithecus hungaricus* leletei és gazdag késő-miocén életközössége miatt hazánk talán legjelentősebb kainozoikum gerinces lelőhelye. Az ősmaradványokban gazdag rétegek a vasércbánya egyik meddőként felhagyott területén található. Mintegy 10 millió éve ez a terület a Pannon-tó partvidékén helyezkedett el (BERNOR et al. 2004). A vöröses színű vasérc dolomit- és mészkő szirtek között a partra kifutó tó és mocsár vizében 6–10 m vastag, sárgászöldes–szürke színű mocsári tarkaagyag, majd meszes agyagok és lignitrétegek halmozódtak fel, amelyből világszerte páratlan gazdagságú flóra és fauna maradványai — köztük az ősmajmok csontjai — kerültek elő (KORDOS 2015).

A rendszeres őslénytani ásatások néhány évvel a *Rudapithecus* 1965-ös felfedezése után, 1971-ben indultak meg Rudabányán, ahol a vasércbányászat még 1985-ig folyt. Eközben az első *Rudapithecus* lelőhelye 1972-ben egy földcsuszamlással gyakorlatilag megsemmisült. A rudabányai fauna legnagyobb része a közeli II. számú lelőhely alig 800 négyzetméternyi felületű és 2–3 m vastag üledékéből került elő (KORDOS 2015).

A kezdeti évtized munkálatait — amikor a leletmentés és a leletek minél többirányú őslénytani feldolgozása volt jellemző — KRETZOI Miklós (2002) vezette. Az 1980-as évektől KORDOS László vette át az irányítást, és ezt követően a kutatások már a napjainkig használt négyzethálós dokumentációs rendszerben történtek, valamint a kutatásokat a bánya és környékének többi lelőhelyére is kiterjesztették. Az 1992 és 1996 közötti magyar–amerikai multidiszciplináris kutatások a világ számos országából érkező specialisták bevonásával folytak (BERNOR et al. 2004), és a gazdag gerinces fauna átfogó rendszertani értékelése mellett a pontos földtani kort, a tafonómiai–szedimentációs, és paleoökológiai hátteret is felderítették (KORDOS 2015). A későbbiekben több nemzetközi együttműködés keretében folyt feltáró munka a lelőhelyen (BEGUN 2007), és jelenleg is egy külföldi csoport végzi a kutatásokat David BEGUN irányításával (BEGUN 2020, GUNZ et al. 2020).

A lelőhely története tehát az első főemlőslelettel indult, amelyet 1965-ben talált meg HERNYÁK Gábor, a bánya geológusa. Az emberszerű ősmajom állkapocstörredékét KRET-

ZOI Miklós *Rudapithecus hungaricus*-nak nevezte el és felfedezését a Magyar Nemzet című napilapban tette közzé 1967. október 10-én. Azóta közel háromszáz főemlős maradványa került elő Rudabányáról. Közülük a legjelentősebbek koponyaleleteket is tartalmaznak: 1975-ben egy hím egyed, 1985-ben egy idős nőstény, 1999-ben egy fiatal nőstény koponyáját, majd 2006 és 2009 között ugyanennek az egyednek az állkapcsát, medence- és combcsontpárját, valamint további végtagsontjait tárták fel a kutatók. Az elsőnek felfedezett fajon kívül *Anapithecus*-maradványok is képviselik a korabeli ősmajmokat (KORDOS 2015). A „*Rudapithecus*” leleteket a szakirodalom ma leginkább a *Dryopithecus brancai* SCHLOSSER, 1901 fajba sorolja (BERNOR et al. 2004), de a vele kapcsolatban kialakult nevezéktani viták korántsem tekinthetők lezártak, és lehetséges, hogy a konklúzió az lesz, hogy a KRETZOI által adott név az érvényes. A rudabányai főemlős-maradványok a taxonómiai bizonytalanságtól függetlenül jelentős paleoantropológiai jelentőséggel bírnak, mert az emberré válás korai szakaszáról nemcsak alapvető morfológiai és filogenetikai (KORDOS & BEGUN 2001, GUNZ et al. 2020), hanem jelentős ősföldrajzi és paleoökológiai információkat is nyújtanak (EASTHAM et al. 2016).

KORDOS (2015) áttekintő tanulmánya szerint a rudabányai mocsári-tavi és folyóvízi üledékek az egykori Pannon-tóba benyúló keskeny félsziget völgyeiben rakódtak le. Az éghajlat akkortájt a mai szubtrópusi és közepesen mérsékelt éghajlatú területek határán uralkodónak felelt meg. Az alacsonyabb térszíneken (közvetlenül a partokon) vízkedvelő fák nőttek, a hegyeket pedig dús, szubtrópusi erdők borították. Az évi középhőmérséklet 11–17 °C, az évi csapadékmennyiség 1100–1200 mm körüli lehetett.

Az ásatások sok ezer csontmaradványából több mint 100 gerinces fajt mutattak ki. A nagyemlősök között a növényevőket és a mindenevőket az ormányosok, orrszarvúak, háromujjú ősllovak, kérődzők, disznófélék, tapírok és az óriási termetű chalicotheriumok képviselték. Ragadozó-fossziliák a többi csoporthoz képest kevesebben vannak, de előkerültek a vidrafélék, a medvefélék és hiénák maradványai. Az ipolytarnócról ismert hatalmas méretű ragadozó, az *Amphicyon* ennek a faunának is részét képezte. A kis termetű emlősök (rágcsálók és rovarévők) magas diverzitást mutatnak, és repülő emlősök (denevérek és repülőmókusok) is előfordultak itt. A madárkövületek ritkák a lelőhely anyagában. A mocsárban alig élt hal, de sok volt a béka és farkos kétéltű faj. A hüllőket nagyszámú kígyó és teknős képviselte (KORDOS 2015, BERNOR et al. 2004, EASTHAM et al. 2016).

Rudabánya nem csak a világszinten jelentős paleoantropológiai leletei miatt említésre méltó. Ez a lelőhely nyitja meg a felső-miocén leletgyűtesek sorát, amelyek páratlanul gazdag „Hipparion-faunát” szolgáltatottak a pannon időszakból. A pannon folyamán a jelentős ősföldrajzi és éghajlati átalakulások, valamint faunavándorlások következtében a szubtrópusi, dús vegetációjú élővilág fokozatosan eltűnik, majd megjelenik a későbbi, nyíltabb, leginkább a mai szavannákra emlékeztető közösség. Közülük itt csak néhányuk bemutatására van lehetőségünk.

Az alsótelekesi fauna még a szubtrópusi, melegkedvelő életközösségekhez tartozik. A KORDOS László vezetésével 1993-ban megkezdett ásatások kiderítették, hogy a Rudabányához közeli Alsótelekes egykori gipszbányájának fedőrétegében az előbbi lelőhellyel egykorú, azzal összefüggő, ősmaradványokban gazdag mocsári-tavi-folyóvízi rétegek vannak. Ezekből 1997-ben a *Rudapithecus*sal egy időben élt *Anapithecus* ősmajom fogát is sikerült kimutatni (KORDOS 1997, MÉSZÁROS 1999b). A gyepüfűzesi (Kohfidisch) és a götzendorfi fauna időben és az ökológiai jellegzetességek tekintetében egyaránt átmenetet képez Rudabánya és a későbbi lelőhelyek között (BACHMAYER & SZYNDLAR 1985, BERNOR et al. 1991).

A Sümeg-gerinci karszthasadék-kitöltés már klasszikus Hipparion-faunát szolgáltatott. KRETZOI (1984) nagy számban írt le innen kétélűtüket, gyököket, teknősöket, rovarrevőket, denevéreket, rágcsálókat, Hipparion-féléket, orrszarvúakat és más patásokat, hiénákat és macskaféle ragadozókat. BERNOR et al. (1999) a sümegi Hipparionok fogzómarc mikroptatottság-vizsgálatával pontosította a fauna élőhelyéről alkotott képünket. Így ma már tudjuk, hogy ez a közösség még ebben az időben sem teljesen nyílt füves pusztákon, hanem kevert vegetációjú ökoszisztémában élt. A rovarrevők a sümegi maradványok meglepően nagy hányadát (25%) teszik ki (MÉSZÁROS 1999b), és jelentősen hozzájárultak a korabeli ökoszisztéma meghatározásához. KRETZOI (1954) az előzőnél valamivel fiatalabb, de még annál is gazdagabb Hipparion-faunát írt le a csákvári Esterházy-barlang üledékeiből.

A felső-miocén szárazföldi ökoszisztémákban lezajlott globális környezetváltozások valódi hatásai a 7–8 millió éves bérbaltavári lelőhelyen mutathatók ki egyértelműen. A Kárpát-medencében ekkorra már nemcsak a szubtrópusi erdők tűntek el, hanem az erdős szavannára emlékeztető növényzet is visszaszorult. A hegységperem felől a medence belseje felé siető folyók üledéke egyre inkább feltöltötte a Pannon-tavat, és a kialakuló szárazulatokon füves puszták, sőt kifejezetten arid területek is megjelentek. Bérbaltavár Szőlő-hegyének homokjából a 19. század közepe óta kerülnek elő az őssallatok erről tanúskodó csontjai. A Hipparion-félék mellett kardfogú tigrisek, kapafogú őselefántok, orrszarvúfélék, hiénák, különféle ősi patások és a korabeli élővilág számos más jellemző faja tanúskodott a hajdani eseményekről. Az 1860-tól több jelentős ásatás is zajlott a területen. Csak KORMOS Tivadar (mindössze három hétig tartó) 1913-as munkája során több mint 1000 leletet tárt fel és ezek alapján négy új fajt írt le (KORMOS 1914). Legutóbb 2000–2001-ben — magyar–amerikai tudományos együttműködés keretében — KORDOS László és Ray BERNOR vezetésével, már pontos környezetrekonstrukciót is tartalmazó, korszerű kutatások folytak a területen (KORDOS 2003).

A bérbaltavárihoz hasonló korú tardosbányai gerinces maradványok a Gerece jura mészkőében kialakult karsztos hasadék agyagkitöltéséből kerültek elő, amelyet a kőfejtő munkálatai tártak fel. A leleteket JÁNOSSY Dénes gyűjtötte be, és miután előzetes faunalistát készített róluk,

elhelyezte őket a MÁFI (ma: Magyar Bányászati és Földtani Szolgálat) gyűjteményében. A gazdag kisemlősanyagnak eddig a rovarrevő és bizonyos rágcsáló fajait dolgozták fel részletesebben (KORDOS 1985b, 1987; MÉSZÁROS 1998).

A Polgárdi határában húzódó Kőszár-hegy vonulata nagyrészt devon kristályos mészkőből áll (Polgárdi Mészkő Formáció). A jó minőségű kőzetet a rómaiak kora óta bányásszák, és az intenzív művelés során számos olyan karsztosodott hasadék és barlang került elő, amelyek nemzetközi viszonylatban is gazdag, kitűnő megtartású faunát tartalmaztak. 1909 óta öt fossziliatartalmú karsztüregkitöltést fedeztek fel (FREUDENTHAL & KORDOS 1989), amelyek közül a 2. számú a „klasszikus” polgárdi lelőhely (KORMOS 1911), de ez — bár számottevő mennyiségű ősmaradványt szolgáltatott, gazdagságában össze sem mérhető a 4-es és 5-ös leletegyüttes anyagával. A páratlan anyag gazdagságát és kivételes megtartási állapotát jól érzékelteti, hogy MÉSZÁROS (1999a) csak a cickányfajok feldolgozása közben 3000 körüli minimum egyedszámú mintával (zömében ép koponyák és állkapcsok) dolgozhatott. A statisztikus mennyiségben jelenlevő és a legtöbb morfológiai karaktert épen tartalmazó példányok számos új taxon felfedezését tették lehetővé (pl. ANGELONE & ČERMÁK 2015). Innen került leírásra a KORDOS László tiszteletére elnevezett rovarrevő genus, a *Kordosia* is (MÉSZÁROS 1997). Ennek a — családjában hatalmas méretűnek számító — „óriáscickánynak” a megtalálása nagy jelentőségű volt a ma is élő Anourosoricini csoport filogenetikai viszonyainak tisztázásában, és hozzájárult a Pannon-medence ősföldrajzi kapcsolatainak felállításához is.

### Pliocén

A pliocén lelőhelyek közül — különleges felhalmozódási körülményei miatt — mindenképpen említést érdemel a pulai alginitbánya. A Pula melletti, alginittel feltöltődött csaknem 4 millió éves vulkáni krátertavat 1973-ban fedezték fel. A bányaművelés során több szintből kerültek elő levél- és ízeltlábú-kövületek, halak és emlősök maradványai (KATONA et al. 2014). A legjelentősebb leletek a rendkívül jó megtartású orrszarvúcsontvázak (3. ábra E). A szenzációs maradványegyüttes a Bakonyi Természettudományi Múzeumba került, és azóta számos specialista szakember végzett kutatásokat a példányokon (KOVÁCS et al. 2020). Vulkanikus krátert őrizte meg az ajnácskői (Hajnačka) „csontos-árkok” leleteit is (VASS et al. 2000). 1863-óta tapírok, orrszarvúk, masztodonok, hódok, majmok és számos más állat csontjai kerültek elő az árkokból (KORMOS 1917). A fauna jelentőségét növeli, hogy Ajnácskő az MN16-os Zóna típuslelőhelye. Ivánháza (Ivanovce) egy másik meghatározó felvidéki lelőhely, amelynek karsztüregkitöltéseiből az 1950-es években pliocén nagy- és kisemlősök gazdag együttesét tártak fel (FEJFAR et al. 2012).

A „hagyományos” felhalmozódású pliocén lelőhelyek közül a csarnóitai karsztüregkitöltésekben a 20. század kezdete óta KORMOS Tivadar, majd JÁNOSSY Dénes és KRETZOI Miklós 4 lelőhelyet tárt fel (KRETZOI 1962). Az 1., 2. és 3.

számú leletegyüttes a pliocén „Csarnótai” biosztratigráfiai egységhez sorolható, míg a 4. számú fauna valamivel fiatalabb (már pleisztocén) korú (SZENTESI et al. 2015). Ökológiailag egy nedves, erdős környezet után egy szárazabb, füves, nyílt növényzetű élőhely megjelenését tanúsítják az állatok maradványai.

Csarnótához hasonlóan a legjelentősebb pliocén lelőhelyek — Beremend és Osztramos — leginkább „határ-képződményeknek” tekinthetők. Klasszikus értelemben véve ugyanis nem lelőhelyek, hanem inkább lelőhelycsoportok, amelyek számos karsztüregükben különböző, a pliocéntól a pleisztocén idősebb szakaszaikig korolható faunákat tartalmaznak. Példaképpen az osztramosi mészkőbányát szeretnénk részletesebben bemutatni.

Az Osztramos (vagy más néven Esztramos) hegy, a Rudabányai-hegység legészakibb jelentős tagja, Tornaszentandrás és Bódvarákó között emelkedik. Fő tömegét triász, ladin korú, világos színű Wettersteini Mészkő alkotja, a Bódva felőli meredek letörésének alján pedig alsó-anisusi Gutensteini Dolomit és Mészkő van. Az Osztramoson a középkortól az 1950-es évek elejéig hematit, sziderit és okker, majd kohászati adalékanyagként mészkő bányászat volt, és eközben kerültek feltárára, majd nagyrészt megszűntek a gerinces maradványokat szolgáltató hasadékok és barlangok (JÁNOSSY & KORDOS 1977).

Az Osztramos őslénytani feltárásai főként JÁNOSSY Dénes vezetésével folytak 1967 és 1973 között, amelyek eredményeként 14, a kora pliocéntól a középső pleisztocénig (4,2–1,0 millió év) datált gerinces lelőhelyet azonosítottak. Noha ezen feltárások többségét később a bányászati tevékenység elpusztította, az összegyűjtött anyagot jelenleg a Magyar Természettudományi Múzeum és a Magyar Bányászati és Földtani Szolgálat gyűjteményében őrzik.

Az 1, 4, 5, 7, 8, 10, 11, 12, 14-es lelőhelyek anyaga tektonikus hasadékkitöltésből, a 2, 3, 6, 9, 13-asé pedig különféle barlangkitöltésekből származik. Ezekből az üregekből Európában egyedülálló leletegyüttes került elő, amely korban igen széles skálát ölel fel, és rendkívüli újdonságokkal szolgált mind rendszertani szempontból (több tucat új taxon leírása), mind a rétegtan és a paleoökológia számára. Rétegtanilag szerencsésen egészíti ki a Villányi-hegység hasonló korú klasszikus sorozatát, és földrajzilag éppen annyira tér el attól, hogy összevetésükkel a klímaváltozások regionális különbségeit is tanulmányozni lehessen.

Az egyes lelőhelyeket a következő korokba lehetett sorolni: középső-pliocén (1, 10-es lelőhely); plio-pleisztocén határ (7-es lelőhely); alsó-pleisztocén (3, 6, 11-es lelőhely); alsó-pleisztocén vége (2, 8, 12, 14-es lelőhely), középső-pleisztocén (4, 5, 12/a lelőhely).

A rendkívül gazdag kétéltű, hüllő, rovarévó, denevér, rágcsáló, nyúlalakú, ragadozó és patás faunáról a legteljesebb áttekintést JÁNOSSY & KORDOS (1977) nyújtotta, de az egyes rendszertani csoportokról azóta is számos részletes taxonómiai tanulmány született (pl. GODAWA 1993; HÍR 1996; REUMER 1984; TOPÁL 1989; VENCZEL 1997, 2001).

A beremendi Szőlő-hegy pliocén–pleisztocén gerinces faunát a 19. század közepe óta ismerik. A maradványokat

először PETÉNYI Salamon János írta le 1864-ben. Később összesen 26 helyet fedeztek fel, amelyeket a környező mészkő folyamatos kitermelése miatt elpusztítottak. Több helyről származó tudományos anyag azonban innen is a Magyar Természettudományi Múzeum és a Magyar Bányászati és Földtani Szolgálat gyűjteményébe került. A legfontosabb ásatásokat itt is JÁNOSSY Dénes vezette. A beremendi lelőhelyek revíziója napjainkban is zajlik (pl. PAZONYI et al. 2016).

### *Negyedidőszak*

Pleisztocén faunák olyan gazdagságban kerültek elő a Kárpát-medencéből, hogy bemutatásuk önmagában nagyobb terjedelmet igényelne, mint az összes idősebb lelőhely együttvéve. Maradékaltan leírásokra ezért itt nem vállalkozhatunk, de ez talán nem is szükséges, mert a témát tudományos (JÁNOSSY 1979) és ismeretterjesztő (GASPARIK & MEDZIHRADSKY 2016) monográfiák kiválóan feldolgozták. Csak néhány olyan lelőhelyet szeretnénk példaként megemlíteni, amelyek jól reprezentálják a faunák páratlan gazdagságát és nemzetközi jelentőségét. Jelentőségüket bizonyítja, hogy a Kárpát-medence pleisztocén faunáira alapuló biokronológiai egységeket (Villányium, Biharium), valamint a KRETZOI Miklós és JÁNOSSY Dénes által bevezetett faunaszinteket a nemzetközi szakirodalom is használja (KRETZOI & PÉCSI 1982).

A felvidéki pleisztocén lelőhelyek közül feltétlenül meg kell említenünk a Gombaszög (Gombasek) barlang- és egyéb karsztüreg-kitöltéseiből 1930 óta, több periódusban feltárt gazdag kis- és nagyemlős faunát (GASPARIK & WAGNER 2014).

Erdélyből az 1900-as évek elején felfedezett betfiai lelőhely szolgáltatta a legjelentősebb negyedidőszaki faunagyűttest. Az elmúlt több mint 100 év ásatásai eredményeként a betfiai lelőhelyek száma 14-re emelkedett. Az azonosított kétéltű-, hüllő-, madár- és emlősfajok mennyisége megközelíti a kétszázat, közülük több tucatot innen írtak le először. A páratlan faunáról már eddig is taxonómiai szócikkek hosszú sora jelent meg, de a lelőhelyek kiaknázása és fosszilis faunáinak teljes feldolgozása még távolról sem tekinthető befejezettnek. A kilencvenes évek elejétől például VENCZEL Márton és HÍR János a IX. számú lelőhelyen végzett jelentős anyaggyűjtést (VENCZEL 1998). Betfia a Bihari emelet típuslelőhelye.

A magyarországi pleisztocénből JÁNOSSY Dénes (1979) monográfiája több mint 100 lelőhelyet sorol fel. Ez legalább másfélszer ennyi faunát jelent, hiszen némelyik lelőhelyen több különböző korú és ökológiai összetételű közösséget lehetett azonosítani. A maradványok kisebb hányada folyóvízi vagy eolikus üledékekből származik, legnagyobb részük azonban karsztos üregek (barlangok, hasadékok, kőfülkék) üledékköltéseiből került elő. A középső-pleisztocéntól a Kárpát-medencében is uralkodóvá váló „jégkori faunák” a negyedidőszaki éghajlat glaciális és interglaciális állapotait, valamint a kisebb klímaingadozásokat egyaránt jól tükrözik. Ez részben a tipikus jégkorszaki nagyemlősök (mamut, gyapjas orrszarvú, barlangi medve, barlangi hiéna, barlangi oroszlán, rénszarvas stb.) megjelenésével vagy

visszaszorulásával mutatható ki. De a klíma- és ökoszisztéma-rekonstrukciókban ennél is nagyobb szerepet játszik a statisztikus mennyiségben megjelenő kisméretű (denevér, rovarvő, rágcsáló) fauna összetétele (3. ábra D, F). A paleoökológiai változásokról több korszerű, átfogó munka is készült (pl. PAZONYI 2004).

A kora-pleisztocén villányi korszakot a szárazabbá váló klímán és nyíltabb vegetációjú területeken a pockok (Arvicolinae) evolúciós robbanása kísérte. Ebben az időszakban még sok pliocén reliktum faj élt, de már számos új elem is megjelent a faunában. Így a háromujjú ősllovak (*Hipparion*) mellett feltűntek az egyujjú lovak (*Equus*), a kardfogúak (Machairodontidae) mellett megjelentek az ősrorszlánok (*Panthera*). Új bevándorló volt például a déli mamut (*Mammuthus meridionalis*), vagy a valódi medvék (*Ursus*) és a farkasok (*Canis*) első képviselői. A kora-bihari idején a glaciális időszakok jelentősebb lehűlést okoztak, és a sztyeppék még nagyobb területen terjedtek el. A gyökeres fogú pockok visszaszorultak, és ettől kezdve dominálnak a gyökértelen fogú formák. Sok reliktum faj eltűnésével, a ma élő genusok többségének megjelenésével és a már itt élőkhöz elterjedésével „modern fauna” alakult ki.

A középső-pleisztocénben a megmaradt harmadidőszaki reliktum fajok (a ma is élő kevés kivételtől eltekintve) eltűntek a faunából, és a meglevő genusokon (*Panthera*, *Canis*, *Ursus*, *Bison*, *Capreolus*, *Cervus*, *Mammuthus*, *Sorex*, *Arvicola*, *Microtus*, *Lagopus*) belül kialakult új fajokkal jellegzetes „jégkori” élővilágot figyelhetünk meg.

A késő-pleisztocén klímaingadozásait a rendelkezésünkre álló nagy mennyiségű adat alapján viszonylag pontosan ismerjük. A KORDOS (1992) által kidolgozott módszerrel 10 jellemző pocok- és lemmingfaj dominanciaviszonyai alapján a hazai késő-pleisztocénre részletes biosztratigráfiai tagolás adható. A klímarekonstrukciók és a korbesorolás elkészítésénél más kisméretű csoportok (pl. hörcsögök, cickányok, denevérek) fajösszetételét is felhasználhatjuk. A legjellegzetesebb nagyemlősfajok ebből az időszakból: gyapjas mamut (*Mammuthus primigenius*), gyapjas orrszarvú (*Coelodonta antiquitatis*), sztyeppi bölény (*Bison priscus*), őstulok (*Bos primigenius*), modern ősllovak és vadcsamár (*Equus* fajok), barlangi medve (*Ursus spelaeus*), barlangi hiéna (*Crocota crocuta spelaea*), barlangi oroszlán (*Panthera leo spelaea*), rénszarvas (*Rangifer tarandus*), óriásszarvas (*Megaloceros giganteus*) stb. (GASPARIK & MEDZIHRADSKY 2016).

Az ősi emberfélék leletei is előkerültek számos helyről. A Gerecse déli lábánál fekvő Vértesszőlős határában a középső-pleisztocén édesvízi mészkő a *Homo heidelbergensis* 250-300 ezer éves maradványait őrizte meg számunkra. A *Homo erectus*-ből Európában kifejlődött faj legismertebb hazai lelete az 1965-ben felfedezett, Sámuel névre keresztelt nyakszirtcsont (os occipitale). Az 1960-as években VÉRTES László ősrégész vezetésével végzett ásatások gazdag, viszonylag enyhe klímát jelző növény- és állatvilágot tártak fel. Ezek tanúsága szerint a mészkövet felhalmozó forrás közelében dúsabb, nedvességkedvelő közösség élt, távolabb pedig nagyobb erdőfoltokkal tarkított sztyepp terület el (KRETZOI & DOBOSI 1990).

A Cserépfalutól északra, a Bükk mészkövében (Hörvölgy) nyíló Subalyuk üledékéből a neandervölgyi ember (*Homo neanderthalensis*) több csontját tárták fel a kutatók, amelyeket elsősorban DANCZA János és KADIĆ Ottokár irányított. A lelőhelyen sok állati csontot is találtak, amelyek arra utalnak, hogy az ősemberek egy hidegebb periódus idején éltek itt, mintegy 60 ezer éve (BARTUCZ et al. 1938).

A mai ember (*Homo sapiens sapiens*) leletei számos barlangból előkerültek (VÉRTES 1965). Az istállóskői (Bükk hegység) leletek azt bizonyítják, hogy közvetlen őseink már 35 ezer évvel ezelőtt — európai bevándorlásukkal egy időben — megjelentek a Kárpát-medencében (PATOU-MATHIS et al. 2016).

JÁNOSSY (1979) részletesen bemutatja és elemzi a hazai pleisztocén gerinces faunák összetételét. A monográfia megjelenése óta azonban több lelőhelyen is jelentős kutatások folytak, amelyek eredményei még nem jelenhettek meg a könyvben. Ilyen volt például a Villányi-hegységben a Somssich-hegy (PAZONYI et al. 2018), a Gerecsében Süttő (PAZONYI et al. 2014) és Tokod (GASPARIK 1993), a Bükkben pedig a Vaskapu-barlang (VIRÁG et al. 2013, MÉSZÁROS 2013). Ezek a lelőhelyek a teljes faunára kiterjedő taxonómiai vizsgálatokat tafonómiai, geokémiai és egyéb korszerű elemzésekkel is kiegészítették.

A pleisztocén lelőhelyek egy részének teljes spektrumú kutatása tehát ma is zajlik. Mostanában azonban egyre inkább az egyes csoportok taxonómiai, filogenetikai és paleogeográfiai kapcsolatainak tisztázását célzó szakértői vizsgálatok kerülnek előtérbe. A gazdag gerinces anyagot őrző gyűjtemények rendkívüli lehetőséget nyújtanak erre a hazai és a számos más országból érkező specialisták számára. A leletanyag taxonómiai jelentőségét támasztja alá például, hogy KORDOS & PAZONYI (2012) monográfiája 60 olyan fajt vagy alfajt sorol fel a pleisztocén tagolásában kulcsszerepet játszó pocokfélék (Arvicolinae) közül, amelynek típuspéldányát a Kárpát-medencéből írták le.

A barlangkitöltések fiatalabb rétegeiből előkerült kisméretű faunák lehetőséget nyújtottak a holocén időszak finomsztratigráfiai tagolásának elkészítéséhez (KORDOS 1982) és jelentősen hozzájárultak a földtörténeti közelmúlt ökológiai változásainak felderítéséhez is (PAZONYI 2009).

### Hol érdemes még kutatni?

A most összefoglaltak alapján tehát világosan látszik, hogy a magyarországi preneogén üledékes kőzetek, bár nem bővelkednek gerincesek fossziliáiban, mindig van új a nap alatt, és tudatos, célzott kutatás révén értékelhető és őslénytani, földtani szempontból fontos gerinces leletanyagok fedezhetők fel. Újabb oldási technikák, izapolási eljárások és szisztematikus keresés révén olyan területeken is megtalálhatjuk, ha mást nem, mikrogerincesek fossziliáit, ahol korábban ilyenek nem kerültek elő. Ezek között is van néhány olyan terület és földtani képződmény, melyek potenciálisan lehetnek jelentősebb gerinces fossziliák szempontjából is.

Időrendi sorrendben haladva a Füle település határában található Fülei Konglomerátum Formáció felső-karbon homokkő-aleurolit rétegeit említhetjük először. A település határában található Kő-hegy kis kőfejtőiben évtizedekkel ezelőtt számos jó megtartású, makroszkopikus növénymaradvány került elő (MIHÁLY 1980), és mivel az ott látható rétegek folyóvízi körülmények között rakódtak le, van esély akár kétéltűek és hullók leleteire is bukkanni.

A mezozoikumi rétegsorokat illetően a Mecseki Karolina-völgy, felső-triász, karni homokkő rétegeit kell megemlíteni, melyek alapvetően folyóvízi körülmények között rakódtak le. Ezek a rétegek a gerinces élővilág történetének azon periódusát reprezentálják, amikor a legkorábbi dinoszauruszok, krokodilok és repülő hullók éltek. Bár a Karolina-völgy területén a feltárt rétegsor jelentős része igen kemény kőzetekből épül fel, kitarító munkával megvan az esély rá, hogy gerincesek fossziliáira bukkanjunk.

A paleogén rétegeket illetően is volna még mit kutatni. Lábatlan határában a Bersek-hegy területén található a jól ismert és mára rendkívül alaposan tanulmányozott márgafejtő alsó-kréta korú rétegsora. A feltárás legfelső részén diszkordánsan középső-eocén édesvízi kavics, homokkő és mészkő rétegek fedik a kréta időszaki rétegeket. Középső-eocén üledékes kőzetek viszonylag nagy területen fordulnak elő a Dunántúli-középhegység területén, ám ezek döntően brakkvízi-normálsóvízi körülmények között rakódtak le, és a transzgressziót megelőző édesvízi-brakkvízi, szenes rétegek vagy csak nagyon kis vastagságban, vagy mélyen a felszín alatt érhetőek el. Ezekből a rétegekből akár tengeri (pl. szirének), akár szeimaquatikus- szárazföldi (pl. krokodilok, növényevő és ragadozó emlősök) gerincesek további fossziliáinak felfedezése nagyban hozzájárulhat a Dunántúli-középhegység utolsó nagy tengerelöntését megelőzően létezett gerinces élővilág megismeréséhez.

A neogén és kvarter folyóvízi, mocsári és tavi üledékes kőzetek is rejthetnek újabb fosszilis anyagokat, valamint újabb karsztüregkitöltések is kerülhetnek elő, elsősorban a mészkőbányászat során. Ebből az időből azonban olyan nagy mennyiségű, begyűjtött, de még feldolgozatlan anyag várakozik a gyűjteményekben a szakértők munkájára, hogy várhatóan ezek laboratóriumi feldolgozása is jelentős újdonságokkal szolgál majd.

## Konklúzió

A Kárpát-medence területéről ismert több száz millió évet átfogó gerinces őslénytani rekord és a leletanyagokat dokumentáló 150 évnyi publikációs tevékenység rendkívül fontos szerepet játszott Eurázsia és egyáltalán földünk gerinces élővilágának megismerésében. Különösen igaz ez az abban a viszonylatban, hogy a Kárpát-medencét alkotó kisebb-nagyobb szerkezeti egységek mozgalmassá válva tekintenek vissza, mely folyamatosan befolyásolta az egykori területeken kialakult környezetek változását. Ezekhez a változásokhoz az élővilág többi szereplőjéhez hasonlóan a gerincesek is alkalmazkodtak, és leleteik árulkodnak ősszállatföldrajzi kapcsolataikról is. A hazai gerinces leletek fontos szerepet játszanak a mezozoikumi Európa déli peremén élt tengeri faunák megismerésében, és meghatározóak a kréta időszaki európai szigetvilág négydimenziós faunafejlődésének megértésében. Szórványleletekkel hozzájárulnak a paleogén medencék tengeri emlőseinek és a medenceperemi szárazulatokon élő gerinces csoportok pontosabb megismeréséhez. A neogén és pleisztocén faunákat illetően pedig, különösen a szárazföldi leletegyüttesek tekintetében, nagyhatalomnak számítunk a régióban: regionális korok, faunaszintek és új taxonok tucatjai kerültek leírásra a Kárpát-medencéből, melyek nem utolsósorban híret vitték e leletanyagoknak és kutatóiknak szerte a nagyvilágban.

## Köszönetnyilvánítás

Köszönjük MAGYAR Jánosnak (ELTE Dinoszaurusz Kutatócsoport) a kézirat szerkesztésében nyújtott segítségét. Hálásak vagyunk FŐZY Istvánnak (Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest), CSIKI-SAVA Zoltánnak (Bukarest Románia), SZABÓ Mártonnak (ELTE Dinoszaurusz Kutatócsoport, Budapest) és FUTÓ Jánosnak az ábrákhoz használt képanyag biztosításáért. Köszönjük VENCZEL Márton (Nagyvárad) és egy anonim bíráló értékes tanácsait a kézirattal kapcsolatban. A kutatást a NKFIH K 131597 számú projekt támogatta.

## Irodalom — References

- ANGELONE, C. & ČERMÁK, S. 2015: Two new species of *Prolagus* (Lagomorpha, Mammalia) from the Late Miocene of Hungary: taxonomy, biochronology, and palaeobiogeography. — *Paläontologische Zeitschrift* **89/4**, 1023–1038. <https://doi.org/10.1007/s12542-014-0247-z>
- BACHMAYER, F. & SZYNDLAR, Z. 1985: Ophidians (Reptilia: Serpentes) from the Kohfidisch fissures of Burgenland, Austria. — *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien, Serie A* **87**, 79–100.
- BARABÁSNÉ STUHL, Á. 1975: Adatok a dunántúli újpaleozóos képződmények biosztratigráfiájához. — *Földtani Közlemények* **105**, 320–334.
- BARTUCZ L., DANCZA J., HOLLENDONNER F., KADIĆ O., MOTT L., PATAKI V., PÁLOS E., SZABÓ J., VENDL A. 1938: A cserépfalui Mussolini-barlang (Subalyuk). — *Geologica Hungarica, Series Palaeontologica* **14**, 320 p.
- BEGUN, D. R. 2007: Fossil Record of Miocene Hominoids. — In: HENKE, W., ROTHE, H. & TATTERSALL, I. (eds): *Handbook of Palaeoanthropology Vol. 2.: Primate Evolution and Human Origins*. — Springer, Berlin, 921–977.
- BEGUN, D. R. 2020: 50 years of fossil catarrhines from Rudabanya: sympatry and social organization. — *American Journal of Physical Anthropology* **171/S69**, p. 23. <https://doi.org/10.1002/ajpa.24023>

- BENTON, M. J., COOK, E., GRIGORESCU, D., POPA, E. & TALLODI, E. 1997: Dinosaurs and other tetrapods in an Early Cretaceous bauxite-filled fissure, northwestern Romania. — *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **130/1–4**, 275–292. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(96\)00151-4](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(96)00151-4)
- BENTON, M. J., CSIKI, Z., GRIGORESCU, D., REDELSTORFF, R., SANDER, P. M., STEIN, K. & WEISHAMPEL, D. B. 2010: Dinosaurs and the island rule: The dwarfed dinosaurs from Hațeg Island. — *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **293**, 438–454. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2010.01.026>
- BERNOR, R. L., KAISER, T. M., KORDOS, L. & SCOTT, R. S. 1999: Stratigraphic context, systematic position and paleoecology of *Hippotherium sumegense* Kretzoi, 1984 from MN 10 (Late Vallesian of the Pannonian Basin). — *Mitteilung der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie* **39**, 1–35.
- BERNOR, R. L., MITTMANN, H. W., & RÖGL, F. 1991: Systematics and Chronology of the Götzensdorf „Hipparion” (Late Miocene, Pannonian F, Vienna Basin). — *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien, Serie A* **95**, 101–120
- BERNOR, R. L., KORDOS, L., ROOK, L., AGUSTÍ, J., ANDREWS, P., ARMOUR-CHELU, M., BEGUN, D. R., CAMERON, D. W., DAMUTH, J., DAXNER-HÖCK, G., DE BONIS, L., FEJFAR, O., FESSAHA, N., FORTELIUS, M., FRANZEN, J., GASPARIK, M., GENTRY, A., HEISSIG, K., HERNYAK, N., KAISER, T., KOUFOS, G. D., KROLOPP, E., JÁNOSSY, D., LLENAS, M., MESZÁROS, L., MÜLLER, P., RENNE, P., ROCEK, Z., SEN, S., SCOTT, R., SZYNDLAR, Z., TOPÁL, GY., UNGAR, P. S., UTEscher, T., VAN DAM J. A., WERDELIN, L. & ZIEGLER, R. 2004: Recent advances on multidisciplinary research at Rudabánya, Late Miocene (MN9), Hungary: a compendium. — *Palaeontographia Italica* **89**, 3–36.
- BÖCKH J. 1875: *Brachydiastematherium transilvanicum*, egy új Pachyderma nem Erdély eocén rétegeiből. — *A Magyar Királyi Földtani Intézet Évkönyve* **4**, 1–21.
- BODOR, E. R. & BARANYAI, V. 2012: Palynomorphs of the Normapolles group and related plant meso fossils from the Iharkút vertebrate site, Bakony Mountains (Hungary). — *Central European Geology* **55**, 259–292. <https://doi.org/10.1556/CEuGeol.55.2012.3.3>
- BODOR E. R. & MAKÁDI L. 2016: Triász szórványleletek az MFGI gyűjteményéből. — 19. Magyar Őslénytani Vándorgyűlés. — *Program, előadáskivonatok, kirándulásvezető*, Kozárd, 8–9.
- BONTÓ L. 2019: A mi kavicsfogóink. *Placochelys placodonta*, a Veszprémben felfedezett kavicsfogó álteknős. — *Veszprémi Szemle* **21**, 6–64.
- BOTFALVAI, G., HAAS, J., MINDSZENTY, A. & ÓSI, A. 2016: Facies architecture and paleoenvironmental implications of the Upper Cretaceous (Santonian) Csehbánya Formation at the Iharkút vertebrate locality (Bakony Mountains, northwestern Hungary). — *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **441/4**, 659–678. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2015.10.018>
- BOTFALVAI, G., ÓSI, A. & MINDSZENTY, A. 2015: Taphonomic and paleoecologic investigations of the Late Cretaceous (Santonian) Iharkút vertebrate assemblage (Bakony Mts, Northwestern Hungary). — *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **417**, 379–405. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2014.09.032>
- BOTFALVAI, G., GYÓRI, O., POZSGAI, E., FARKAS, I. M., SÁGI, T. & SZABÓ, M. 2019: Sedimentological characteristics and paleoenvironmental implication of Triassic vertebrate localities in Villány (Villány Hills, Southern Hungary). — *Geologica Carpathica* **70/2**, 135–152. <https://doi.org/10.2478/geoca-2019-0008>
- BÖHM, B. 1941: Die Fossilien Fische von Kovászna und Kommandó in Siebenbürgen. — *Mitteilungen aus dem Jahrbuch der Kgl. ungarischen Geologischen Anstalt* **35**, 179–203.
- BÖHM, B. 1942: Beiträge zur tertiären Fischfauna Ungarns: Adatok a magyarországi harmadkori halfaunához. — *Geologica Hungarica, Series Palaeontologica* **19**, 3–42.
- BRASSÓI FUCHS H. 1994: Adatok a kolozsvári (Cluj, Románia) felsőeocénből leírt „*Euclastes*” *kochi* Lórenthey, 1903 (Testudinata, Cheloniidae?) faj pontosabb ismeretéhez. — *Földtani Közlöny* **124/4**, 479–482.
- CIOBANU, R. 2002: *Selacienii paleogeni din România*. — Editura Universităţii Lucian Blaga, Sibiu, 216 p.
- CODREA, V. 2000: *Rinoceri i tapiri terfiari din România*. — Editura Presa Universitară Clujeană, Cluj-Napoca, 174 p.
- CSERPÁK F. 2018: Középső-miocén sziláscet (Cetacea: Mysticeti) humerusok a Pécs, danitzpusztai homokbányából. — *Földtani Közlöny* **148/3**, 255–255. <https://doi.org/10.23928/foldt.kozl.2018.148.3.255>
- CSIKI, Z. & GRIGORESCU, D. 1998: Small theropods of the Late Cretaceous of the Hațeg Basin (Western Romania) — an unexpected diversity at the top of the food chain. — *Oryctos* **1**, 87–104.
- CSIKI, Z. & GRIGORESCU, D. 2000: Teeth of multituberculate mammals from the Late Cretaceous of Romania. — *Acta Palaeontologica Polonica* **45**, 85–90.
- CSIKI, Z., CODREA, V., JIPA-MURZEA, C. & GODEFROIT, P. 2010a: A partial titanosaur (Sauropoda, Dinosauria) skeleton from the Maastrichtian of Nălaț-Vad, Hațeg Basin, Romania. — *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* **258**, 297–324. <https://doi.org/10.1127/0077-7749/2010/0098>
- CSIKI, Z., GRIGORESCU, D., CODREA, V. & THERREIN, F. 2010b: Taphonomic modes in the Maastrichtian continental deposits of the Hațeg Basin, Romania.— Palaeoecological and palaeobiological inferences. — *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **293/3–4**, 375–390. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2009.10.013>
- CSIKI, Z., VREMIR, M., BRUSATTE, S. L. & NORELL, M. A. 2010c: An aberrant island-dwelling theropod dinosaur from the Late Cretaceous of Romania. — *Proceedings of the National Academy of Sciences* **107**, 15357–15361. <https://doi.org/10.1073/pnas.1006970107>
- CSIKI-SAVA, Z., BUFFATEUT, E., ÓSI, A., PEREDA-SUBERBIOLA, X. & BRUSATTE, S. L. 2015: Island life in the Cretaceous-faunal composition, biogeography, evolution, and extinction of land-living vertebrates on the Late Cretaceous European archipelago. — *ZooKeys* **469**, p. 1. <https://doi.org/10.3897/zookeys.469.8439>
- DUNAI M. 2012: *Temnodontosaurus trigonodon* lelet a gerecsei alsó jurából. — 15. Magyar Őslénytani Vándorgyűlés. — *Program, előadáskivonatok, kirándulásvezető*, Uzsa, p. 11.
- DYKE, G. & ÓSI, A. 2010: A review of Late Cretaceous fossil birds from Hungary. — *Geological Journal* **45**, 434–444. <https://doi.org/10.1002/gj.1209>

- DYKE, G. J., BENTON, M. J., POSMOSANU, E. & NAISH, D. 2011: Early Cretaceous (Berriasian) birds and pterosaurs from the Cornet bauxite mine, Romania. — *Palaeontology* **54/1**, 79–95. <https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2010.00997.x>
- EASTHAM, L. C., FERANEC, R. S. & BEGUN, D. R. 2016: Stable isotopes show resource partitioning among the early Late Miocene herbivore community at Rudabánya II: Paleoenvironmental implications for the hominoid, *Rudapithecus hungaricus*. — *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **454**, 161–174. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2016.04.036>
- FEJFAR, O., SABOL, M. & TÓTH, C. 2012: Early Pliocene vertebrates from Ivanovce and Hajnáčka (Slovakia). VIII. Ursidae, Mustelidae, Tapiridae, Bovidae and Proboscidea from Ivanovce. — *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie–Abhandlungen* **264/2**, 95–115.
- FENNINGER, A. & NIEVOLL, J. 1983: Der erste Nachweis einer phylodonten Zahnplatte aus dem oberen Perm des Bükkgebirges (Ungarn). — *Magyar Állami Földtani Intézet Évi Jelentése az 1981. évről*, 201–207.
- FÓZY I. & SZENTE I. 2007: *A Kárpát-medence ősmaradványai*. — Gondolat Kiadó, Budapest, 456 p.
- FREUDENTHAL, M. & KORDOS, L. 1989: *Cricetus polgardiensis* sp. nov. and *Cricetus kormosi* SCHAUB, 1930 from the Late Miocene Polgárdi localities (Hungary). — *Scripta Geologica* **89**, 71–100.
- FÜLÖP J. 1990: *Magyarország geológiája. Paleozoikum I.* — Magyar Állami Földtani Intézet, kiadványa, Budapest, 325 p.
- GASPARIK, M. 1993: Late Pleistocene gastropod and vertebrate fauna from Tokod (NE Transdanubia, Hungary). — *Fragmenta Mineralogica et Palaeontologia* **16**, 89–116.
- GASPARIK, M. & WAGNER, J. 2014: Research history of Pleistocene faunas in Gombasek quarry (Slovakia), with comments to the type specimen and the type locality of *Ursus deningeri gombaszogensis* Kretzoi, 1938. — *Fragmenta Palaeontologica Hungarica* **31**, 125–143. <https://doi.org/10.17111/FragmPalHung.2014.31.125>
- GASPARIK M. & MEDZIGRADSZKY Zs. 2016: *A mi jégkorszakunk. Pleisztocén élővilág a Kárpát-medencében*. — Magyar Természettudományi Múzeum, Herman Ottó Intézet, Budapest, 208 p.
- GERE, K., SCHEYER, T. M., MAKÁDI, L. & ŐSI, A. in press: Placodont remains (Sauropsida, Sauropterygia) from the Triassic of Hungary (Transdanubian Range and Villány Mountains). — *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*.
- GODAWA, J. 1993: Pliocene bats of the genus *Myotis* (Mammalia: Chiroptera) from Podlesice (Poland) and Osztramos 9 and 13 (Hungary). — *Acta Zoologica Cracoviensia* **36/2**, 241–250.
- GRIGORESCU, D. & HAHN, G. 1987: The first multituberculate teeth from the Upper Cretaceous of Europe (Romania). — *Geologica et Palaeontologica* **21**, 237–241.
- GRIGORESCU, D., HARTENBERGER, J. L., RĂDULESCU, C., SAMSON, P. & SUDER, J. 1985: Découverte de mam-mifères et dinosaures dans le Crétacé supérieur de Pui (Roumanie). — *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences. Série 2, Mécanique, Physique, Chimie, Sciences de l'univers, Sciences de la Terre* **301**, 1365–1368.
- GRIGORESCU, D., ȘECLĂMAN, M., NORMAN, D. B. & WEISHAMPEL, D. B. 1990: Dinosaur eggs from Romania. — *Nature* **346/6283**, p. 417. <https://doi.org/10.1038/346417a0>
- GRIGORESCU, D., GARCIA, G., CSIKI, Z., CODREA, V. & BOJAR, A. V. 2010: Uppermost Cretaceous megaloolithid eggs from the Hațeg Basin, Romania, associated with hadrosaur hatchlings: Search for explanation. — *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **293**, 360–374. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2010.03.031>
- GUNZ, P., KOZAKOWSKI, S., NEUBAUER, S., LE CABEC, A., KULLMER, O., BENAZZI, S., HUBLIN J. J. & BEGUN, D. R. 2020: Skull reconstruction of the late Miocene ape *Rudapithecus hungaricus* from Rudabánya, Hungary. — *Journal of Human Evolution* **138**, 102687. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2019.102687>
- HIPS K., JOZSA S., NAGY Á. & PATAKI Zs. 1988: Óshüllők nyomában. — *Természet Világa* **120**, 108–111.
- HÍR, J. 1996: *Cricetinus janossyi* sp. n. (Rodentia, Mammalia) from the Pliocene fauna of Osztramos 7. (N Hungary). — *Fragmenta Mineralogica et Palaeontologia* **18**, 79–90.
- HÍR, J. 2006: Late Astaracian (Late Sarmatian) Lagomorphs and Rodents from Felsőtárkány–Felnémet (Northern Hungary). — *Beiträge zur Paläontologie* **30**, 155–173.
- HÍR, J. & MÉSZÁROS, L. GY. 2002: Middle Miocene insectivores and rodents (Mammalia) from Sámsonháza (Northern Hungary). — *Fragmenta Palaeontologica Hungarica* **20**, 9–23.
- HUZA, R. R., JURCSÁK, T. & TALLÓDI, E. 1987: Fauna de reptile triasice din Bihor. — *Crisia* **17**, 571–578.
- JAEKEL, O. 1902: Ueber *Placochelys* n.g. und ihre Bedeutung für die Stammesgeschichte der Schildkröten. — *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie* **1**, 127–144.
- JAEKEL, O. 1907: *Placochelys placodonta* aus der Obertrias des Bakony. — In: LÓCZY, L. (ed.): *Resultate der wissenschaftlichen Erforschung des Balatonsees. I. Band. Physische Geographie des Balatonsees und seiner Umgebung. 1. Theil. Geographische Beschreibung der Balatonsee-Umgebung, sammt deren Orographie und Geologie. Paläontologische Anhang*, 1–90. Budapest: Balatonsee-Commission der Ungarischen geographischen Gesellschaft.
- JÁNOSSY D. 1979: *A magyarországi pleisztocén tagolása gerinces faunák alapján*. — Akadémiai Kiadó, Budapest, 207 p.
- JÁNOSSY D. & KORDOS J. 1977: Az Osztramos gerinces lelőhelyeinek faunisztikai és karsztmorfológiai áttekintése. — *Fragmenta Mineralogica et Palaeontologia* **8**, 39–72.
- JURCSÁK, T. 1973: Date noi asupra reptilelor mezozoice din Transilvania. — *Nymphaea* **1**, 245–261.
- JURCSÁK, T. 1975: *Tanystropheus biharicus* n. sp., une nouvelle espèce pour la faune triasique de Roumanie. — *Nymphaea, Oradea* **3**, 45–52.
- JURCSÁK, T. 1976: Noi descoperiri de reptile fosile în triasicul de la Aleșd. — *Nymphaea* **4**, 67–105.
- JURCSÁK, T. 1977: Contributii noi privind placodonteale și sauropterigienii din triasicul de la Aleșd (Bihor, România). — *Nymphaea* **5**, 5–30.
- JURCSÁK, T. 1978: Rezultate noi în studiul saurienilor fosili de la Aleșd. — *Nymphaea* **6**, 15–60.
- JURCSÁK, T. 1982: Occurrences nouvelles des sauriens mésozoïque de Roumanie. — *Vertebrata Hungarica* **21**, 175–185.



- JURCSÁK, T. 1988: Triassic reptilian fauna from Bihar, Romania. — In: CURRIE, P. M. & KOSTER, E. H. (eds): *Fourth symposium on mesozoic terrestrial ecosystems*. — Drumheller, 125–128.
- JURCSÁK, T. & KESSLER, R. 1986: Evolutia avifaunei pe teritorul României. I. — *Nymphaea* **16**, 577–615.
- JURCSÁK, T. & KESSLER, R. 1987: Evolutia avifaunei pe teritorul României. II. Morfologia speciilor fosile. — *Nymphaea* **17**, 583–609.
- JURCSÁK, T. & KESSLER, R. 1991: The Lower Cretaceous paleofauna from Cornet, Bihar County, Romania. — *Nymphaea* **21**, 5–32.
- JURCSÁK, T. & POPA, E. 1978: Resturi de dinozaurieni în bauxitele de la Cornet (Bihar). — *Nymphaea* **6**, 61–64.
- JURCSÁK, T. & POPA, E. 1979: Dinozaurieni ornitopozi din bauxitele de la Cornet (Muntii Padurea Craiului). — *Nymphaea* **7**, 37–75.
- JURCSÁK, T. & POPA, E. 1983: La faune de dinosaures du Bihar (Roumanie). — In: BUFFETAUT, E., MAZIN, J. M. & SALMON, E. (eds): *Actes du Symposium paléontologique G. Cuvier, Montbéliard*. — Ville de Montbéliard, Paris, 325–388.
- JURCSÁK, T. & POPA, E. 1984: Pterosaurs from the Cretaceous of Cornet, Roumania. — In: REIF, W. E. & WESTPHAL, F. (eds): *Third symposium on Mesozoic terrestrial ecosystems, short papers*. — Attempto, Tübingen, 259 p.
- KADIĆ O. 1915: A Szeleta barlang kutatásának eredményei. — *A Földtani Intézet Évkönyve* **23**, 151–278.
- KADIĆ O. & KORMOS T. 1934: A háromi Puskaporos és faunája Borsodmegyében. — *A Magyar Állami Földtani Intézet Évkönyve* **19/3**, 117–163.
- KADIĆ O. & MOTTL M. 1944: Az északnyugati Bükk barlangjai. — *Barlangkutatás* **17**, 1–84.
- KASZAP A. 1968: *Korynichium spaerodactylum* (Pabst) a balatonrendesi permében. — *Földtani Közlöny* **98/3–4**, 429–433.
- KATONA, L. T., KUTASI, C., PAPP, B. & TÓTH, S. 2014: Further remarkable palaeontological finds at the alginite quarry in Pula. — *Annales historico-naturales Musei nationalis hungarici* **106**, 117–140.
- KAZÁR, E. 2005: A new kentriodontid (Cetacea: Delphinoidea) from the middle Miocene of Hungary. — *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin, Geowissenschaftliche Reihe* **8**, 53–73. <https://doi.org/10.1002/mmng.200410004>
- KAZÁR, E. 2006: Odontocete periotics (Mammalia: Cetacea) from the Carpathian Basin, Middle Miocene (Badenian and Sarmatian Stages), including the Vienna Basin, Austria. — *Beiträge zur Paläontologie* **30**, 269–292.
- KAZÁR E., KORDOS L. & SZÓNOKY M. 2007: Danitz-pusztá. — In: PÁLFY J. & PAZONYI P. (szerk.): *Őslénytani kirándulások Magyarországon és Erdélyben*. — Hantken Kiadó, Budapest, 131–132.
- KESSLER, E. 1984: Lower Cretaceous birds from Cornet (Romania). — In: REIF, W. E. & WESTPHAL, F. (eds): *Third symposium on Mesozoic terrestrial ecosystems, short papers*. — Attempto, Tübingen, 259 p.
- KESSLER, E. & JURCSÁK, K. T. 1984a: Fossil bird remains in the bauxite from Cornet (Padurea Craiului Mountains — Romania). — *75 Years Laboratory of Paleontology Special Volume*. University of Bucharest, 129–134.
- KESSLER, E. & JURCSÁK, K. T. 1984b: Fossil bird remains in the bauxite from Cornet (Romania, Bihar county). — *Travaux du Muséum d'Histoire naturelle Grigore Antipa* **25**, 393–401.
- KESSLER, E. & JURCSÁK, K. T. 1986: New contributions to the knowledge of Lower Cretaceous bird remains from Cornet (Romania). — *Travaux du Muséum d'Histoire naturelle Grigore Antipa* **28**, 289–295.
- KOCH A. 1900: A Magyar Korona Országai kövült gerincesállat maradványainak rendszeres átnézete. — *Magyar Orvosok és Természetvizsgálók Vándorgyűléseinek Munkálatai* **30**, 526–560.
- KOCH A. 1903: Tarnóc Nógrád megyében, mint kövült czápafogaknak új gazdag lelőhelye. — *Földtani Közlöny* **33**, 22–44.
- KOCSIS, L. 2002: Middle Eocene *Hyrachyus* cf. *stehlini* (Mammalia, Perissodactyla) from the Gerecse Hills, Hungary. — *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* **11**, 649–658. <https://doi.org/10.1127/njgpm/2002/2002/649>
- KOCSIS, L. 2007: Central paratethyan shark fauna (Ipolytarnóc, Hungary). — *Geologica Carpathica* **58/1**, 27–40.
- KOCSIS L. 2016: Újabb eredmények az ipolytarnóci cápafogas rétegről, illetve annak faunájáról. — In: GUBA S. & SZARVAS I. (szerk.): *Ősmaradványok nyomában: Ipolytarnóc földtani megismerése I.* — Bükk Nemzeti Park Igazgatóság, Eger, 53–76.
- KOCSIS, L., VENNEMANN, T. W., HEGNER, E., FONTIGNIE, D. & TÜTKEN, T. 2009: Constraints on Miocene oceanography and climate in the Western and Central Paratethys: O-, Sr-, and Nd-isotope compositions of marine fish and mammal remains. — *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **271**, 117–129. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2008.10.003>
- KORDOS L. 1977: Új felsőeocén sziréna (*Paralitherium tarkanyense* n.g. n.sp.) Felsőtárkányból (A New Upper Eocene Sirenian (*Paralitherium tarkanyense* n.g. n.sp.) from Felsőtárkány, NE Hungary.) — *Magyar Állami Földtani Intézet Évi Jelentése 1977*, 349–367.
- KORDOS L. 1978: Magyarország eocén, oligocén és miocén ősgerinces lelőhelyei. — *Magyar Állami Földtani Intézet Évi Jelentése az 1976. évről*, 291–295.
- KORDOS L. 1981: Újabb sárkánygyík lábnyom Komlóról. — *Élet és Tudomány* **25**, 796.
- KORDOS, L. 1982: Evolution of the Holocene vertebrate fauna in the Carpathian Basin. — *Zeitschrift für geologische Wissenschaften* **10/7**, 963–970.
- KORDOS L. 1983: Fontosabb szórványleletek a MÁFI gerinces-gyűjteményében (8. közlemény). Dinosaurius lábnyomok (*Komlosaurus carbonis* n. g. n. sp.) a mecseki liaszából. — *Magyar Állami Földtani Intézet Évi Jelentése az 1981. évről*, 503–511.
- KORDOS, L. 1985a: Footprints in the Lower Miocene sandstone of Ipolytarnóc. — *Geologica Hungarica, Series Palaeontologica* **46**, 257–415.
- KORDOS, L. 1985b: Lower Turolian (Neogene) *Anomalospalax* gen. n. from Hungary and its phylogenetic position. — *Fragmenta Mineralogica et Palaeontologica* **12**, 27–42.
- KORDOS L. 1986: A hasznosi és szentendrei felső-miocén hörcsögök (Cricetidae, Mammalia) rendszertani és rétegani vizsgálata. — *Magyar Állami Földtani Intézet Évi Jelentése az 1984. évről*, 523–553.
- KORDOS, L. 1987: *Karstocricetus skofleki* gen. n., sp. n. and the evolution of the Late Neogene Cricetidae in the Carpathian Basin. — *Fragmenta Mineralogica et Palaeontologica* **13**, 65–88.
- KORDOS L. 1989: Dinoszaurusz-lelet a Mecsekben. — *Tudomány* **5/2**, 17–18.
- KORDOS L. 1992: Magyarország harmad- és negyedidőszaki emlősfaunájának fejlődése és biokronológiája. — *Kézirat*, Akadémiai doktori értekezés, Budapest, 104 p.

- KORDOS, L. 1997: Environmental and Hominoid History in the Carpathian Basin During late Miocene. — In: *Climatic and Environmental Change in the Neogene of Europe*. — ESF Workshop, Siena, 13–14.
- KORDOS L. 2003: Baltavár és a felső-miocén globális környezetváltozás. — 6. Magyar Őslénytani Vándorgyűlés. — *Program, kirándulásvezető, előadáskivonatok*, Zirc, p. 19.
- KORDOS L. 2005: Óshüllők lábnyomai a Mecsekben. — In: FAZEKAS I. (szerk.): *A komlói térség természeti és kultúrtörténeti öröksége*. — Regiografo Bt. Komló, 75–90.
- KORDOS L. 2015: *Rudapithecus hungaricus*: Egy nemzeti érték ötven éve. — *Magyar Tudomány* **10**, 1226–1235.
- KORDOS L. 2018: Misztikus őssálatnyomok a Balaton körül. — *Természet Világa* **149**, 242–245.
- KORDOS, L. & BEGUN, D. R. 2001: A new cranium of *Dryopithecus* from Rudabánya, Hungary. — *Journal of Human Evolution* **41/6**, 689–700. <https://doi.org/10.1006/jhev.2001.0523>
- KORDOS L. & SOLT P. 1984: A magyarországi miocén tengeri gerinces faunaszintek vázlata. — *Magyar Állami Földtani Intézet Évi Jelentése az 1982. évről*, 347–354.
- KORDOS L. & PAZONYI P. 2012: *A magyar Arvicolinae típusok katalógusa. Catalogue of the Hungarian Arvicolinae Types*. — SZTE TTIK Földrajzi és Földtani Tanszékcsoport, Szeged, 105 p.
- KORMOS T. 1911: A Polgárdi pliocén csontlelet. — *Földtani Közöny* **41/1**, 48–64.
- KORMOS T. 1914: Az 1913. évben végzett ásatásaim eredményei. — *Magyar Állami Földtani Intézet Évi Jelentése az 1913. évről*, 506–523.
- KORMOS T. 1917: Az ajnácskői pliocén rétegek és faunájuk. — *Magyar Állami Földtani Intézet Évi Jelentése az 1915. évről*, 582–654.
- KORMOS T. 1925: A süttöi forrásmész-komplexum faunája. — *Állattani Közlemények* **22/3–4**, 159–175.
- KORMOS, T. 1937: Zur Frage der Abstammung und Herkunft der quartären Säugetier-Fauna Europas. — *Festschr. 60. Geburtstag v. Prof. Dr. Embrik Strand* **3**, 287–328.
- KOVÁCS, J., NÉMETH, K., SZABÓ, P., KOCSIS, L., KERESZTURI, G., ÚJVÁRI, G. & VENNEMANN, T. 2020: Volcanism and paleoenvironment of the Pula maar complex: A pliocene terrestrial fossil site in Central Europe (Hungary). — *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **537**, 109398. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2019.109398>
- KOZUR, H. 1984: New biostratigraphical data from the Bükk, Uppony, and Mecsek Mts., and their tectonical implications. — *Acta Geologica Hungarica* **27/3–4**, 307–319.
- KOZUR, H. & MOCK, R. 1977: On the age of the Paleozoic of the Uppony Mountains (North Hungary). — *Acta Mineralogica et Petrographica* **23/1**, 91–107.
- KRETZOI, M. 1940: Alttertiäre Perissodactylen aus Ungarn. — *Annales Musei nationali hungarici* **33**, 87–97.
- KRETZOI M. 1941: Ősemősmaradványok Betfiáról. — *Földtani Közöny* **71**, 235–261.
- KRETZOI M. 1943: *Kochictis centennii* n. g. n. sp. az egeresi felső oligocénből. — *Földtani Közöny* **73/1–3**, 10–17.
- KRETZOI M. 1954: Befejező jelentés a Csákvári barlang őslénytani feltárásáról. — *Magyar Állami Földtani Intézet Évi Jelentése az 1952. évről*, 37–69.
- KRETZOI M. 1955: *A hazai emlőssálatok fejlődéstörténete. Útmutató a TIT előadói számára*. — Társadalom- és Természettudományi Ismeretterjesztő Társulat, Budapest, 23 p.
- KRETZOI M. 1956a: A Bodajk-kajmáti kőfejtő katti faunája. — *Kézirat*, Magyar Bányászati és Földtani Szolgálat Adattára.
- KRETZOI M. 1956b: A Villányi hegység alsó-pleisztocén gerinces-faunái. — *Geologica Hungarica, Series Palaeontologica* **27**, 1–264.
- KRETZOI M. 1962: A csarnótai fauna és faunaszint. — *Magyar Állami Földtani Intézet Évi Jelentése az 1959. évről*, 297–343.
- KRETZOI M. 1984: A Sümeg-gerinci fauna és faunaszakasz. — *Geologica Hungarica, Series Geologica* **20**, 214–222.
- KRETZOI, M. 2002: *The Fossil Hominoids of Rudabánya (Northeastern Hungary) and Early Hominization*. — Hungarian National Museum, Budapest, 287 p.
- KRETZOI, M., & DOBOSI, V. T. (eds.) 1990: *Vértesszőlős: Site, man and culture*. — Akadémiai Kiadó, Budapest, 555 p.
- KRETZOI M. & NOSZKY J. 1951: Saurius-fog a bakonyi bauxitképződményből. — *Földtani Közöny* **81**, p. 333.
- KRETZOI M. & PÉCSI M. 1982: A Pannóniai-medence pliocén és pleisztocén időszakának tagolása. — *Földrajzi Közlemények* **30/4**, 300–326.
- LELKES-FELVÁRI GY., KOVÁCS S. & MAJOROS GY. 1984: Alsó-devon pelágikus mészkő a Kékkút 4. sz. fúrásban (Lower Devonian pelagic limestone in borehole Kékkút-4, Bakony Mts.). — *Annual Report of the Hungarian Geological Institute 1982*, 289–315.
- LŐRENTHEY I. 1903: Két új teknősfaj a kolozsvári eocén képződményekből. — *Földtani Közöny* **23/5–6**, 193–208.
- LŐRENTHEY I. 1907: Vannak-e juraidőszaki rétegek Budapesten? — *Földtani Közöny* **37**, 359–368.
- MAKÁDI, L. 2006: *Bicuspidon* aff. *hatzegiensis* (Squamata: Scincomorpha: Teiidae) from the Upper Cretaceous Csehbánya Formation (Hungary, Bakony Mts.). — *Acta Geologica Hungarica* **49**, 373–385. <https://dx.doi.org/10.1556/AGeol.49.2006.4.5>
- MAKÁDI, L. 2013a: A new polyglyphanodontine lizard (Squamata: Borioteiioidea) from the Late Cretaceous Itharkút locality (Santonian, Hungary). — *Cretaceous Research* **46**, 166–176. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2013.08.001>
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.annpal.2013.07.002>
- MAKÁDI, L., CALDWELL, M. W. & ŐSI, A. 2012: The first freshwater mosasauroid (Upper Cretaceous, Hungary) and a new clade of basal mosasauroids. — *PLoS ONE* **7/12**, e51781. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0051781>
- MAKÁDI L., BOTFALVAI G., GALAMBOS CS., MAGYAR J., SZABÓ M. & ŐSI A. 2019: Alsó-kréta (albai) kontinentális gerincesek a Bakonyból. — 22. Magyar Őslénytani Vándorgyűlés. — *Program, előadáskivonatok, kirándulásvezető*, Döbrönte, 25–26.
- MAJOROS GY. 1964: Óshüllő-lábnyom a balatonrendesi perméből. — *Földtani Közöny* **94/2**, 243–245.
- MARCHETTI, L., TESSAROLLO, A., FELLETTI, F. & RONCHI, A. 2017: Tetrapod footprint paleoecology: behavior, taphonomy and ichnofauna disentangled. a case study from the Lower Permian of the Southern Alps (Italy). — *Palaios* **32/8**, 506–527. <https://doi.org/10.2110/palo.2016.108>
- MARINESCU, F. 1989: Lentila de bauxita 204 de la Brusturi Cornet (Jud. Bihor), zacam nt fosilifer cu dinozauri. — *Ocotirea Naturii si a Mediuului Inconjurator, Academia Română* **33**, 125–133.

- MÉSZÁROS, L. GY. 1997: *Kordosia*, a new genus for some Late Miocene Amblycoptini shrews (Mammalia, Insectivora). — *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* **1997/2**, 65–78. <https://doi.org/10.1127/njgpm/1997/1997/65>
- MÉSZÁROS, L. GY. 1998: Late Miocene Soricidae (Mammalia) fauna from Tardosbánya (Western Hungary). — *Hantkeniana* **2**, 103–125.
- MÉSZÁROS, L. GY. 1999a: An exceptionally rich Soricidae (Mammalia) fauna from the upper Miocene localities of Polgárdi (Hungary). — *Annales Universitatis Scientiarum Budapestinensis de Rolando Eötvös nominatae Sectio Geologica* **32**, 5–34.
- MÉSZÁROS, L. GY. 1999b: Some insectivore (Mammalia) remains from the Late Miocene locality of Alsótelekes (Hungary). — *Annales Universitatis Scientiarum Budapestinensis de Rolando Eötvös nominatae Sectio Geologica* **32**, 35–47.
- MÉSZÁROS, L. 2013: Review of the Late Pleistocene Soricidae (Mammalia) fauna of the Vaskapu Cave (North Hungary). — *Hantkeniana* **8**, 163–169.
- MIHÁLY S. 1980: Felső-karbon növénymaradványok a fülei Kő-hegyről. — *Veszprém Megyei Múzeumok Közleményei* **15**, 21–28.
- NOPCSA, F. 1902: Dinosaurierreste aus Siebenbürgen (Schädelreste von *Mochlodon* mit einem Anhang: Zur Phylogenie der Ornithopodiden). Mit einem Anhang: Zur Phylogenie der Ornithopodiden. — *Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse* **72**, 149–175.
- NOPCSA, F. 1915: Die Dinosaurier der Siebenbürgischen Landesteile Ungarns. — *Mitteilungen aus dem Jahrbuch der Ungarischen Geologischen Reichsanstalt* **23**, 1–24.
- NOPCSA, F. 1929: Dinosaurierreste aus Siebenbürgen V. — *Geologica Hungarica, Series Palaeontologica* **4**, 1–76.
- ORAVECZ J. 1964: Szilur képződmények Magyarországon. — *Földtani Közlöny* **94/1**, 3–9.
- ŐSI A. 2001: Középső-eocén teknősleletek Nyíres-pusztáról (Déli-Bakony) — *Földtani Közlöny* **131/3–4**, 353–360.
- ŐSI, A. 2005: *Hungarosaurus tormai*, a new ankylosaur (Dinosauria) from the Upper Cretaceous of Hungary. — *Journal of Vertebrate Paleontology* **25**, 370–383. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2005\)025\[0370:htanad\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2005)025[0370:htanad]2.0.co;2)
- ŐSI, A. 2008: Enantiornithine bird remains from the Late Cretaceous of Hungary. — *Oryctos* **7**, 55–60.
- ŐSI A. 2012: A kavicsfogó álteknős, Laczkó Dezső leghíresebb őslénytani lelete. — *Természet Világa* **143/4**, 180–183.
- ŐSI A., BARACKA M. & SZENTE I. 2005a: *Dino-ösvény: kora-jura dinoszaurusz lábnyomok a Mecsekben*. — Hantken Press, Budapest, 31 p.
- ŐSI, A., WEISHAMPEL, D. B. & JIANU, C. M. 2005b: First evidence of azhdarchid pterosaurs from the Late Cretaceous of Hungary. — *Acta Palaeontologica Polonica* **50/4**, 777–787.
- ŐSI, A., CLARK, J. M. & WEISHAMPEL, D. B. 2007: First report on a new basal eusuchian crocodyliform with multicusped teeth from the Upper Cretaceous (Santonian) of Hungary. — *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* **243**, 169–177. <https://doi.org/10.1127/0077-7749/2007/0243-0169>
- ŐSI, A., APESTEGUÍA, S. & KOWALEWSKI, M. 2010a: Non-avian theropod dinosaurs from the early Late Cretaceous of Central Europe. — *Cretaceous Research* **31/3**, 304–320. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2010.01.001>
- ŐSI, A., BUTLER, R. J. & WEISHAMPEL, D. B. 2010b: A Late Cretaceous ceratopsian dinosaur from Europe with Asian affinities. — *Nature* **465/7297**, 466–468. <https://doi.org/10.1038/nature09019>
- ŐSI, A., BUFFETAUT, E. & PRONDAI, E. 2011a: New pterosaurian remains from the Late Cretaceous (Santonian) of Hungary (Iharkút, Csehbánya Formation). — *Cretaceous Research* **32/4**, 456–463. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2011.01.011>
- ŐSI, A., PÁLFY, J., MAKÁDI, L., SZENTESI, Z., GULYÁS, P., RABI, M., BOTFALVAI, G. & HIPS, K. 2011b: Hettangian (Early Jurassic) Dinosaur Tracksites from the Mecsek Mountains, Hungary. — *Ichnos* **18/2**, 79–94. <https://doi.org/10.1080/10420940.2011.573603>
- ŐSI, A., RABI, M., MAKÁDI, L., SZENTESI, Z., BOTFALVAI, G. & GULYÁS, P. 2012: The Late Cretaceous continental vertebrate fauna from Iharkút (western Hungary, Central Europe): a review. — In: GODEFROIT, P. (ed.): *Bernissart dinosaurs and Early Cretaceous terrestrial ecosystems*. — Indiana University Press, Bloomington, 532–569.
- ŐSI, A., POZSGAI, E., BOTFALVAI, G., GÖTZ, A. E., PRONDAI, E., MAKÁDI, L., HAJDU, ZS., CSENGÓDI, D., CZIRJÁK, G., SEBE, K. & SZENTESI, Z. 2013: First report of Triassic vertebrate assemblages from the Villány Hills (Southern Hungary). — *Central European Geology* **56/4**, 297–335. <https://doi.org/10.1556/CEuGeol.56.2013.4.2>
- ŐSI, A., RABI, M. & MAKÁDI, L. 2015: An enigmatic crocodyliform tooth from the bauxites of western Hungary suggests hidden mesoeucrocodylian diversity in the Early Cretaceous European archipelago. — *PeerJ* **3**, e1160. <https://doi.org/10.7717/peerj.1160>
- ŐSI, A., BODOR, E. R., MAKÁDI, L. & RABI, M. 2016: Vertebrate remains from the Upper Cretaceous (Santonian) Ajka Coal formation, western Hungary. — *Cretaceous Research* **57**, 228–238. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2015.04.014>
- ŐSI, A., YOUNG, M. T., GALÁ CZ, A. & RABI, M. 2018: A new large-bodied thalattosuchian crocodyliform from the Lower Jurassic (Toarcian) of Hungary, with further evidence of the mosaic acquisition of marine adaptations in Metriorhynchoidea. — *PeerJ* **6**, e4668. <https://doi.org/10.7717/peerj.4668>
- ŐSI, A., BOTFALVAI, G., ALBERT, G. & HAJDU, ZS. 2019: The dirty dozen: taxonomical and taphonomical overview of a unique ankylosaurian (Dinosauria: Ornithischia) assemblage from the Santonian Iharkút locality, Hungary. — *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* **99/2**, 195–240. <https://doi.org/10.1007/s12549-018-0362-z>
- ŐSI, A., SZABÓ, M. & BOTFALVAI, G. 2020: *Tanystropheus* and other archosauromorph reptile remains from the Middle and Late Triassic of Villány (Villány Hills, Hungary). — *Geologica Carpathica* **71/3**, 264–273.
- PÁLFY, J., MUNDIL, R., RENNE, P. R., BERNOR, R. L., KORDOS, L. & GASPARIK, M. 2007: U–Pb and <sup>40</sup>Ar/<sup>39</sup>Ar dating of the Miocene fossil track site at Ipolytarnóc (Hungary) and its implications. — *Earth and Planetary Science Letters* **258/1–2**, 160–174. <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2007.03.029>
- PATRULIUS, D., MARINESCU, F. & BALTERS, A. 1983: Dinosauriens ornithopodes dans les bauxites Néocomiennes de l'Unitéde Bihar (Monts Apuseni). — *Anuarul Institutului de Geologie si Geofizica* **59**, 109–117.
- PAUCÁ, M. 1934: Über die fossile Fischgattung *Mrazecia* Paucá. — *Notationes Biologicae* **2/3**, 90–91.
- PAZONYI, P. 2004: Mammalian ecosystem dynamics in the Carpathian Basin during the last 27,000 years. — *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **212/3–4**, 295–314. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2004.06.008>

- PAZONYI P. 2009: A Kárpát-medence felső-pliocén és kvarter emlősfauna közösségeinek paleoökológiai vizsgálata. — *Földtani Közlöny* **139/3**, 283–304.
- PAZONYI, P., KORDOS, L., MAGYARI, E., MARINOVA, E., FÜKÖH, L. & VENCZEL, M. 2014: Pleistocene vertebrate faunas of the Süttő travertine complex (Hungary). — *Quaternary International* **319**, 50–63. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2013.02.031>
- PAZONYI, P., MÉSZÁROS, L., HÍR, J. & SZENTESI, Z. 2016: Pleistocene rodent and soricid (Mammalia) fauna from The lowermost Beremend 14 locality (South Hungary) and its biostratigraphical and palaeoecological implications. — *Fragmenta Palaeontologica Hungarica* **33**, 99–134. <https://doi.org/10.17111/FragmPalHung.2016.33.99>
- PAZONYI, P., VIRÁG, A., GERE, K., BOTFALVAI, G., SEBE, K., SZENTESI, Z., MÉSZÁROS, L., BOTKA, D., GASPARIK, M. & KORECZ, L. 2018: Sedimentological, taphonomical and palaeoecological aspects of the late early Pleistocene vertebrate fauna from the Somssich Hill 2 site (South Hungary). — *Comptes Rendus Palevol* **17/4–5**, 296–309. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2017.06.007>
- PATOU-MATHIS, M., VERCOUTÈRE, C., LENGYEL, G., SZOLYÁK, P. & MESTER, Z. 2016: New interpretation of the upper Palaeolithic human occupations at the Istállóskő cave (Bükk Mountains, Hungary). — *Eurasian Prehistory* **13/1–2**, 77–90.
- POPA, E., TALLÓDI, E., HUZA, R. R. & MAZIN, J. M. 1996: Les sites Triasiques de Peştiş et de Lugaş, Bihor, Roumanie. Historique et perspectives. — *Nymphaea* **22**, 43–51.
- POSZOSANU, E. 2003a: Iguanodontian dinosaurs from the lower Cretaceous Bauxite site from Romania. — *Acta Palaeontologica Romaniae* **4**, 431–439.
- POSZOSANU, E. 2003b: Revision of the Early Cretaceous dinosaur (Ornithopoda) collection from the bauxite deposit lens 204 — Cornet, Romania. — *Nymphaea* **30**, 25–38.
- POSZOSANU, E. 2003c: New data on Lower Cretaceous dinosaurs from Romania. — *European Association of Vertebrate Palaeontologists, 1st Meeting, Abstract of Papers and Posters*, Basel, 49 p.
- POSZOSANU, E. & COOK, E. 2000: Vertebrate taphonomy and dinosaur palaeopathology from a Lower Cretaceous bauxite lens, North West Romania. — *Oryctos* **3**, 39–51.
- PRIETO, J., VAN DEN HOEK OSTENDE, L. W., HÍR, J. & KORDOS, L. 2015: The Middle Miocene insectivores from Hasznos (Hungary, Nógrád County). — *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* **95/3**, 431–451. <https://doi.org/10.1007/s12549-015-0193-0>
- PRONDAI, E., BOTFALVAI, G., STEIN, K., SZENTESI, Z. & ŐSI, A. 2017: Collection of the thinnest: A unique eggshell assemblage from the Late Cretaceous vertebrate locality of Iharkút (Hungary). — *Central European Geology* **60/1**, 73–133. <https://doi.org/10.1556/24.60.2017.004>
- RABI, M. & BOTFALVAI, G. 2008: A preliminary report on the Late Oligocene vertebrate fauna from Máriahalom, Hungary. — *Hantkeniana* **6**, 177–185.
- RABI, M. & SEBŐK, N. 2015: A revised Eurogondwana model: Late Cretaceous notosuchian crocodyliforms and other vertebrate taxa suggest the retention of episodic faunal links between Europe and Gondwana during most of the Cretaceous. — *Gondwana Research* **28/3**, 1197–1211. <https://doi.org/10.1016/j.gr.2014.09.015>
- RABI, M., TONG, H. & BOTFALVAI, G. 2012: A new species of the side-necked turtle *Foxemys* (Pelome-dusoides: Bothremydidae) from the Late Cretaceous of Hungary and the historical biogeography of the Bothremydini. — *Geological Magazine* **149**, 662–674. <https://doi.org/10.1017/S0016756811000756>
- RABI, M., BASTL, K., BOTFALVAI, G., EVANICS, Z. & PEIGNÉ, S. 2018: A new carnivoran fauna from the late Oligocene of Hungary. — *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* **98/3**, 509–521. <https://doi.org/10.1007/s12549-017-0308-x>
- RÁLISCH-FELGENHAUER E. 1981: Templomhegyi Dolomit Formáció (Templomhegy Dolomite Formation). — *MÁFI Jelentés villányi-hegységi alapszelvények vizsgálatáról (Geological Institute of Hungary report about the study of key sections of the Villány Hills)*. MÁFI, Budapest, 40 p.
- REUMER, J. W. F. 1984: Ruscinian and early Pleistocene Soricidae (Insectivora, Mammalia) from Tegelen (The Netherlands) and Hungary. — *Scripta Geologica* **73**, 1–173.
- RIEPEL, O. 2001: Cranial anatomy of *Placochelys placodonta* Jaekel, 1902, and a review of the Cyamodontioidea (Reptilia, Placodonta). — *Fieldiana: Geology, New Series* **45**, 1–104. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.3449>
- SCHOCH, R. R. 2014: *Amphibian Evolution: The Life of Early Land Vertebrates*. — Wiley, New York, 280 p.
- SEGEDI, M. & ŐSI, A.: Sauropterygian remains from the Middle Triassic of Villány, Hungary — new information on the aquatic reptile fauna of Tisza Megaunit (Triassic southern Eurasian shelf region). — Submitted to *Paleodiversity and Paleoenvironments*.
- SEGEDI, M., BOTFALVAI, G., BODOR, E. R., ŐSI, A., BUCZKÓ, K., DALLOS, Zs., TOKAI, R. & FÖLDES, T. 2017: First report on vertebrate coprolites from the Upper Cretaceous (Santonian) Csehbánya Formation of Iharkút, Hungary. — *Cretaceous Research* **74**, 87–99. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2017.02.010>
- SOLT, P. 1988: *Odontaspis (Synodontaspis) divergens* n. sp. from the Oligocene of Csillaghegy. — *A Magyar Állami Földtani Intézet Évi Jelentése az 1986-os évről*, 519–533.
- SUES, H. D. 2019: *The Rise of Reptiles: 320 Million Years of Evolution*. — Johns Hopkins University Press, Baltimore, 385 p.
- SZABÓ, M. 2020: A Late Jurassic (Kimmeridgian–early Tithonian) fish fauna of the Eperkés-hegy (Olaszfalva, Bakony Mts., Hungary): the oldest record of *Notidanodon Cappetta*, 1975 and a short revision of Mesozoic Hexanchidae. — *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* **100**, 151–170. <https://doi.org/10.1007/s12549-018-00368-x>
- SZABÓ, M. & ŐSI, A. 2017: The continental fish fauna of the Late Cretaceous (Santonian) Iharkút locality (Bakony Mountains, Hungary). — *Central European Geology* **60/2**, 230–287. <https://doi.org/10.1556/24.60.2017.009>
- SZABÓ, M. & PÁLFY, J. 2020: *Dapedium* sp. from the Toarcian (Lower Jurassic) Úrkút Manganese Ore Formation (Bakony Mts., Hungary) and an overview of diversity of dapediid form fishes. — *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* **100**, 179–195. <https://doi.org/10.1007/s12549-019-00390-7>

- SZABÓ, M., GULYÁS, P. & ŐSI, A. 2016a: Late Cretaceous (Santonian) pycnodontid (Actinopterygii, Pycnodontidae) remains from the freshwater deposits of the Csehbánya Formation, (Iharkút, Bakony Mountains, Hungary). — *Annales de Paléontologie* **102/2**, 123–134. Elsevier Masson. <https://doi.org/10.1016/j.annpal.2016.04.001>
- SZABÓ, M., GULYÁS, P. & ŐSI, A. 2016b: Late Cretaceous (Santonian) *Atractosteus* (Actinopterygii, Lepisosteidae) remains from Hungary (Iharkút, Bakony Mountains). — *Cretaceous Research* **60**, 239–252. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2015.12.002>
- SZABÓ, M., BOTFALVAI, G., KOCSIS, L., CARNEVALE, G., SZTANÓ, O., EVANICS, Z. & RABI, M. 2017: Upper Oligocene marine fishes from nearshore deposits of the Central Paratethys (Máriaalom, Hungary). — *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* **97/4**, 747–771. <https://doi.org/10.1007/s12549-017-0285-0>
- SZABÓ, M., BOTFALVAI, G. & ŐSI, A. 2019: Taxonomical and palaeoecological investigations of the chondrichthyan and osteichthyan fish remains from the Middle–Late Triassic deposits of the Villány Hills (Southern Hungary). — *Geobios* **57**, 111–126. <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2019.10.006>
- 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. <https://doi.org/10.1127/0077-7749/2010/0054>
- SZENTESI, Z. & VENCZEL, M. 2012: A new discoglossid frog from the late Cretaceous (Santonian) of Hungary. — *Cretaceous Research* **34**, 327–333. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2011.11.012>
- SZENTESI, Z., GARDNER, J. D. & VENCZEL, M. 2013: Albanerpetontid amphibians from the Late Cretaceous (Santonian) of Iharkút, Hungary, with remarks on regional differences in Late Cretaceous Laurasian amphibian assemblages. — *Canadian Journal of Earth Sciences* **50**, 268–281. <https://doi.org/10.1139/e2012-024>
- SZENTESI, Z., PAZONYI, P. & MÉSZÁROS, L. 2015: Albanerpetontidae from the late Pliocene (MN 16A) Csarnóta 3 locality (Villány Hills, South Hungary) in the collection of the Hungarian Natural History Museum. — *Fragmenta Palaeontologica Hungarica* **32**, 49–66. <http://dx.doi.org/10.17111/FragmPalHung.2015.32.49>
- TASNÁDI-KUBACSKA A. 1967: Dinoszaurusz lábnyomok hazánkban. — *Élet és Tudomány* **24**, 1118–1121.
- TOPÁL, Gy. 1989: Tertiary and Early Quaternary remains of *Corynorhinus* and *Plecotus* from Hungary (Mammalia, Chiroptera). — *Vertebrata Hungarica* **23**, 33–55.
- VASS, D., KONECNÝ, V., TUNYI, I., DOLINSKÝ, P., BALOGH, K., HUDÁCKOVÁ, N., KOVÁCOVÁ-SLÁMKOVÁ, M. & BELÁČEK, B. 2000: Origin of the Pliocene vertebrate bone accumulation at Hajnáčka, southern Slovakia. — *Geologica Carpathica* **51/2**, 69–82.
- VENCZEL, M. 1997: Amphibians and reptiles from the lower Pleistocene of Osztramos (Hungary). — *Nymphaea* **23**, 77–88.
- VENCZEL, M. 1998: Gerinces ősmaradványok kutatása Biharban. — *Állattani Közlemények* **83**, 129–134.
- VENCZEL, M. 2001: Anurans and squamates from the Lower Pliocene (MN 14) Osztramos I locality (Northern Hungary). — *Fragmenta Palaeontologica Hungarica* **19**, 79–90.
- VENCZEL, M. & CODREA, V. A. 2019: A new *Theriosuchus*-like crocodyliform from the Maastrichtian of Romania. — *Cretaceous Research* **100**, 24–38. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2019.03.018>
- VENCZEL, M. & HÍR, J. 2008: Középső-miocén gerincesfaunák Partiumból. — *Földtani Közlöny* **138/4**, 339–344.
- VENCZEL, M. & HÍR, J. 2013: Amphibians and squamates from the Miocene of Felsőtárkány Basin, N Hungary. — *Palaeontographica, Abteilung A* **300**, 117–158. <https://doi.org/10.1127/pala/300/2013/117>
- VÉRTES L. 1965: *Az őskor és az átmeneti kőkor emlékei Magyarországon*. — Akadémiai Kiadó, Budapest, 385 p.
- VIRÁG, A., SZENTESI, Z., CSÉFÁN, T. & KELLNER, L. M. 2013: The Late Pleistocene microvertebrate fauna of the Vaskapu Cave (North Hungary) and its taphonomical, biostratigraphical and palaeoecological implications. — *Hantkeniana* **8**, 151–161.
- VREMIR, M. 2004: Fossil turtle found in Romania—overview. — *A Magyar Állami Földtani Intézet Évi Jelentése 2002*, 143–152.
- VREMIR, M. & CODREA, V. 1996: *Palaeochelys* sp. (Testudines; Emydidae) from the Paleocene of the Transylvanian depression: outcrops from Rona and Jibou (Salaj country, Romania). — *Studii si Certetari (St. Naturii)* **2**, 75–81.
- VREMIR, M., KELLNER, A. W. A., NAISH, D. & DYKE, G. J. 2013: A new azhdarchid pterosaur from the Late Cretaceous of the Transylvanian Basin, Romania: implications for azhdarchid diversity and distribution. — *PLoS ONE* **8/1**, e54268. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0054268>
- VREMIR, M., WITTON, M., NAISH, D., DYKE, G., BRUSATTE, S. L., NORELL, M. & TOTOIANU, R. 2015: A medium-sized robust-necked azhdarchid pterosaur (Pterodactyloidea: Azhdarchidae) from the Maastrichtian of Pui (Hațeg Basin, Transylvania, Romania). — *American Museum Novitates* **3827**, 1–16. <https://doi.org/10.1206/3827.1>
- VOIGT, S. 2005: *Die tetrapoden ichnofauna des kontinentalen oberkarbon und perm im thüringer Wald-ichnotaxonomie, paläoökologie und biostratigraphie*. — PhD thesis, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, Cuvillier Verlag Göttingen, 308 p.
- WEILER, W. 1933: Zwei oligozäne Fischfaunen aus dem Königreich ungar. — *Geologica Hungarica, Series Paleontologica* **11**, 1–54.
- WEISHAMPEL, D. B., GRIGORESCU, D. & NORMAN, D. B. 1991: The dinosaurs of Transylvania. — *National Geographic Research & Exploration* **7/2**, 196–215.
- WEISHAMPEL, D. B., JIANU, C. M., CSIKI, Z. & NORMAN, D. B. 2003: Osteology and phylogeny of *Zalmoxes* (n.g.), an unusual euornithomorph dinosaur from the latest Cretaceous of Romania. — *Journal of Systematic Palaeontology* **1**, 65–123. <https://doi.org/10.1017/S1477201903001032>

Kézirat beérkezett: 2020. 05. 31.