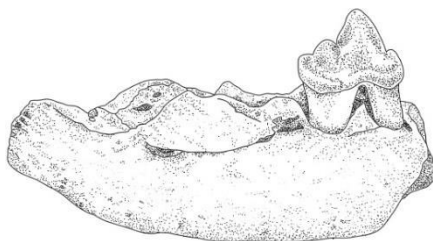


PÉCSI TUDOMÁNYEGYETEM
TERMÉSZETTUDOMÁNYI KAR

OTDK DOLGOZAT

MIOCÉN RAGADOZÓFOSSZÍLIÁK PÉCS- DANITZPUSZTÁRÓL



Témavezető: **Dr. SEBE KRISZTINA**
HUN-REN-MTM-ELTE Paleontológiai
Kutatócsoport
Tudományos főmunkatárs

Készítette: **ÁKOS DÓRA**
IN685U
Angol nyelv és kultúra tanára -
Biológiatanár szak

PÉCS
2025

TARTALOM

ABSZTRAKT	
1. BEVEZETÉS	1
2. KUTATÁSI TERÜLET	2
3. RAGADOZÓK - SZAKIRODALMI ISMERTETŐ	5
3.1. A fogazat jellemzői: emlősöktől a ragadozóig	5
3.2. A ragadozók jellemzői	10
4. A KUTATÁS MENETE	16
4.1. Vizsgált anyagok	16
4.2. Kutatási módszerek	18
5. EREDMÉNYEK	21
5.1. A leletek paraméterei	21
5.2. A leletek rendszertani besorolása	23
6. EREDMÉNYEK ÉRTÉKELÉSE	43
6.1. Rendszertani megoszlás	43
6.2. Az azonosított ősmaradványok kora	45
6.3. Ökomorfológia	46
6.4. Európai ragadozó-leletegyüttesek	48
7. KÖVETKEZTETÉSEK	50
KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS	51
FELHASZNÁLT IRODALOM	52

ABSZTRAKT

A Pécs keleti határában fekvő danitzpusztai homokbánya egy európai viszonylatban is gazdag miocén ősmaradvány-lelőhely. A ma is működő bánya 10,2-10 millió évvel ezelőtt keletkezett homokot tár fel, azonban mivel a Mecsek kiemelkedése során az idősebb közetrétegek, s ezzel együtt a homok koránál régebbi kőületek is felszínre kerültek, a területen 23-10 millió évvel ezelőtt élt állatok fossziliái szintén fellelhetők. Míg a bánya északi falánál főleg puhatestű ősmaradványokra és növényi lenyomatokra lelhetünk, a nyugati falnál a gerincesek altörzsének valamennyi osztálya képviselteti magát.

A kutatás célja a meglévő danitzpusztai gyűjteményi anyagokban talált ragadozófog- és állkapocseletek azonosítása, valamint az azonosított taxonok ökomorfológiai vizsgálata. Az ősmaradványok feldolgozása a Szabályozott Tevékenységek Felügyeleti Hatósága összehasonlító anyagának átnézése mellett szakirodalom alapján történt. A vizsgálat első lépése a Carnivora rendbe tartozó fog- és állkapocsmaradványok válogatása volt, melyet a fossziliák mérése, majd rendszertani besorolása követett.

A ragadozó-leletegyüttesben az Amphicyonidae, Hemicyonidae, Mustelidae, Felidae, Viverridae és Hyaenidae családba tartozó fajok jelentek meg. A 15 talált ősmaradványból 7 a medvekutyafélékhez (*Amphicyoninae* indet. 1, *Amphicyoninae* indet. 2, *Amphicyoninae* indet. 3, *Amphicyon major*, *Goupilictis minor*, *Cynelos* sp., *Tartarocyon cazanavei*), 3 a kutyamedvefélékhez (*Hemicyoninae* indet., *Hemicyon sansaniensis*, *Dinocyon thenardi*), 2 a menyétfélékhez (*Lartetictis dubia*, *Sivaonyx* sp.), valamint 1-1 lelet a cibetmacska- (*Semigenetta sansaniensis*), macska- (*Pseudaelurus* sp.) és hiénafélékhez (*Protictitherium cingulatum*) került beosztásra. Az azonosított ősmaradványok koreloszlása alátámasztja, hogy egy részben áthalmozott leletegyüttesről van szó, hiszen a kizárólag a danitzpusztai homok keletkezése (10,2-10 Ma) előtt, valamint a homok keletkezése során élt fajok is előfordultak a lelőhelyen.

A családok közötti megoszlás alapján a miocénben a többnyire mezokarnivor medvekutyák lehettek a terület csúcsragadozói, s egyben közülük kerültek ki – a Hemicyonidae család fajai mellett – a legnagyobb testű (150-300 kg) ragadozók is. A kis-közepes testű (0-30 kg) karnivor menyétfélék alacsony száma valószínűleg a lelőhely korából adódik, hiszen a család a középső miocéni klímaváltozás után (16-11,6 Ma) kezdett el specializálódni és elterjedni. A változatos életmódú, kistestű, Feliformia alrendbe tartozó

fajok között hiperkarnivor (*Pseudaelurus* sp.), karnivor (*Semigenetta*), valamint rowarevő (*Protictitherium cingulatum*) ragadozók is megjelennek.

A más európai ragadozófosszília-lelőhelyekkel történő összehasonlítás a leletek áthalmozottságából adódóan nehézkes: Danitzpusztán a medvekutya- és kutyamedvefélék száma magasabb, ugyanakkor a Feliformia alrend családjaiba sorolt leletek száma a lelőhelyek között kiegyenlített. Bár néhány környező lelőhely (egyelőre) nagyobb taxondiverzitással és több lelettel rendelkezik, további gyűjtések és a fog- és állkapocsleleteken túl a csontanyag vizsgálata még könnyen bővítheti a fajlistát.

1. BEVEZETÉS

A Pécs keleti határában elhelyezkedő danitzpusztai homokbánya egy európai viszonylatban is gazdag miocén ősmaradvány-lelőhely. A ma is működő bánya a 10,2-10 millió évvel ezelőtt keletkezett homokot tárja fel, azonban mivel a Mecsek kiemelkedése során az idősebb kőzetrétegek, s ezzel együtt a homok koránál régebbi kőületek is felszínre kerültek, a területen 23-10 millió évvel ezelőtt élt állatok fossziliái szintén fellelhetők (Szabó et al., 2021). Míg a bánya északi falát felépítő mészmárgában főleg puhatestű- és növényi kőületekre, a nyugati falat képző homokban gerinces fossziliákra lelhetünk (Sebe et al., 2021). A hal-, kételtű- és hüllőmaradványok mellett tengeri- és szárazföldi emlősök, így fókák, cetek, disznófélék, patások, valamint az ezen taxonokkal táplálkozó ragadozók mind az egykori miocén táj múltját őrzik.

Az egykor itt élt ragadozó emlősök között megtalálhatóak a nagytestű, mintegy 300 kg tömegű csontórló medvekutyák és a hasonló életmódú, de kissé más nevet viselő kutyamedvék is. Az agilis macskafélék mellett cibetmacskafélék és hiénafélék, a Középső-Paratethys vagy a Pannon-tó közelségében pedig vízhez kötődő életmódú menyétfélék éltek.

Bár a köz- és magángyűjteményekben őrzött danitzpusztai ősmaradványok válogatása, rendszertani besorolása és értékelése folyamatosan zajlik, a kevés szakember általi nagy mennyiségű leletanyag feldolgozása hosszadalmas munka. A Carnivora rend miocén fosszilis anyagának azonosítását az ezen taxonra és időintervallumra szakosodott paleontológusok kis száma is nehezíti.

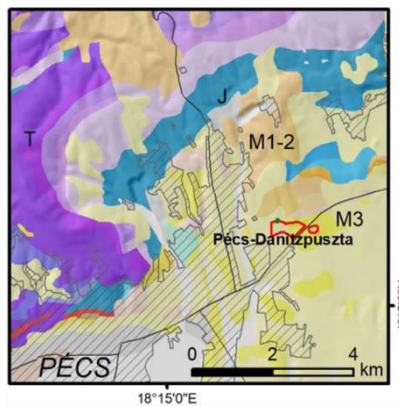
Mindezekből adódóan a dolgozat célja a miocén Danitzpuszta leletanyagának átnézése és ragadozófog-fossziliáinak elkülönítése, valamint ezen ősmaradványok rendszertani besorolása és értékelése. Az azonosított taxonok ökomorfológiai jellemzőinek vizsgálata lehetővé teszi továbbá az egykori élőhelyek és az ott élt ragadozók közötti kapcsolatok feltárását is.

2. KUTATÁSI TERÜLET

A danitz-pusztai homokbánya – korábbi nevén Lauber-homokbánya vagy Pécsváradi út 1. számú homokbánya – Pécs keleti határában, a 6-os főút északi oldalán, a honvédségi laktanyáktól 1 km-re helyezkedik el. A Quartz Kft. által működtetett bányához rövid betonozott útelágazás vezet, pontos földrajzi koordinátái 46°06'03.37" É, 18°17'05.39" K. Mivel a homokbánya máig végez kitermelést, megtekintése engedélyköteles. A bánya pannóniai feltárása közel száz éve tanulmányozott, egyedülálló mind tektonikai jelenségeinek, mind a Pannon-tó üledékképződésének hatására a homokban feldúsult ősmaradványainak köszönhetően (Konrád et al., 2010).



1. ábra Balra a danitzpusztai homokbánya északi és nyugati faláról készült műholdfelvétel, jobbra a bánya északi (fent) és nyugati (lent) fala. Fotó: G.M. Izabella.



2. ábra Balra a Pannon-tó késő miocén (10,8 Ma) elhelyezkedése (Magyar, 2010), jobbra a danitzpusztai homokbánya elhelyezkedése (Szabó et al., 2021)

A Kárpát-medencében élt flóra és fauna, valamint a belőlük képződött fossziliák minőségét és mennyiségét nagyban meghatározta a medence Tethys-óceánnal való egykori kapcsolata, mely az eocén kor végéig Afrika és Európa között húzódott. Az eocén végére kiemelkedő hegyláncok leválasztották többek között az észak-alpi és Pannon-medencét, így létrejött egy részben izolált, endemikus fajokban gazdag beltenger, a Paratethys, melynek a

Bécsi-medencét, és Pannon-medencét tartalmazó szegmensét Középső- Paratethysnek nevezzük (Nagymarosy, 2010).

15-12,6 millió évvel ezelőtt, a középső miocén badeni korszakában a helyszínt meleg, szubtrópusi éghajlat jellemezte. A Középső-Paratethys normál sótartalmú vizében ekkor mészmárga és homokos mészkő halmozódott fel, mely szublitorális és litorális puhatestűek leleteit tartalmazza. 12,6-11,6 millió évvel ezelőtt, a szarmata korszakban a Kárpát-medence világtengerrel való kapcsolata beszűkült, így az üledéklerakódás brakkvízben folyt. A felhalmozott márga, mészkő és agyag rétegei szublitorális fossziliákat, így például foraminiferákat, ostracodákat, puhatestűeket és mészvázú nannoplanktont tartalmaznak. 11,6 millió évvel ezelőtt, a késő miocén pannóniai korszakának kezdetén a Kárpát-medencét borító víz kapcsolata megszűnt a világtengerrel: megszületett a Pannon-tó, mely a pannóniai korszak végére egyre inkább kiédesedett. (Magyar, 2010).

A danitzpusztai homokbánya a középső és késő miocén során képződött üledékeket, köztük a 11,6-10 millió évvel ezelőtt, a Pannon-tóban (2. ábra) lerakódott mészmárgát és homokot tárja fel (Sebe et al., 2021). A bánya északi fala (1. ábra) mentén található idősebb, fehér vagy világosszürke színű mészmárga a tó mély, nyugodt vizében rakódott le. A réteg sok puhatestű-fossziliát és kisebb mennyiségben gerinces maradványokat tartalmaz. A mészmárga felső néhány métere átmenetet képez a homok felé; e sárgás, durvább szemcseméretű meszes aleuritréteg számos növénylenyomatot tartalmaz. A bánya nagy részét kitöltő és egyben a nyugati falat képző durvaszemű, vasásványoktól barnássárgára festett homok ipari nyersanyagként kerül kitermelésre, mely homok a puhatestűek mellett számos gerinces fossziliát is tartalmaz.

A Pannon-tóban a késő miocén során történő üledékképződéssel párhuzamosan folyamatosan zajlott a Mecsek kiemelkedése, mellyel az idősebb közetrétegek, s ezzel együtt a kora- és középső miocén ősmaradványok a felszínre kerültek. Ezek lepusztulása következtében nagy mennyiségű ősmaradvány halmozódott fel a homokban; az őszletben a pannóniai maradványok mellett badeni, valamint szarmata gerincesek maradványai is fellelhetőek, ugyanakkor a fossziliák erősen koptatottak, teljes csontváz nem fordul elő (Szabó et al., 2021). A gerincesfossziliák egy része a Mecsek szárazon lévő részéről pusztult a tóba, a folyók által hordott üledékkel szállítódott vagy a Pannon-tó hullámverése mosta ki őket a part anyagából. A kevert ősmaradvány-együttes 23-10 millió évvel ezelőtt élt élőlényekből alakult ki (Sebe et al., 2021).

A homokbánya gerinctelen ősmaradványai számos rendszertani csoportot képviselnek (Kazár et al., 2007; Konrád et al., 2010). Az egykori Pannon-tó által felhalmozott üledékben megtalálhatóak puhatestű fajok maradványai, így például a vándorkagylók családját képviselő *Congeria* és *Dreissenomya* fajok, valamint a szívkgagylók családjának különböző alakú és méretű tagjai (Botka et al., 2021).

A főként gerinces ősmaradványairól ismert bánya fossziliái koruk szerint két csoportra osztható: a homok lerakódásával azonos korú vagy annál idősebb szárazföldi és édesvízi, valamint az idősebb (badeni és szarmata) tengeri állatvilágra. A Mecsek tengeri, csökkentsős, valamint édesvízeiben más és más taxonok fordultak elő az évmilliók során

A bánya porcos- és csontoshal leletekben gazdag, az előbbi osztályba tartozó cápák és ráják fossziliái nagy számban megtalálhatóak (Szabó et al., 2021). Az azonosított cápa taxonokhoz tartoznak többek között a tehéncápák, angyalcápák, tigriscápák, makócápák, rókacápák, szírtcápák, pöröjcápák és óriásfogú cápák is. A tuskésráják, sasráják és tehenorrú ráják maradványai szintén a porcoshal leleteket gazdagítják. A normálsós, meleg tengeri csontoshalak leletanyaga ugyancsak változatos, ide tartoznak az ajakoshalfélék, árnyékhalfélék, barrakudák, makrélafélék, papagájhalfélék, sügéralakúak, sünhalfélék, tengeri durbincsok, tokfélék, valamint a tuskésmakrélák is. Megemlítendő, hogy a területen édesvízi halak fossziliái is előfordulnak.

A kétéltű- és hüllőmaradványok kevésbé őrződtek meg a homokbányában. Az eddig megismert egyetlen kétéltű fajt az egy méternél is hosszabbra növő óriásszalamandra (*Andrias scheuchzeri*) képviseli, a felső állcsont-, állkapocscsont-, valamint csigolya- és csípőcsont töredékek igazi különlegességnek számítanak (Szentesi et al., 2019).. A kissé fajgazdagabb hüllőfaunában megtalálhatóak a lágyhéjúteknős-félék, földiteknős-félék és szárazfölditeknős-félék csontjai és páncélelemei, továbbá lábatlan gyíkok és vízisiklófélék töredékes csigolyái is. (Sebe et al., 2021)

A bánya homokja a középső miocén tengeri emlősfaunájának ősmaradványait is megőrizte: előkerültek fókafélék (*Phocidae*) végtag- és medencecsontjai, tengeritehenek (*Sirenia*) bordái, valamint cetek (*Cetacea*) fogai, csigolyái, végtagcsontjai és koponyatöredékei is. A fogascetek (*Odontoceti*) 6–7 taxonja mellett sziláscetek (*Mysticeti*) maradványai is előfordulnak (Kazár et al., 2007; Cserpák, 2018).

A Pannon-tó vizébe mosódott szárazföldi emlősök maradványai között kisemlősök nem, kis és közepes méretű hódok és ragadozók ritkán fordulnak elő. A nagyemlősök között

gyakoriak a disznófélék, így például a *Korynochoerus* nem, valamint a kérődzőkhöz tartozó *Dorcatherium* nem fajai. A páratlanujjú patásokat a *Hippotherium* nem fajai képviselik, ezen kívül tapírok (*Tapiridae*), egy, az *Aceratherium* nembe tartozó kistermetű orrszarvú faj, továbbá a *Deinotherium* és *Tetralophodon* nemekbe tartozó ormányos fajok leletei is megtalálhatóak. (Kazár et al., 2007). A dolgozatban megvizsgált ragadozófogak mellett számos feldolgozatlan disznóféle és növényevőfog vár még határozásra.

3. RAGADOZÓK - SZAKIRODALMI ISMERTETŐ

3.1. A fogazat jellemzői: emlősöktől a ragadozóig

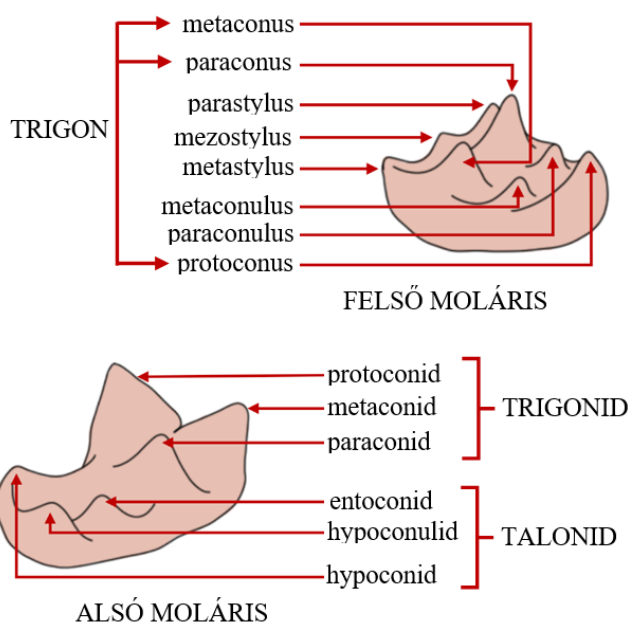
Az emlősök változatos alakú, méretű, funkciójú és előtörési mintázatú fogazattal rendelkeznek, ami megkönnyíti mind a mai és fosszilis fajok azonosítását, mind a fajok közötti filogenetikai kapcsolatok feltárását (Popowics & Mulimani, 2023). A fogazat felépítésében közrejátszó törzsfejlődési jel a változatos formák ellenére a rokon fajokban megegyezik és egy közös őstre vezethető vissza. E szignál a gerincesek altörzsében régre visszanyúló: számos homológia fedezhető fel a hüllők, a korai szinapszidák és a mai emlősök fogazatának struktúrájában. A közös ős egycsúcsú, kúp alakú fogakkal rendelkezett, mely forma a törzsfejlődés során vált összetetté és sok esetben specializálttá.

Az emlősök fogai a felső állcsonton (maxilla) és az állkapocscsonton (mandibula) fogíveket alkotnak. A medián szagittális sík a fogíveket jobb- és baloldali kvadránsokra osztja, melyekben a fogtípusok ismétlődnek. A fogív mentén a középvonal felé mutató meziális, valamint a középvonaltól távolabbi disztális oldal különíthető el. A nyelv felé néző oldalt linguális, az arc vagy ajak felőli oldalt bukkális vagy labiális, a fogak rágófelületét okkluzális jelzővel illetik. Az emlősök fogazata heterodont vagy másodlagosan homodont. Az előbbi esetben a fogazat különböző fogtípusokat tartalmaz, az utóbbiban a különböző fogtípusok a törzsfejlődés során egynemű, hasonló felépítésű és működésű fogakká alakultak. A fogak négy osztályba sorolhatók: metszőfogak (incisivus, i), szemfogak (caninus, c), előzáfogak (premoláris, p), valamint zápfogak (moláris, m). A primitív emlősök 44 foggal rendelkeznek, mely egy kvadránsban 3 metszőfogat, 1 szemfogat, 4 premolárist és 3 molárist foglal magában (3143/3143). A diphyodont, legfeljebb egy fogváltású emlősök tejfogainak száma 314/314, a molárisok a fogváltást követően jelennek meg. A fogak jelölése a primitív emlősök példáján a következő (1. táblázat):

1. táblázat Az emlősök fogainak jelölése

Maradandó fogak	Maxilla	I ¹ , I ² , I ³ , C, P ¹ , P ² , P ³ , P ⁴ , M ¹ , M ² , M ³
	Mandibula	i ₁ , i ₂ , i ₃ , c, p ₁ , p ₂ , p ₃ , p ₄ , m ₁ , m ₂ , m ₃
	Fogképlet	3143/3143 vagy I3/3, C1/1, P4/4, M3/3
Tejfogak	Maxilla	dI ¹ , dI ² , dI ³ , dC, dP ¹ , dP ² , dP ³ , dP ⁴
	Mandibula	di ₁ , di ₂ , di ₃ , dc, dp ₁ , dp ₂ , dp ₃ , dp ₄ ,
	Fogképlet	314/314 vagy dI3/3, dC1/2, dP4/4

A maxilla fogainak számozása a felső indexben, a mandibula fogai esetén az alsó indexben történik. A heterodont vagy másodlagosan homodont fogazatban foghézagok, diasztémák jelenhetnek meg. Az emlősök jellegzetes fogtípusa a nagyörlő, másnéven moláris fog vagy zápfog, melyen megtalálható gumókat a felső állcsonton méretüktől függően conusnak vagy

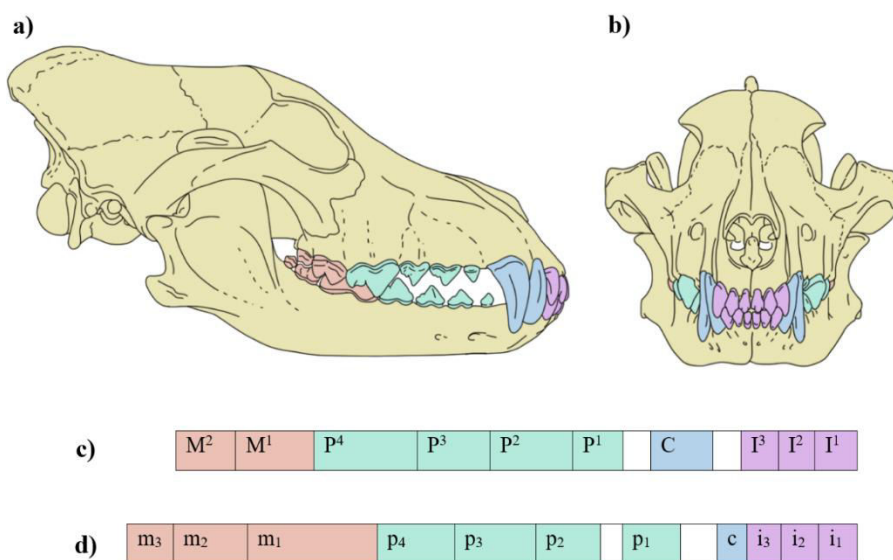


3. ábra A felső és alsó tribosphenoid molárisok felépítése. Hillson (2005) alapján készített rajz.

conulusnak, az állkapocscsonton conidnak vagy conulidnak nevezzük (3. ábra). Az alacsony, lekerekített gumójú bunodont fogazat a mindenevő állatokra, az éles vágófelületű szekodont fogazat a ragadozókra, a félhold alakú kúpokat tartalmazó szelenodont és taréjjal összekötött gumójú lophodont fogazat a növényevőkre jellemző. Az örlők rágófelületének, vagyis facettájának kopásából és az állkapocs ízesülési módjából az állat rágási mechanizmusára és életmódjára is következtethetünk (Goillot et al., 2008).

A recens és kihalt emlősök háromszög alakú és három kúppal rendelkező, úgynevezett tribosphenoid molárisokkal (3. ábra) rendelkeznek, mely forma 160 millió éve, a késő jurában jelent meg a méhlepényesek és erszényesek közös ősnél (Popowics & Mulimani, 2023). E

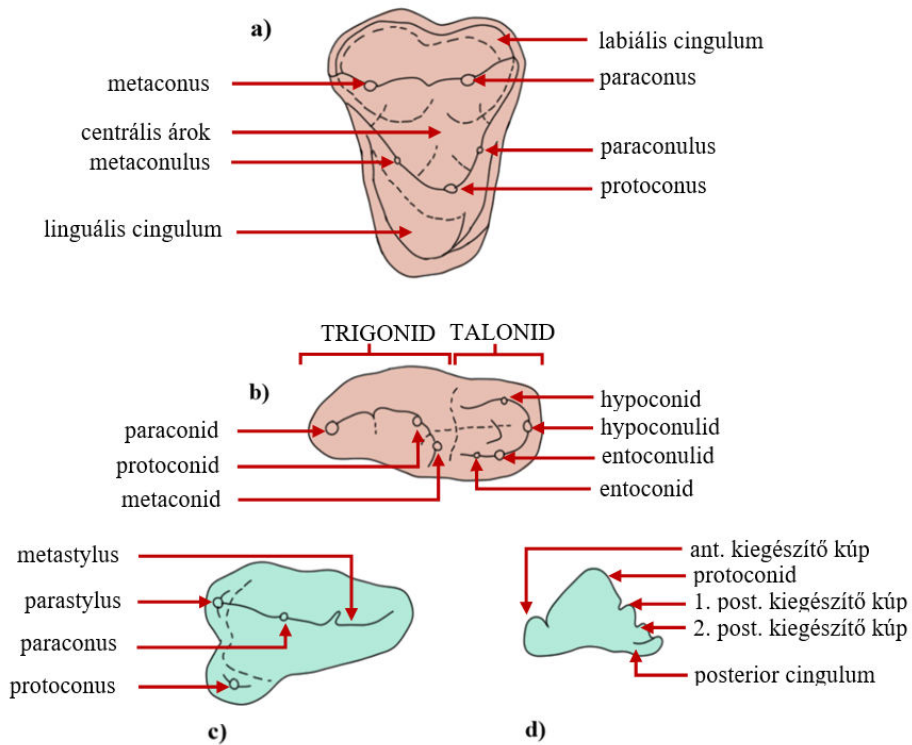
moláris típus működésekor nyíró-, zúzó- és préselőhatás is érvényesül. A különböző táplálékokhoz való specializációval más-más hatás kerül előtérbe, ezzel befolyásolva az adott faj fogazatának morfológiáját a törzsfajlás során. A felső állkapocs molárisain megtalálható háromszög alakú rész az úgynevezett trigon, melyet a linguális protoconus, az ősi, meziobukkális paraconus és a disztobukkális metaconus csúcsok alkotnak. A trigon disztálisan kiszélesülhet egy újabb gumóval, a hypoconussal, mely négyszögletessé formálja az eredetileg háromszögletű fogat. Az alsó molárisok felépítése a felsőkhöz hasonló, a trigonidot alkotó csúcsok közül azonban a protoconid bukkális, míg a paraconid és metaconid linguális elhelyezkedésű. Ugyanitt a trigonidhoz társul egy talonid nevű árok, melyet szintén három kúp határol: a bukkális hypoconid, a linguális entoconid, valamint a kettő között elhelyezkedő hypoconulid. A hypoconid a hypoconushoz hasonlóan négyszögletes formát alakít ki. (Géczy, 1993; Popowics & Mulimani, 2023). A gumók háromszögletű mintája a kisörlőkön, vagyis a premolárisokon is megfigyelhető.



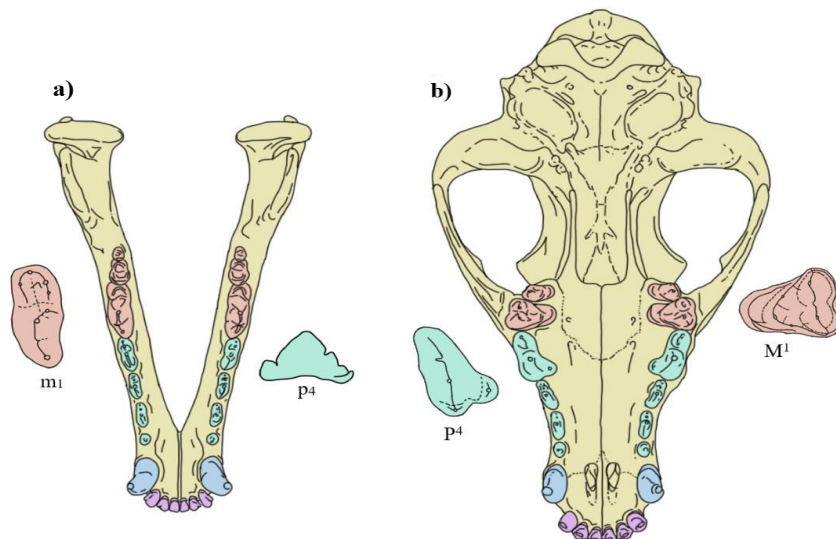
4. ábra A ragadozók fogazatának általános felépítése szürke farkas (*Canis lupus*) koponya oldalnézeti a) és előlnézeti b) képen bemutatva. A felső állcsont (maxilla) fogai c) nagybetűvel és felső indexű számozással, az állkapocscsont (mandibula) fogai d) kisbetűvel és alsó indexű számozással jelölendők. M,m – moláris; P,p – premoláris; C,c – szemfog; I,i – metszőfog. A c) és d) ábra fehér négyzetei foghézagokat, diasztémákat jelölnek.

A ragadozók fogazata (4. ábra) az emlősöknél leírtaktól kissé eltér, hiszen az ide tartozó fajok többsége húsevő. A ragadozók általános fogképlete a primitív emlősökhöz hasonlóan 3143/3143, ugyanakkor a különböző táplálkozási módokhoz való alkalmazkodásból adódóan ennek számos variációja született. Sok esetben a felső harmadik moláris elveszik, melyből adódóan megmaradt fogak közelebb helyezkednek el a temporomandibuláris ízülethez, így a harapás erőssége fokozódik (Popowics & Mulimani,

2023). A legtöbb ragadozónál a premolárisok és molárisok száma redukálódott, így 44-nél kevesebb fog a jellemző. A metszőfogak a többi foghoz képest kis méretűek és közel helyezkednek el egymáshoz, így alkalmasak a szőr fésülésére és tisztán tartására. A préda megragadására és elpusztítására használatos szemfogak általában nagy méretűek, de alakjuk és élességük fajonként változó.



6. ábra Ragadozók moláris és premoláris fogainak morfológiája. a) M1; b) m1; c) P4; d) p4. Ginsburg (1999) és Peigné & Heizmann (2003) alapján készített rajz.



5. ábra A ragadozók fogzatának általános felépítése szürke farkas (*Canis lupus*) koponyán bemutatva, a molárisok és premolárisok elhelyezkedése az állkapocscsonton a) és a felső állcsonton b). A törőollós fogpár elemei, az alsó m1 a) és a felső P4 b) helyzete. Ginsburg (1999) és Peigné & Heizmann (2003) alapján készített rajz.

A premolárisok (6. ábra d) eleme) bukkolinguálisan összenyomottak, változatos mennyiségű és morfológiájú kúpokkal rendelkezhetnek. A hátra ívelő fő kúp mentén húzódik éles vágófelületük, melyek az állkapocs záródásakor nem feltétlenül találkoznak. Funkciójukat tekintve a préda megragadásában és megtartásában van szerepük. A molárisok trigonidja tartalmazza a fog élet, melynek a táplálék nyelésében van szerepe. A moláris talonidja a trigonidnál mélyebben helyezkedik el, négy kúpja, a hypoconid, hypoconulid, entoconulid, valamint az entoconid egy mélyebben fekvő árkot vesz körül. A talonid a legtöbb fajnál zúzásra, őrlésre vagy repesztésre szolgál, ugyanakkor bizonyos taxonoknál, így például a hiéna- és macskaféléknél redukálódott. A felső molárisokra (6. ábra a) eleme) jellemző továbbá a fog bukkális kúpjainak, a meta- és paraconusnak a kiemelkedése a linguális kúpokkal szemben. A metaconulus, protoconus és paraconulus a centrális árkot veszi körül, labiálisan és linguálisan kis kiemelkedés, a cingulum övezi a fogat (Hillson, 2005). A ragadozók rendjére jellemző, hús és bőr átvágására szolgáló törőollós fogpár (angol szakkifejezéssel carnassial teeth) maradandó fogak esetében a felső P^4 és alsó m_1 fogakból (5. ábra 5. ábra), tejfogak esetében a felső dP^3 és alsó dp_4 fogakból tevődik össze. A felső P^4 (6. ábra c) eleme) vágófelülete a paraconus és metastylus mentén húzódik, a protoconus a legtöbb taxonnál redukálódott. A változatos méretű parastylus a paraconustól meziálisan, annak alapjánál helyezkedik el. Az alsó m_1 (6. ábra b) eleme) vágófelületét a protoconid és paraconid élei adják, az előbbiekkal egyetemben a trigonidhoz tartozó metaconid kisebb jelentőségű (Hillson, 2005). Az állkapocs záródásakor a fogpár élei találkoznak egymással és mint olló vágják szét a szöveteket (Bellani, 2019).

A koponya és fogazat morfológiája szoros összefüggésben áll az adott faj életmódjával, hiszen a különböző táplálékok elfogyasztására irányuló szelekciós nyomás formálja azokat. A ragadozók törőollós fogpárjának felső négyes premolárisa, valamint az alsó egyes moláris trigonidja a vágófelületet, míg a molárisok talonidja az őrlőfelületet szolgáltatja. A többi premoláris többnyire redukálódott és a zsákmány megtartásában van szerepe, míg a molárisok vágó és őrlő funkciója megmaradt. A szemfogak után sorakozó fogak funkcióbeli eltérései a ragadozók rendjének adaptív rugalmasságot adnak: a táplálék minőségi változásakor igénybe vehető mind az őrlő, mind a vágó funkció (Werdelin, 1996). A ragadozók rendjébe tartozó óriás panda (*Ailuropoda melanoleuca*) majdnem kizárólag bambuszt fogyaszt, így fogazata többnyire széles őrlőfelületekből áll. A mindenevő carnivorák körülbelül azonos mennyiségű növényi és állati táplálékot fogyasztanak. Ebbe a csoportba tartozik számos recens medve faj, melyek fogazatában szintén az őrlő vagy zúzó funkció dominál, ugyanakkor a törőollós fogpár megőrzi vágó funkcióját. A gerincesekkel táplálkozó húsevők további kategóriákba

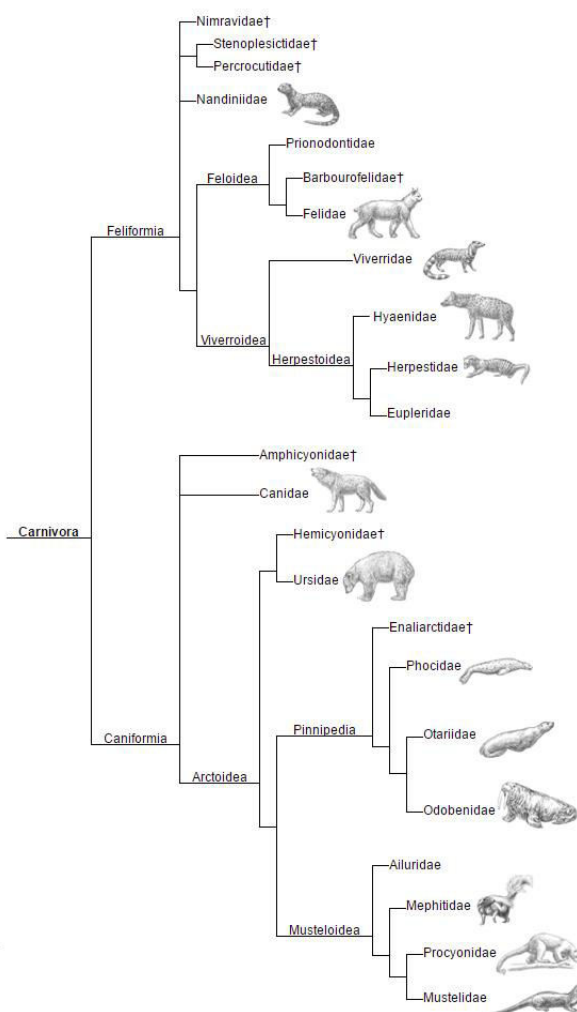
oszthatók aszerint, hogy mennyi hús található meg étrendjükben: a hipokarnivorok étrendje kevesebb, mint 30%, a Mezokarnivor húsevőké 30-70%, a hiperkarnivoroké több, mint 70% húst tartalmaz. A hipokarnivoroktól a hiperkarnivorok felé az őrlőfelület egyre inkább csökken, míg a vágófelület egyre inkább nő (Viranta, 1996). A csonttal táplálkozó ragadozók lehetnek csontórlók, melyek a csontállományt lapos, robosztus molárisaikkal dolgozzák fel, vagy csontrepesztők, melyek premolárisaikkal törik fel a csontot és férköznek hozzá a tápanyagdús csontvelőhöz. Az előbbi csoportot a mai kutyafélék és néhány kihalt medvekutyaféle, az utóbbit recens és kihalt hiénafélék képviselik. A ragadozók zsákmányszerzési stratégiája szintén meghatározó a fogak morfológiája szempontjából. A lesből megragadó macskafélék, hiénák vagy menyétek szemfoga ovális, premolárisaik visszafejlődtek, míg a lesből 'felhasító' kihalt álkardfogúak és macskafélék szemfogai hosszúak és oldalról összenyomottak (Wedelin, 1996).

3.2. A ragadozók jellemzői

Az eddig emlegetett ragadozók, ragadozó emlősök, valamint a ragadozók rendjébe tartozó emlősök rendszertanilag különböző csoportokat képviselnek. A ragadozó kifejezés ökológiai értelemben egy táplálkozási módra utal, melyben a zsákmányszerző állat prédáját elejti, majd elfogyasztja. Ezt a kategóriát képviselik például a kihalt dinoszauruszok, de ide tartoznak a ma élő ragadozó madarak, számos kétéltű, hüllő és hal, valamint rovar. A ragadozó emlősök a ragadozó táplálkozási módot reprezentálják, ugyanakkor a Carnivora rendbe nem feltétlenül tartoznak bele. Ilyenek például a miocénben kihalt Creodonta rend tagjai, de számos ma élő állat, így a cetek, denevérek és erszényes emlősök is képviseltetik magukat. A Carnivora rend eltér a fent említett csoportoktól, hiszen a rendbe való tartozásnak nem feltétele a ragadozó életmód, vagy a húsevés; számos mindenevő és pár növényevő faj is található például a medvefélék (Ursidae) családjában, valamint találkozhatunk nektár-, gyümölcs-, valamint rovarfogyasztó állatokkal is a rendben. Az egyszerűség kedvéért a továbbiakban a 'ragadozó' kifejezés a Carnivora rend tagjaira értendő.

Az emlősök osztályának (Mammalia) 29 rendjébe körülbelül 5500 faj tartozik. Az osztályba a legfejlettebb gerincesek tartoznak, melyekre jellemző a szőrrel borított, miregyekben gazdag bőr, az emlőmirigyek által termelt tej, az agyban kialakult neokortex, a középfül három csontjának jelenléte, a heterodont fogazat redukált fogváltással, valamint az eredetileg ötujjú végtag.

A Carnivora rendet eleinte két alrendre, a szárazföldi Fissipedia, vagyis járólábúak, és a vízi Pinnipedia, tehát úszólábúak alrendjére osztották fel (Simpson, 1945). Mára ez a rendszerezési forma kevésbé használt, hiszen molekuláris genetikai vizsgálatok segítségével kimutatták, hogy a Fissipedia és Pinnipedia parafiletikus csoportot alkot egymással (Arnason 2007). A Carnivora rend 55 millió éve két alrendre vált szét; ezek a macskaszerű állatokat tartalmazó macskaalkatúak (Feliformia), valamint a kutyaszerű állatokat tartalmazó kutyaalkatúak (Caniformia) alrendje. A mai és kihalt ragadozók rendszertani besorolásáról bővebben a 7. ábra ad tájékoztatást. A Feliformiába tartoznak



7. ábra A recens és kihalt ragadozók rendszertani besorolása (Flynn et al., 2005; Wilson & Mittermeier, 2014)

többek között a macskafélék (Felidae), mongúzfélek (Herpestidae), hiénafélék (Hyaenidae) és cibetmacskafélék (Viverridae), valamint a kihalt álkardfogú macskafélék (Nimravidae) és a hiénákhoz hasonló, kihalt Percrocutidae család. A Caniformia alrendbe tartoznak a macskamedvefélek (Ailuridae), kutyafélek (Canidae), bűzösborzfélek (Mephitidae), menyétfélék (Mustelidae), mosómedvefélek (Procyonidae), medvefélek (Ursidae) és a kihalt medvekutyafélék (Amphicyonidae) családját találjuk meg.

A ragadozók elsődleges megkülönböztető bélyegei a koponyán, valamint a fogazaton keresendők. Az egyik legfontosabb azonosító bélyeg a minden Carnivoránál előforduló, P^4 és m_1 fogakból álló törőollós fogpár. A rend tagjai megnyúlt alakú agykoponyával, valamint keskeny arckoponyával rendelkeznek. Az agykoponyán húzódó szagittális taraj a halántékizomnak, mint rágóizomnak ad tapadási felületet, így annak méretéből többek között a harapás erősségére, valamint az adott állat nemére lehet következtetni. A szemüreg hátrafelé többnyire nyílt és kapcsolatban áll a halántékgödörrel. A homlokcsont járomnyúlványa kis méretű, azonban a járomív kiszélesült, ezzel helyet adva a fejlett rágóizomzatnak. A felső

állcsonton az I^3 és C és C és P^1 fogak között, a megnyúlt, fejlett álkapocscsonton a c és p_1 fogak között diasztémák találhatók (4. ábra), a csontos szájpád az M^3 fog határáig húzódik (Ginsburg 1999). A koponyaalpnál (basis cranii) található fülcsontok felépítése szintén meghatározó tulajdonság: ha van külső hallójárat, az többnyire hosszú és csontos, a középfül felépítése azonban csoportonként változó. A csontos dobhólyag (bulla tympanica), mely a három hallócsontot tartalmazza, háromszög alakú, részben a hüllők angulare csontelemének megfelelő ectotympanicumból, részben az újonnan megjelenő entotympanicumból épül fel (Géczy, 1993). A koponyaalap csoportonként eltérő felépítése befolyásolja az artériák és vénák lefutását, melyek nyomai a csonton és a fosszilis anyagban is fellelhetőek, így mind a ma élő, mind a kihalt taxonok azonosításának kulcsfontosságú részét képezik.

A következőkben a dolgozat szempontjából releváns, a miocén Európában megtalálható családok jellemzői lesznek tárgyalva, melyek a következők: Amphicyonidae, Hemicyonidae, Ursidae, Phocidae, Mustelidae, Felidae és Viverridae családok.

Család **AMPHICYONIDAE** (Medvekutyafélék) Trouessart, 1885

A család fajai először Észak-Amerikában jelentek meg a késő eocénben, majd az oligocén során mind az Óvilágban, mind az Újvilágban teret nyertek maguknak, egészen a késő miocén végi kipusztulásukig (Viranta, 1996). Míg a



8. ábra *Amphicyon mayor*, két példány egy *Triceromeryx* tetemért harcol. Mauricio Antón rajza.

Haplocyoninae csak Euráziában, s a Daphoeninae és Temnocyoninae alcsalád csak Észak-Amerikában, az Amphicyoninae és Thaumastocyoninae alcsalád mindkét területen megtalálható volt. Az eleinte egyszerű testfelépítésű, kis méretű (<5 kg) fajok az idő múlásával egyre nagyobbá (100-300 kg) és specializáltabbá váltak (Hunt, 1998). A fogképlet 3134/3134, bár néhány esetben az M^3 hiányzik, valamint a premolárisok is alacsonyan fekvők és redukáltak. A P^4 kis protoconidú, okkluzálisan az M^2 közel négyszög alakú, az M^3 apró és kör keresztmetszetű. A kutyafélékhez hasonlóan éles vágófelületű törőollós fogpárral és háromszög alakú egyes felső molárisal (M^1) rendelkeznek.

Család **HEMICYONIDAE** (Kutyamedvefélék)
Frick, 1926

A medvék a késő oligocén és kora miocén során a kutyaformák vonalából fejlődtek ki. A törzsfejlődés során sok átmeneti faj képződött, melyeket Frick (1926) a Hemicyonidae családba különített el. A család hagyományosan az Ursidae tagjaként kezelt, ugyanakkor a medveféléktől eltérő tulajdonságok alapján a törzsfejlődést kutató szakirodalmakban külön családként van feltüntetve (Ginsburg & Morales, 1998). Az európai ragadozó emlősök egyik uralkodó csoportját képezték egészen a késő miocéni fokozatos kihalásukig, mikor is helyüket az Ursidae család tagjai vették át (Abella, 2014). Ragadozó életmódú fajaik elérhették a 130 kg-ot is (Faurby et al., 2021). A Hemicyoninae alcsalád tagjai alacsonyabb, hegyes törőollós fogpárral, és megnagyobbodott molárisokkal rendelkeznek, mely alapján mind hússal, mind csonttal táplálkoztak. A jól fejlett, ötujjú, szemidigitigrád végtagok lehetővé tették számukra a gyors futást. A Phoberocyoninae alcsaládba nagy méretű törőollós fogpárral rendelkező, hiperkarnivor életmódú, szemidigitigrád fajok tartoznak, melyek az előbbi alcsalád tagjainál gyorsabb futásra is képesek voltak (Rössner & Heissig, 1999).



9. ábra *Hemicyon sansaniensis*, Mauricio Antón rajza.

Család **URSIDAE** (Medvefélék)
Fischer de Waldheim, 1817

A családba mind recens, mind kihalt fajok tartoznak. Az európai miocénben két alcsalád van jelen, ezek az Ursinae és az Ailuropodinae alcsaládok. Legkorábbi képviselőik a *Ballusia* nemzetségbe tartoztak és mintegy 19,5-17,2 millió évvel ezelőtt terjedtek el. Ezek az első, kis méretű medvék alacsony és meghosszabbodott molárisokkal, valamint hosszú taloniddal, míg a fejlettebb, *Ursavus* nemzetségbe tartozó fajok négyszögletes felső molárisokkal rendelkeztek. A recens medvefélék hipokarnivor életmódúak, a felső M^3 moláris elveszett, azonban a miocénben élt, ragadozó életmódú medvefélékre jellemző volt a felső molárisoknál a metaconus megnagyobbodása, valamint az alacsonyan álló protoconus és metaconulus. A ragadozástól a mindenevő életmódhoz történő eltolódás és ezzel együtt a méretbeli növekedés a miocén korban történt meg.



10. ábra Miocén medvefélék. Felül egy *Ursavus* faj, alul egy *Ballusia* faj. Juandertal rajza.

Család **MUSTELIDAE** (Menyétfélék)
Fischer de Waldheim, 1817

A Carnivora rend egyik legdiverzebb családja, mely a miocén Európában körülbelül 80 fajjal képviseltette magát (Kargopoulos, 2022). Az oligocén során Ázsiában jelentek meg először, ahonnan 32,8-30,9 millió évvel ezelőtt kezdték meg vándorlásukat Európa felé (Sato et al., 2022). A Mustelinae (valódi menyétfélék), Guloninae (rozsomákfélék), Melinae (borzfélék), Mephitinae (büzösborzfélék), Leptarctinae, Lutrinae (vidrafélék), valamint a Potamotherinae alcsalád tartozik ide. A fajok között megtalálhatók víziek és szárazföldiek, nappal és éjjel aktív állatok, valamint ragadozók és mindenevők is. A családra általánosan jellemző a felső M^2 moláris hiánya, az alsó m_1 rövid taloniddal és magas trigoniddal, és a rövid alsó m_2 moláris fog. A miocén során jelen lévő, fajgazdag Guloninae alcsalád a pliocén során is fennmaradt, mai képviselőik a *Gulo* és *Mellivora* nemzetségbe sorolhatók. Ragadozó, valamint opportunista mindenevő életmódot folytattak.



11. ábra Guloninae alcsaládba tartozó *Eomellivora* faj, Willem S. van der Merwe rajza

Család **FELIDAE** (Macskafélék)
Fischer de Waldheim, 1817

A családhoz három alcsalád, a ma is élő Felinae és Pantherinae, valamint a kihalt Machairodontinae alcsalád tartozik. A családra jellemző a felső M^2 moláris hiánya, a felső P^4 premolárison a parastylus jelenléte, valamint az anterior premolárisok és poszterior molárisok redukciója. Ezen felül a felső P^4 premoláris protoconusa a hiénaféléknél tapasztaltaknál kisebb, továbbá az alsó m_1 és m_2 molárisok igen redukáltak (Rössner & Heissig, 1999). A Felinae alcsaládba tartozó, legősibb *Proailurus* nemzetségbe tartozó fajok leletei a késő oligocénből származnak (Hunt 1998). A Felinae tagjaira jellemző a szemidigitigrád vagy digitigrád mozgásforma és a visszahúzható karom, így ezen fajok valószínűleg fára mászni is tudtak. A Machairodontinae alcsalád tagjai a késő miocénben jelentek meg, morfológiájuk alapján a *Pseudaelurus* nemzetséggel lehetnek rokonságban. Erős mellső lábakkal rendelkező, gyors, lesből támadó ragadozók voltak (Rössner & Heissig, 1999).



12. ábra A felinae alcsaládba tartozó *Styriofelis lorteti* (= *Pseudaelurus lorteti*, *Miopanthera lorteti*). Mauricio Antón rajza

Család **VIVERRIDAE** (Cibetmacskafélék)
Gray, 1821

A családba kis- és közepes méretű macskaalkatúak tartoznak, a ma élő formák főleg Délkelet-Ázsiában és Afrikában fordulnak elő. Az európai miocénben élt fajok körülbelül 21,7 millió évvel ezelőtt jelentek meg, a Herpestidinae, Viverrinae és Herpestinae alcsaládokba sorolhatók

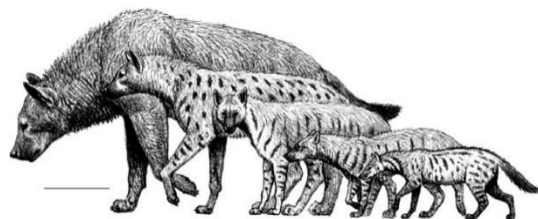


13. ábra *A. rencens abyssinica* petymeg (*Genetta abyssinica*). Eduard Rüppell rajza.

(Rössner & Heissig, 1999). A család tagjai számos primitív morfológiai jellemzőt megőriztek: a felső molárisok erős linguális cingulummal vagy hypoconussal rendelkeznek, a parastylus gyakran jól fejlett, valamint a premolárisok száma nem redukált (Barycka, 2006). Leggyakoribb európai képviselőik a Viverrinae alcsaládba tartozó *Semigenetta* nemzetség fajai, melyek karcsú, kis-közepes testű (3-30 kg), hosszú végtagokkal rendelkező fajok voltak, melyek a fára vagy sziklákra mászáshoz alkalmazkodtak. Táplálkozási módjukat tekintve húsevő vagy hiperkarnivor életmódú ragadozókról van szó.

Család **HYAENIDAE** (Hiénafélék) Gray, 1821

A hiénafélék a miocén során jelentek meg, s gyorsan uralni kezdték az Óvilág különböző élőhelyeit (Werdelin, 1991). A családot a ma élő négy taxon mellett a neogénben több, mint hatvan faj képviselte, a primitív *Protictitherium* és *Percrocuta* nemzetség fajaitól egészen a



14. ábra Miocén hiénafélék. Balról jobbra: *Adcrocuta eximia*, *Hyaenotherium wongii*, *Ictitherium viverrinum*, *Protictitherium crassum* és *Plioviverrops orbignyi*. Illusztráció: Mauricio Antón.

csontrésztésre- és őrlésre specializált *Crocota* és *Adcrocuta* nemzetséghez tartozó fajokig (Turner et al., 2008). A miocén során a Hyaenidae három alcsaládja volt jelen; ezek az Ictitheriinae, Hyaeninae, valamint Percrocutinae alcsaládok. Az Ictitheriinae primitív tagjai rendelkeznek felső M^2 molárisal, s az alsó m_1 molárisra a hosszú talonid jelenléte jellemző, ezzel ellentétben azonban a Hyaninae alcsalád hiperkarnivor tagjainál az M^2 moláris hiányzik. A Percrocutinae tagjainak elkülönítése az alsó dp_4 premoláris-tejfog alapján történik, hiszen az a macskafélékhez hasonló morfológiát mutat. A család Werdelin & Solounias (1996) által felállított hat csoportja mind felépítésben, mind életmódban igen különböző (2. táblázat), ugyanakkor a család minden tagjára jellemző a fejlett premolárisok jelenléte, a felső P^4 premoláris hangsúlyos para- és metastylusa, valamint az alsó m_2 molárisok regressziója (Rössner & Heissig, 1999)

Ökomorfológiai csoport	Nemzetség
1. Cibetmacskaszerű rovar- vagy mindenevők	Protictitherium
2. Mongúzszerű rovar- vagy mindenevők	Plioviverrops
3. Sakál-és farkasszerű hús- és csontfogyasztók	Ictitherium, Thalassictis, Hyaenotherium, Hyaenictitherium
4. Futásra specializált hús- és csontfogyasztók	Lycyaena, Lycyaenops, Hyaenictis, Chasmaporthetes
5. Átmeneti csontrepesztők	Metahyaena, Palinhyaena, Ikelohyaena, Belbus, Leecyaena
6. Teljes értékű csontrepesztők	Hyaena, Allohyaena, Pliocrocata, Pachycrocata, Adcrocata, Crocuta

4. A KUTATÁS MENETE

4.1. Vizsgált anyagok

A danitzpusztai homokbánya idősebb miocén közeteiből áthalmozott, valamint a homokkal egykorú leletek között megtalálható, Carnivora rendbe tartozó ragadozók ősmaradványai kerültek vizsgálatra. Mivel a ragadozók csontjainak kategorizálása igen bonyolult feladat, a kutatás célja a rend fajaihoz tartozó fogak, valamint állkapcsi maradványok azonosítása és rendszertani besorolása volt. A főként a homokbánya nyugati falából előkerült gerinces leletek részben magángyűjtőknél, részben közgyűjteményekben és múzeumokban találhatók meg. A megvizsgált ősmaradványok több, mint felét Kanizsai László, a danitzpusztai fossziliák szakavatott magángyűjtője szolgáltatta, továbbá számos lelet Németh Tamás gyűjtéséből származik (10. táblázat). A további danitzpusztai leleteket a Szabályozott Tevékenységek Felügyeleti Hatósága, a komlói József Attila Városi Könyvtár és Muzeális Gyűjtemény Helytörténeti és Természettudományi Gyűjtemény, valamint a Magyar Természettudományi Múzeum gyűjteményeiben őrzik.



15. ábra A danitzpusztai leletanyag feldolgozása. Bal oldalon Németh Tamás gyűjtése, jobb oldalon a Komlói Helytörténeti és Természettudományi Gyűjtemény átválogatandó ősmaradványainak egy része.



16. ábra A danitzpusztai homokbányából gyűjtött, Carnivora rendbe tartozó ragadozók leletei az egyes leletek sorszámaival.

A gyűjtemények átnézése során első körben 44 fog került elkülönítésre, mely tartalmazott minden olyan leletet, amely bármilyen tekintetben a ragadozókra jellemző morfológiát mutatta. A csúcsmorfológia és kopási minta további tanulmányozása alapján az első ránézésre ragadozófognak tűnő, disznófélék családjához tartozó leletek kikerültek a vizsgálati anyagból. Ezen családba tartozó fajok premolárisai morfológiailag hasonlóak lehetnek a ragadozókéhoz, hiszen azok hegyes és keskeny kúppokkal rendelkeznek, azonban a rajtuk megfigyelhető erős, egyoldali kopás a Carnivora rendre nem jellemző. Hasonló okokból egy tovább nem meghatározott szemfog is eltávolításra került. Mindezen túl a különböző osztályok egymástól alig eltérő felépítésű metszőfogai, valamint az erősen sérült vagy töredezett leletek sem lettek figyelembe véve. A megmaradt 15 ragadozófosszília (16. ábra) rendszertani besorolása képezi a dolgozat tárgyát.

4.2. Kutatási módszerek

Első lépésként a Carnivora rendbe tartozó leletek azonosítására került sor Géczy (1993), Rössner & Heissig (1999), Hillson (2005) és Popowics & Mulimani (2023) alapján.

Ezt a fosszíliák mérése követte, mely Werdelin (1991) és Peigné & Heizmann (2003) alapján, DEDRA MC0010 századmilliméter pontosságú tolómérő segítségével zajlott. Mivel a magángyűjteményből származó leletek mérése tizedes pontossággal történt és a mérés megismétlésére nem volt lehetőség, ezért az összes adat tizedes pontossággal van feltüntetve. A mért adatok jelölését és a rövidítések jelentését a 9. táblázat tartalmazza.

A lemért leleteknek ezután meg kellett állapítani az irányultságát (10. táblázat), valamint tanulmányozni kellett az egyes fogak általános felépítését, kúpmorfológiáját, valamint az állkapocstörédek esetében a fogak közti diasztémák és az esetleges fogmedrek jelenlétét vagy hiányát. Ehhez a fentebb említett, a rend azonosítására használt források, valamint Rose (2006) és Kargopoulos (2022) nyújtott segítséget.

A legnehezebb feladat természetesen a leletek pontos rendszertani besorolása volt, hiszen a miocén Európában számos ragadozófaj élt. Az ekkor előforduló ragadozók listájának (3. táblázat) összeállítása Rössner & Heissig (1999) és Kargopoulos (2022) alapján történt, valamint átnézésre kerültek a 2022-2024 között publikált, Carnivora rendet érintő cikkek, így például Solé (2022) által először leírt *Tartarocyon cazanavei*-ről szóló anyag is. A Szabályozott Tevékenységek Felügyeleti Hatósága összehasonlító anyagának megtekintése után a leletek az alábbi családokba kerültek besorolásra: Amphicyonidae, Hemicyonidae, Ursidae, Mustelidae, Felidae, Viverridae és Hyaenidae. A további határozás szakirodalom (4. táblázat) alapján történt, melyek közül elsőként a környező európai lelőhelyeken előforduló ragadozók, majd az egyes családokhoz tartozó alcsaládok és fajaik kerültek vizsgálatra.

A leletek meghatározásánál figyelembe vett szempontok egyrészt a helyszín és kor, másrészt a leletek morfológiája és mérete volt. A méretbeli összehasonlításhoz készített diagramokon átlagolt méretek, vagy adat hiányában a szakirodalomból vett egyes leletek méretei kerültek felhasználásra. A rendszertani besoroláshoz Rössner & Heissig (1999), az ökomorfológiai sajátságok leírásához Van Valkenburgh (1990), Morlo et al. (2010), Morlo et al. (2021), valamint a CarniFoss adatbázis (Faurby et al., 2021) nyújtott segítséget.

3. táblázat Az átnézett szakirodalmak listája családokra lebontva.

Család	Szakirodalom
Amphicyonidae	Gagnaison & Gillet (2005), Hunt (1972), Hunt (1998), Jiangzuo et al. (2018), Kuss (1965), Morlo et al. (2021), Peigné et al. (2007), Solé (2022), Viranta (1996)
Hemicyonidae	Erich (1947), Ginsburg (1955), Tamayo (2019)
Ursidae	Bonis (1862), Gidley (1923), Zhan-Xiang (2014)
Phocidae	Koretsky (2001), Koretsky (2014), Koretsky (2016)
Mustelidae	Kormos (1932), Willemsen (1992), Pickford (2007), Valenciano et al. (2018), Valenciano (2019)
Felidae	Barycka (2006), Salesa et al., (2011)
Viverridae	Barycka (2006), Kargopoulos (2021), Kargopoulos (2022), Wolsan & Morlo (1997)
Hyaenidae	Galiano et al. (2022), Hunt (1991), Hunt (1996), Koufos (2012), Mayda et al. (2014), Morlo et al. (2019), Turner et al. (2007), Turner et al. (2008), Werdelin (1991), Werdelin (2010), Werdelin & Solounias (1996)
Több családot lefedő szakirodalom	Bastl et al. (2018), Fejfar & Heizmann (2015), Gagnaison et al. (2017), Ginsburg (2001), Ginsburg (2009), Ginsburg & Morales (1998), Jiangzuo (2018), Kargopoulos (2022b), Kargopoulos et al. (2024), Koufos (2011), Krusafont & Kurtén (1976), Mayda et al. (2015), Morales et al. (2021), Nagel (2009), Nagel et al. (2009), Peigné (2016a), Peigné (2016b), Peigné (2022), Peigné et al. (2006), Peigné et al. (2007), Peigné & Heizmann (2003), Rössner & Heissig (1999), Solé (2022), Werdelin (1996), Werdelin (2004), Viranta (1994), Viranta (1996)

4. táblázat A miocén Európában élt ragadozók listája Rössner & Heissig (1999) és Kargopoulos (2022) alapján.

Család	Alcsalád	Fajok
Amphicyonidae	Amphicyoninae	<i>A. astrei</i> , <i>A. major</i> , <i>A. eppelsheimensis</i> , <i>A. giganteus</i> , <i>P. bohemicus</i> , <i>A. steinheimensis</i> , <i>A. lactorensis</i> , <i>A. olisiponensis</i> , <i>M. castellanus</i> , <i>M. anceps</i> , <i>C. rugosidens</i> , <i>C. schlosseri</i> , <i>C. lemanensis</i> , <i>C. helbingi</i> , <i>P. sansaniensis</i> , <i>P. bavaricus</i> , <i>I. socialis</i> , <i>T. cazanavei</i>
	Thaumastocyoninae	<i>T. bourgeois</i> , <i>T. dirus</i> , <i>T. grivense</i> , <i>P. felinoides</i> , <i>A. kainos</i> , <i>A. antiquum</i>
	Haplocyoninae	<i>H. elegans</i> , <i>H. crucians</i> , <i>H. crassidens</i> , <i>G. serbiae</i> , <i>H. mordax</i> , <i>H. suevicus</i> , <i>H. ponticus</i>
Canidae	Caninae	<i>C. cipio</i> , <i>E. debonisi</i> , <i>E. monticinensis</i>
Hemicyonidae	Phoberocyoninae	<i>P. depereti</i> , <i>P. hispanicus</i> , <i>P. dehmi</i> , <i>P. aurelianensis</i> , <i>P. bruneti</i> , <i>P. conquense</i> , <i>P. antunesi</i> , <i>P. armagnacensis</i>
	Hemicyoninae	<i>C. ursinus</i> , <i>C. gracilis</i> , <i>C. ginesticus</i> , <i>Z. daamsi</i> , <i>H. gargan</i> , <i>H. stehlini</i> , <i>H. sansaniensis</i> , <i>H. goeriachensis</i> , <i>D. thenardi</i> , <i>D. mayoral</i>
Ursidae	Ursinae	<i>B. elmensis</i> , <i>B. haren</i> , <i>U. isorei</i> , <i>U. brevirohinus</i> , <i>U. primaevus</i> , <i>U. ehrenbergi</i> , <i>U. intermedius</i>
	Ailuropodinae	<i>A. depereti</i> , <i>A. gaali</i> , <i>A. vighi</i> , <i>K. beatrix</i> , <i>M. pannonicum</i> , <i>I. vireti</i> , <i>I. arctoides</i> , <i>I. punjabensis</i> , <i>A. robles</i>
Phocidae	Devinophocinae	<i>D. claytoni</i> , <i>D. emryi</i>
	Cystophorinae	<i>M. vetusta</i> , <i>P. ukrainica</i>
	Phocinae	<i>H. alekseevi</i> , <i>M. pontica</i> , <i>P. pannonica</i> , <i>P. vindobonensis</i> , <i>P. magyaricus</i> , <i>P. boeska</i> , <i>C. maeotica</i> , <i>S. sintsovi</i> , <i>P. proxima</i> , <i>P. danica</i> , <i>L. amphiatlantica</i> , <i>G. nordica</i> , <i>P. semenovi</i>
	Monachinae	<i>M. delognii</i> , <i>M. aberratum</i> , <i>M. affine</i> , <i>P. rousseaui</i> , <i>P. sarmatica</i> , <i>P. jutlandica</i>
Ailuridae	Ailurinae	<i>M. imperialensis</i>
	Simocyoninae	<i>S. primigenius</i> , <i>S. diaphorus</i> , <i>S. batalleri</i> , <i>S. hungaricus</i> , <i>P. simpsoni</i> , <i>A. goeriachensis</i>
	Amphictinae	<i>A. antiquus</i> , <i>A. schlosseri</i> , <i>A. wintershofensis</i> , <i>A. prolongata</i>
Mephitidae	Mephitinae	<i>M. pilgrimi</i> , <i>P. sansaniensis</i> , <i>P. pusillus</i> , <i>G. pusillus</i> , <i>G. meini</i> , <i>T. cyamoides</i> , <i>P. steinheimensis</i> , <i>M. medius</i> , <i>P. pachecoi</i> , <i>P.</i>

		<i>pristinidens, P. lartetii, P. majori, P. maeotica, P. alexejewi</i>
Procyonidae	Broilinae	<i>B. nobilis, B. dehmi, A. mayri</i>
Mustelidae	Guloninae	<i>M. sansaniensis, M. munki, M. laevidens, M. sainjoni, M. delphinensis, M. burdigalensis, M. collongensis, M. cadeoti, M. filholi, M. woodwardi, M. jaegeri, M. lefkonensis, M. melibulla, M. basili, M. leporinum, M. ginsburgi, A. araid, H. oppoliensis, C. dechaseauxi, C. peignei, C. hartmanni, S. pentelici, B. adroveri, P. pococki, D. vorax, L. commitans, L. mustelinus, I. azanzae, I. buloti, I. zibethoides, I. bezianensis, P. monspessulanus, P. crassa, P. brachygnathus, H. noueli, H. florancei, H. helbingi,</i>
	Mellivorinae	<i>E. wimani, E. fricki, E. moralesi, E. ursogulo, E. hungarica, E. pivetaui</i>
	Ictonychinae	<i>T. artensis, T. carbonaria, T. narcisoi, T. depereti, T. peignei</i>
	Stromeriellinae	<i>S. franconica, S. depressa, S. aginensis, F. humilidens</i>
	Melinae	<i>T. sansaniensis, T. hessicus, P. palaeattica, P. macedonicus, P. cajali, S. crusafonti, A. ginsburgi, A. schmidtktleri, P. pannonica</i>
	Leptarctinae	<i>T. albanense, T. cyamoides, G. transitoria</i>
	Lutrinae	<i>P. jaegeri, P. garganensis, L. dubia, L. sinerizi, L. pontica, S. hessicus, E. latipes, T. helbingi, T. riparius, P. lluecai, P. maremmana, P. campanii, L. affinis, V. neptuni</i>
	Plesictinae	<i>P. pygmaeus, P. sicaulensis, P. palustris, P. croizeti, P. solidus, P. cultellatus, P. stenoplesictoides, P. julieni, P. vireti, B. lemanensis, P. huerzeleri, P. angustifrons, P. postfelina, H. antiquus</i>
Felidae	Felinae	<i>S. brevidens, S. julieni, S. aurelianensis, P. guntianus, P. lemanensis, L. vallesiensis, P. attica, F. christoli, F. zitteli, S. lorteti</i>
	Pantherinae	<i>M. turnauensis</i>
	Machairodontinae	<i>P. romieviensis, P. quadridentatus, Y. garevskii, Y. minor, M. parvulus, M. major, M. boodon, P. ogygia, P. orientalis, P. maximiliani, S. teilhardi, F. acerensis, M. aphanistus, M. alberdiae, A. giganteus</i>
Barbourofelidae	Barbourofelinae	<i>A. jourdani, A. hispanicus, P. peregrinus, P. eggeri, S. palmidens</i>
Herpestidae	Herpestinae	<i>L. aurelianensis, L. atavus, L. filholi</i>
Viverridae	Genettinae	<i>S. laugnacensis, S. elegans, S. sansaniensis, S. grandis, S. cadeoti</i>
	Viverrinae	<i>V. vetusta, V. modica, J. grivensis</i>
Lophocyonidae	Lophocyoninae	<i>S. viverroides, S. moravica, E. aliverensis, L. carpathicus, L. paraskevaidisi</i>
Hyaenidae	Ictitheriinae	<i>P. collectus, P. gervaisi, P. gaudryi, P. orbignyi, P. guerini, P. faventinus, P. gaillardi, P. crassum, P. cingulatum, P. llopisi, P. thessalonikensis, T. certa, T. montadai, T. robusta, H. parvum, H. hyaenoides, H. magnum, H. venator, H. wongii, I. spelaeum, I. viverrinum, I. ibericum, I. pannonicum, M. bessarabicum</i>
	Hyaeninae	<i>L. chaeretis, H. almerai, H. graeca, C. bonisi, B. beaumonti, A. kadici, A. sarmatica, A. eximia</i>
Percrocutidae	Percrocutinae	<i>P. miocenica, P. abessalomi, D. gigantea, D. robusta, D. salonicae</i>

5. EREDMÉNYEK

5.1. A leletek paraméterei

Az alábbi alfejezetben a leletek méretei és tulajdonságai vannak feltüntetve táblázatos formában. A rövidített megnevezések jelentése a 10. táblázatban olvasható. Az adatok további feldolgozása az 5.2. alfejezetben történik.

5. táblázat Az alsó moláris fogak mérési adatai

Sorszám	Típus	Mérések (mm)							
		Lmax	Wmax	Hmax	Hmm	Hpam	HPrm	Twm	Ltm
1.	m ₁	12,2	5,7	6,7	4,6	4,4	6,2	5,0	8,1
2.	m ₂	30,5	21,5	14,5	-	11,5	14,5	13,5	19,4
3.	m ₁	14,3	7,4	6,7	4,6	4,5	6,7	7,2	8,4
4.	m ₁	15,5	9,5	6,0	-	2,4	6,0	7,9	9,3

6. táblázat Az alsó premoláris fogak mérési adatai

Sorszám	Típus	Mérések (mm)						
		Lmax	Wmax	Hmax	Lpp ₄	Haacp	Hdacp	Hdsp
4.	p ₄	9,5	6,5	5,0	-	-	-	-
5.	p ₄	10,1	4,9	7,2	7,2	4,0	5,1	2,0
6.	p ₄	20,0	12,5	13,0	11,2	5,0	8,0	-

7. táblázat Az felső moláris fogak mérési adatai

Sorszám	Típus	Mérések (mm)				
		Lmax	Wmax	Hmax	HpaM	HmeM
8.	M ¹	20,5	22,5	10,5	10,5	10,1
9.	M ²	17,5	22,5	8,5	8,5	6,0
10.	M ²	10,0	13,5	5,0	5,0	3,0
11.	M ²	10,0	14,0	4,8	4,8	4,7
12.	M ¹	9,0	12,9	4,0	3,4	3,0
13.	M ³	7,0	8,5	1,7	-	-
14.	M ³	15,5	21,0	5,5	-	-

8. táblázat Az felső premoláris fogak mérési adatai

Sorszám	Típus	Mérések (mm)						
		Lmax	Wmax	Hmax	WaP ⁴	WblP ⁴	LmP ⁴	LpP ⁴
15.	P ⁴	13,5	7,4	9,4	7,4	5,3	5,1	3,7
16.	P ⁴	12,0	5,0	10,1	-	4,0	6,1	-

9. táblázat Az állkapocstöredékek méretei

Sorszám	Mérések (mm)							
	MHp ₄	MWp ₄	MHmax	MWmax	MLmax			
4.	16,4	6,4	21	9,4	52,5+	-	-	-
5.	14,4	6,9	15,9	6,9	43,9+	15,1	6,3	1

10. táblázat A mért adatok rövidített megnevezései és a rövidítések jelentése

Rövidítés	Jelentés
Lmax	Maximális hosszúság
Wmax	Maximális szélesség
Hmax	Maximális magasság
Hmm	Alsó moláris metaconidjának magassága
Hpam	Alsó moláris paraconidjának magassága
Hprm	Alsó moláris protoconidjának magassága
Twm	Alsó moláris talonidjának szélessége
Ltm	Alsó moláris trigonidjának hosszúsága
Lpp4	Alsó p ₄ premoláris fő kúpjának (protoconid) hosszúsága
HaacpP	Alsó premoláris anterior kiegészítő kúpjának magassága
HdacpP	Alsó premoláris poszterior kiegészítő kúpjának magassága
HdspP	Alsó premoláris poszterior cingulum kúpjának magassága
HpaM	Felső moláris paraconusának magassága
HmeM	Felső moláris metaconusának magassága
WaP4	Felső P ⁴ premoláris szélessége a protoconusnál
WbIP4	Felső P ⁴ premoláris szélessége a paraconus és metastylus között
LmP4	Felső P ⁴ premoláris metaconulusának hosszúsága
LpP4	Felső P ⁴ premoláris paraconulusának hosszúsága
MHp4	A mandibula magassága az alsó p ₄ premolárisnál
MWp4	A mandibula szélessége az alsó p ₄ premolárisnál
MHmax	A mandibula maximális magassága
MWmax	A mandibula maximális szélessége
MLmax	A mandibula maximális hossza
MHm1	A mandibula magassága m ₁ alatt
MWm1	A mandibula szélessége m ₁ alatt
Dp4-m1	A p ₄ és m ₁ fogak közti diasztéma hossza

11. táblázat A dolgozatban vizsgált danitzpusztai leletek adatai

Sorszám	Lelet típusa	Állkapcsi helyzet	Fogtípus	Irányultság	Gyűjtés
1. számú lelet	fog	mandibuláris	m ₁	jobb oldali	Kanizsai László
2. számú lelet	fog	mandibuláris	m ₂	jobb oldali	Kanizsai László
3. számú lelet	fog	mandibuláris	m ₁	bal oldali	Németh Tamás
4. számú lelet	állkapocs és két fog	mandibuláris	m ₁	jobb oldali	Kanizsai László
			p ₄		Németh Tamás
5. számú lelet	állkapocs és fog	mandibuláris	p ₄	jobb oldali	Németh Tamás
6. számú lelet	fog	mandibuláris	p ₄	jobb oldali	Németh Tamás
8. számú lelet	fog	maxilláris	M ¹	bal oldali	Kanizsai László
9. számú lelet	fog	maxilláris	M ²	jobb oldali	Kanizsai László
10. számú lelet	fog	maxilláris	M ²	bal oldali	Kanizsai László
11. számú lelet	fog	maxilláris	M ²	jobb oldali	Dávid Árpád (2011)
12. számú lelet	fog	maxilláris	M ¹	jobb oldali	Németh Tamás
13. számú lelet	fog	maxilláris	M ³	jobb oldali	Kanizsai László
14. számú lelet	fog	maxilláris	M ³	jobb oldali	Kanizsai László
15. számú lelet	fog	maxilláris	P ⁴	jobb oldali	Kanizsai László
16. számú lelet	fog	maxilláris	P ⁴	bal oldali	Németh Tamás

5.2. A leletek rendszertani besorolása

Rend **CARNIVORA** Bowdich, 1821
Alrend **CANIFORMIA** Kretzoi, 1943
Öregcsalád **ARCTOIDEA** Flower, 1869
Család **AMPHICYONIDAE** Trouessart, 1885
Alcsalád **AMPHICYONINAE** Trouessart, 1885
Nemzetség **AMPHICYON** Jourdan, 1862

Amphicyon major Blainville, 1841

Koreloszlás: MN5-9, 16,4-9,9 Ma (Viranta, 1996)

Lelet: 14. számú lelet

Leírás: A lelet egy jobb oldali, maxilláris M³ moláris fog (10. táblázat), melynek fogkoronája 15,5 mm hosszú és 21,0 mm széles (6. táblázat). A foggyökér ép, disztálisan részben két ágra válik, meziálisan egységes gyökeret alkot. Az okkluzálisan ovális alakú fogat cingulum veszi körül, mely a bukkális oldalon a legnagyobb kúpba, a metaconusba torkollik. A metaconustól linguálisan 'u' alakú centrális árok figyelhető meg, melynek éleit az egyenként nem kivehető metaconulus, protoconus és paraconulus adja. Linguálisan a cingulum kiszélesedik és felfelé hajlik.



17. ábra 14. számú lelet, *Amphicyon major*

Elemzés: A lelet azonosítása Viranta (1996), Ginsburg & Morales (1997), Fejfar & Heizmann, (2015), valamint Tamayo (2019) alapján történt. A lelet a leírt morfológia alapján az Amphicyonidae családba tartozik. Mivel nagy méretű, de tompa kúpú fogról van szó, az Amphicyoninae alcsalád fajai kerültek vizsgálatra. A 1. diagram méretbeli összehasonlítása szerint a lelethez az *A. major*, valamint *A. giganteus* fajok állnak legközelebb. Az *A. giganteus* ugyan megközelíti a 14. számú lelet paramétereit, azonban ezen faj felső M³ molárisán a metaconus mellett a paraconus is fejlett, valamint a fog nem teljesen ovális, okkluzális nézetben a disztális oldalon homorú becsípődés látható (Fejfar & Heizmann, 2015). Az *A. major* felső M³ molárisa Viranta (1996) alapján a leletéhez igen hasonló, valamint méretbeli egyezés is megfigyelhető (18. ábra). Mindezek alapján a lelet az *Amphicyon major* nevű fajhoz lett besorolva.



19. ábra *A. major* illusztrációja, készítette Roman Uchytel.



18. ábra Bal oldalon az *A. major* felső M1-M3 molárisai (Viranta, 1996), jobb oldalon az *A. giganteus* felső M3 molárisa (Fejfar & Heizmann, 2015).

Goupilictis minor Ginsburg, 1969

Koreloszlás: 11.6 - 5.3 Ma (Belyaeva, 1948)

Lelet: 3. számú lelet

Leírás: A lelet egy mandibuláris, bal oldali m_1 moláris fog (10. táblázat). A korona 14,3 mm hosszú és 7,4 mm széles (4. táblázat), foggyökér nincs jelen. Mind a trigonid, mind a talonid csúcsai erősen kopottak és



töredezetek. A trigonid csúcsait összekötő élen figyelhető meg a legerőteljesebb kopás. A protoconid a legmagasabb csúcs, a paraconid és metaconid közel egy magas. Bukkális nézetben megfigyelhető, hogy a protoconid és paraconid szögben találkoznak, az ezeket összekötő él nem íves lefutású. A talonid árok széles, mélyen elhelyezkedő, ugyanakkor a hypoconid csúcsa magasabb a trigonid paraconidjánál. A fog csúcsai disztális irányban dőltek.

20. ábra 3. számú lelet, *Goupilictis minor*.

Elemzés: Más ötlet hiányában kiindulópontként a CarniFoss (Faurby et al, 2019) adatbázis alsó m_1 moláris méretekre vonatkozó adatai szolgáltak. Az első lépés a lelet hosszához hasonló m_1 molárisal rendelkező fajok adatainak kinyerése volt, ahol a fog hosszának maximum 10%-os eltérése volt megengedett (12,87-15,73 mm). Ezután kizárásra kerültek azon családok adatai, amelyek molárisainak morfológiája biztosan nem mutattak egyezést. Ezen családok a következők voltak: Kormos (1935) alapján az Ailuridae, Morlo (2004) alapján a Barbourofelidae, valamint Werdelin (2010) alapján a Hyaenidae és Felidae családok. Méretben a lelet leginkább a Mustelidae család tagjaival mutatott egyezést, azonban a menyétfélékre jellemző az m_1 moláris protoconidjának íves lefutása, valamint jellegzetes kopási mintázata (Kargopoulos, 2021). A moláris méretben hasonló medvefélékkel Ginsburg (1998) alapján szintén nem volt egyezés. A medvekutyák családjához ebben a

mérettartományban mindössze egy faj, a *Goupilictis minor* (előzőleg *Amphicyon minor*) tartozik. A lelet a talonid és trigonid aránya, a talonid mélysége és a protoconid lefutása alapján valóban az Amphicyonidae családkhoz tartozhatott. A fog csúcsai az idő során lekoptak és letöredezték, de a csúcsok megmaradt részéből azok ívére lehet következtetni. A lelet mérete, a trigonid és talonid aránya, a proto-, meta-, és paraconid egymással bezárt szöge, valamint az okkluzális megjelenés Bonis (2015) alapján igen hasonló. Mindezeket figyelembe véve a lelet *Goupilictis minor*ként lett meghatározva.

Nemzetség **CYNELOS** Jourdan, 1862

Cynelos sp.

Koreloszlás: 20,4-13,8 Ma (Viranta, 1996)

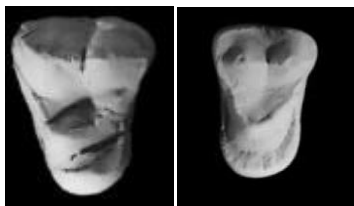
Lelet: 11. számú lelet

Leírás: A lelet egy jobb oldali, maxilláris M² moláris fog (10. táblázat), melynek fogkoronája 10,0 mm hosszú és 14,0 mm széles (6. táblázat). A fog okkluzális nézetben közel háromszög alakú, a három foggyökér közül a linguális oldali őrződött meg. A paraconus magasabban áll a metaconusnál, mely a két leghangsúlyosabb csúcs. A fogat cingulum veszi körül, mely a meta- és paraconus között is megtalálható. A jól kivehető metaconulus, protoconus és paraconus csúcsain átívelő él a linguális oldalon összekapcsolódik a cingulummal, bukkálisan a centrális árkot alkotja.



21. ábra 11. számú lelet, *Cynelos* sp.

Elemzés: A fog méreteiben a 10. számú lelethez hasonló, azonban a meta- és paraconus, valamint a cingulum is erőteljesebb. Ebből arra lehet következtetni, hogy a faj az előbbinél több állati táplálékot vehetett magához (Viranta, 1996). A kisebb testű, mezokarnivor medvekutyák közé sorolható a *Cynelos* nemzetségbe tartozó *C. lemanensis*, *C. rugosidens* és *C. helbingi*, valamint a 2015-ig *C. schlosseri* néven ismert *Dehmicyon schlosseri* (Morales, 2021). A mezokarnivor *Cynelos* fajok fogazata primitív, a mai kutyákéhoz hasonló (Viranta, 1996). Felső M² molárisuk hosszúkás, a paraconus a metaconusnál kissé magasabb. A *C. helbingi* esetében a paraconus a metaconusnál sokkal magasabb (Morales, 2021), így ez a faj kizárható. Mivel a *C. lemanensis* és *C. rugosidens* fajok megkülönböztetése az M² és M¹ molárisok egymáshoz viszonyított méretéből történik (Morales, 2021), és az M¹ moláris fog ebben az esetben nem áll rendelkezésre, a határozás a *Cynelos* nemzetségig lehetséges.



22. ábra Balra *C. helbingi* M1 molárisa, jobbra *C. lemanensis* M2 molárisa (Peigné & Heizmann, 2003).



23. ábra *Cynelos helbingi* illusztrációja. (Forrás: <http://vertebresfossiles.free.fr>)

Nemzetség **TARTAROCCYON** Solé, 2022

Tartarocyon cazanavei Solé, 2022

Koreloszlás: 12,8 -12,0 Ma (Solé et al., 2022)

Lelet: 6. számú lelet

Leírás: A lelet egy jobb oldali alsó p₄ premoláris fog (10. táblázat), hossza 20,0 mm, szélessége 12,5 mm (5. táblázat). A fog okkluzális nézetben közel ovális alakú, ám a kiegészítő kúpot hordozó disztális rész kiszélesedett, a protoconus alatti cingulum pedig a labiális oldalon kissé homorú. A korona ép, a kétágú foggyökér hiányzik. A fogat vastag cingulum veszi körül, különösen a bukkális oldalon. Magas protoconiddal és egy hátsó kiegészítő kúppal rendelkezik, mely közel kör keresztmetszetű, azonban az anterior kiegészítő kúp erősen redukálódott. Mind a protoconid, mind a kiegészítő kúp bukkális irányultságú.



24. ábra 6. számú lelet, *Tartarocyon cazanavei*

Elemzés: A fog egyedülálló abban a tekintetben, hogy a majdnem kör keresztmetszetű poszterior kiegészítő kúp csak egy fajra, mégpedig a *Tartarocyon cazanavei*re jellemző. A taxont Solé et al. (2022) írta le, a holotípus egy alsó állkapocs három alsó premoláris foggal, melyek közül az egyik egy p₄ premoláris. A franciaországi (Sallespisse lelőhely, MN 7/8) holotípuson kívül a fajhoz tartozó más leletet még nem közöltek, így a danitzpusztai lelet igen különleges. A lelet leginkább a *Cynelos*, *Amphicyon* és *Megamphicyon* nemzetségek fajainak premolárisaira hasonlít. A *Cynelos* fajoktól különbözik abban, hogy a fog kisebb méretű, a disztális oldal kiszélesedő, valamint az anterior kiegészítő kúp redukált. Az *Amphicyon* és *Megamphicyon* fajoktól főleg a hátsó kiegészítő kúp tesz különbséget (Solé et al., 2022).



26. ábra *T. cazanavei* alsó állkapcsa alsó premoláris fogakkal, valamint külön az alsó p4 premoláris (Solé et al., 2022)



25. ábra *T. cazanavei* illusztrációja, készítette Denny Navarra (Solé et al., 2022)

Amphicyoninae indet. 1

(*Pseudarctos* vagy *Cynelos* sp.)

Koreloszlás: 20,4-11,6 (Viranta, 1996)

Lelet: 10. számú lelet

Leírás: A lelet egy bal oldali, maxilláris M² moláris fog (10. táblázat), melynek fogkoronája 10,0 mm hosszú és 13,5 mm széles (6. táblázat). A fog okkluzális nézetben inkább négyzetes, mint háromszögletes alakú, disztális oldalán kissé homorú. A három foggyökér közül csak a linguális oldali őrződött meg. A vékony, de jól elhatárolt cingulum a linguális oldalon kiszélesedik. A nevezetes csúcsok alacsonyak, legmagasabb a paraconus. A metaconulus, protoconus és paraconus csúcsain átívelő él a linguális oldalon összekapcsolódik a cingulummal, bukkálisan a centrális árkot alkotja.



27. ábra 10. számú lelet, *Amphicyoninae indet. 1.*

Elemzés: A lelet méretéből adódóan a kisebb testű medvekutyafélék kerültek vizsgálatra. Az 2. diagramon látható, hogy a két lelet méretben leginkább egymáshoz hasonlít, ugyanakkor morfológiájukban eltérnek. Mivel kellő mennyiségű adat hiányában nem átlagolt eredmények, hanem egyes fogak méretei vannak feltüntetve, ezért az ábra csak korlátozottan alkalmas következtetések levonására. A méretek alapján a *Cynelos*, *Pseudarctos*, *Dehmicyon* és az *Ictiocyon* nemzetségek jöhetnek szóba, azonban az utóbbinál nem áll rendelkezésre adat a keresett fogról. Míg a *Cynelos* és *Pseudarctos* fajokra jellemző a cingulum és a nevezetes csúcsok finom, jól látható elhatárolódása, a *Dehmicyon* nemzetség egyetlen fajának felső molárisa inkább robosztus és primitív jellegű (Morales et al., 2021), így ez a taxon kizárható. Megfigyelhető, hogy a nevezetes csúcsok gyengén emelkednek ki, így valószínűsíthető, hogy egy mezokarnivor, vagy opportunist mindenevő fajról van szó. Míg a *Pseudarctos bavaricus* és *Ictiocyon socialis* fajok mindenevők, a *Cynelos* fajok mezokarnivor

táplálkozási módúak, fogazatuk primitív, a mai kutyákéhoz hasonló (Viranta, 1996). A *Pseudarctos bavaricus* felső molárisai négyszögletesek, csúcsaik tompák, a para- és metaconus egyméretű, valamint jellegzetes, vékony cingulummal rendelkeznek (Viranta, 1996). Ugyanakkor a *Cynelos* fajokra is jellemző a négyszögletes alakú felső moláris, melyek szintén egyeznek méretben. Megfelelő összehasonlító anyag hiányában a lelet az Amphicyoninae alcsaládig lett határozva.

Amphicyoninae indet. 2

Koreloszlás: MN1-MN13; 23-5,3 Ma (Rössner & Heissig, 1999)

Lelet: 13. számú lelet

Leírás: A lelet egy jobb oldali, maxilláris M³ moláris fog (10. táblázat), melynek fogkoronája 7,0 mm hosszú és 8,5 mm széles (6. táblázat). A foggyökér ép, disztálisan részben két ágra válik, meziálisan egységes gyökeret alkot. Az ovális korona nagy része nem őrződött meg, az egykori fogzománc erősen kopott, ugyanakkor a metaconus kiemelkedése látható. A fogat cingulum veszi körül.



28. ábra 13. számú lelet, *Amphicyoninae indet.2.*

Elemzés: Mivel a felső M³ moláris fog gyakran nem őrződik meg, ezért kevés lelet áll rendelkezésre az összehasonlításához. A fog igen hasonló a 14. számú lelethez (17. ábra 14. számú lelet, *Amphicyon major* 17. ábra), azonban annál jóval kisebb. A foggyökér morfológiája Viranta (1996) alapján az Amphicionidae családban leírtakat követi: az M³ a többi foghoz képest kis méretű, okkluzális nézetben ovális alakú, valamint egygyökerű. Kuss (1965), Viranta (1996) és Fejfar & Heizmann (2015) ábrái alapján a fog megjelenése az Amphicyoninae alcsaládkhoz tartozó fajokéhoz hasonló. Az alcsaládkhoz tartozó fajok felső M³ molárisainak méretbeli eloszlása a 1. diagramon látható, ezek alapján a lelet egy kis testű, apró felső molárisokkal rendelkező medvefajhoz tartozott. Ilyen fajok a *Cynelos*, a *Pseudarctos*, *Dehmicyon* és *Ichtiocyon* nemzetségben is találhatók, azonban a kevés előkerült leletanyag miatt pontosabb meghatározás nem lehetséges.

Amphicyoninae indet. 3

Koreloszlás: MN1-MN13; 23-5,3 Ma (Rössner & Heissig, 1999)

Lelet: 15. számú lelet

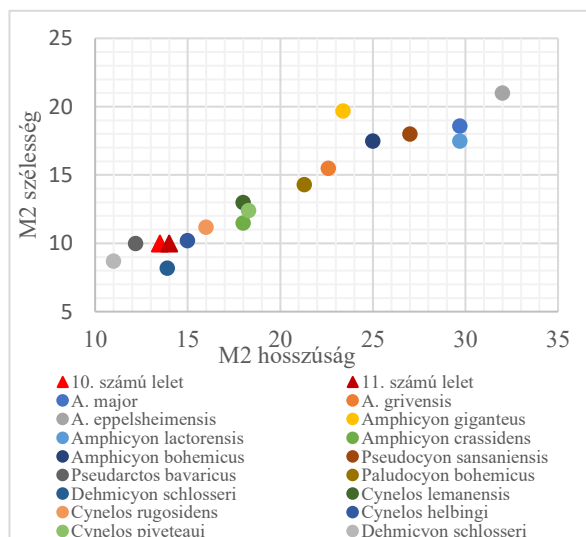
Leírás: A lelet egy jobb oldali, maxilláris P⁴ premoláris fog (10. táblázat), melynek fogkoronája 13,5 mm hosszú és 7,4 mm széles (7. táblázat). A fog okkluzálisan közel háromszög alakú, a protoconus a paraconus mögött helyezkedik el. Az fogat cingulum veszi körül, mely a parastylusnál kiszélesedik és a protoconusban folytatódik. A parastylus és protoconus közel egyenes vonalban találkozik egymással. A meta- és parastylus éle linguális irányba dőlt, azok csúcsai a kopástól lekerekítettek. A két foggyökér megőrződött, melyek a meta- és parastylus alatt helyezkednek el.



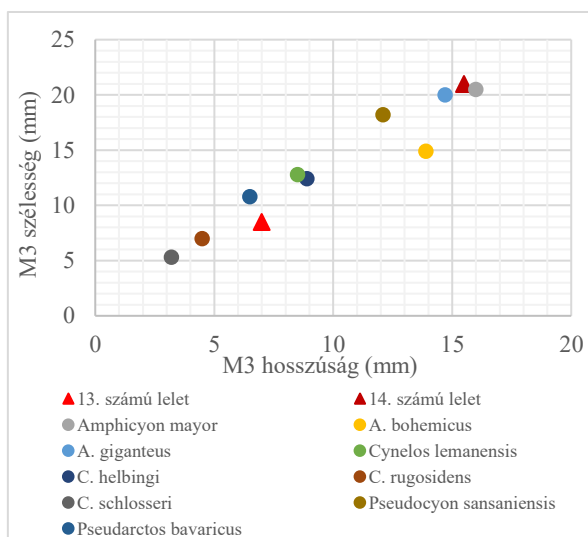
29. ábra 15. számú lelet, *Amphicyoninae indet. 3.*

Elemzés: A fog mérete és morfológiája alapján az Amphicyonidae, Ursidae, és Hemicyonidae családok fajai kerültek vizsgálatra. A medvekutyákhoz hasonlóan a lelet protoconusa a paraconus mögött helyezkedik el, azonban attól eltérően a megjelenése nem karcsú, inkább zömök. Ezen megjelenés jellemző az Ursidae és Hemicyonidae családok fajaira, de ebben az esetben a protoconus a metastylus és paraconus közé csúszik. Az Amphicyonidae családból a *Cynelos* és *Pseudarctos* nemzetségek fajai mutattak méretbeli egyezést, azonban az előbbi nemzetség tagjainak P⁴ premolárisa Kuss (1962) alapján sokkal inkább karcsú és hosszúkás, míg az utóbbihoz tartozó P⁴ fog nem került még elő. A lelet méretei alapján a legtöbb Hemicyonidae kizárásra került, az előbbihez tartozó *H. gargan* és *Plithocyon bruneti* fajok kivételével. Az Ursinae alcsalád tagjai közül a *Ballusia* és *Ursavus* nemzetségű fajok estek a mérettartományba. Tamayo (2019) alapján a *H. gargan* felső P⁴ premolárisán a para- és protoconus közt átívelő parastylusnál a fog alapja ívelt, míg a 15. számú leletnél ezen rész majdnem egyenes. Ezen felépítés a legtöbb *Hemicyon* fajnál megfigyelhető, így a *H. stehlini* és *H. sansaniensis* fajoknál is. A *P. bruneti* esetében szintén látható az előbb leírt ív, ugyanakkor a paraconus és metastylus egymáshoz viszonyított elhelyezkedése és méreteinek aránya a lelethez hasonló. A *Ballusia* és *Ursavus* nemzetség fajainak esetében a P⁴ premoláris zömök, azonban a protoconus sokkal inkább disztális elhelyezkedésű. Mivel egyezés sem a szakirodalomban, sem az átnézet összehasonlító anyagban nem volt, a határozás a táplálkozási mód és méret alapján történt. Mivel a fog erős cingulummal és széles protoconussal, valamint tompa éllel rendelkezik, a faj valószínűleg csontörklő mezokarnivor vagy mindenevő lehetett (Viranta, 1996). A miocén medvék kis testű,

húsevő állatok voltak, a mindenevő niche-t főleg a medvekutyák töltötték be (Frick, 1926). A lelet protoconusa szintén az Amphicyonidae családra, ezen belül az Amphicyoninae alcsaládra jellemző helyzetű. Mindezek alapján a lelet az Amphicyoninae alcsaládba került besorolásra.



2. diagram Az Amphicyoninae alcsaládba tartozó fajok felső M2 molárisainak szélessége és hosszúsága, összevetve a 10. és 11. számú lelet adataival. Kuss (1964), Morales (2021) és Viranta (1996) alapján.



1. diagram Az Amphicyoninae alcsaládba tartozó európai fajok M3 méretei összevetve a 13. és 14. számú lelet méreteivel. Fejfar & Heizmann (2015), Kuss (1964) és Peigné (2006) adatai alapján.

Család **HEMICYONIDAE** Frick, 1926
Alcsalád **HEMICYONINAE** Frick, 1926
Hemicyon sansaniensis Lartet, 1851

Koreloszlás: 20,3-12,7 (Ginsburg & Morales, 1997)

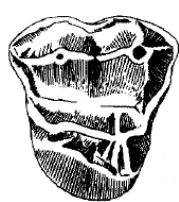
Lelet: 8. számú lelet

Leírás: A lelet egy bal oldali, maxilláris M¹ moláris fog (10. táblázat). A fogkorona 20,5 mm hosszú és 22,5 mm széles (6. táblázat), a három foggyökérből kettő megőrződött. A fog okkluzálisan négyzetes alakú, robusztus. A fogat vastag cingulum veszi körül, mely a paraconid és metaconid között bukkális irányban kitolódott. Az előbbiektől a paraconid a legmagasabb csúcs, linguálisan megfigyelhető a szintén hangsúlyos protoconid, hypoconid és metaconid is. A hypoconid disztális irányultságú, linguális cingulummal körülvett.



30. ábra 8. számú lelet, *Hemicyon sansaniensis*

Elemzés: A Hemicyoninae és Phoberocyoninae alcsalád tagjainak fogazata igen hasonló, így taxonómiai elkülönítésük megkérdőjelezett (Nagel, 2009). Az utóbbira jellemző a hiperkarnivor étrend, ebből adódóan a fogazat csúcsai erőteljesek és hegyesek, az előbbi molárisainak csúcsai alacsonyabbak, hiszen karnivor táplálkozási módot folytattak (McLellan, 1994). A Hemicyoninae alcsalád húsevő tagjainak felső molárisai négyzetes vagy háromszögletes alakúak, a linguális cingulum rövid, míg a Phoberocyoninae alcsaládban ugyanezen fog cinguluma hosszabb, a fog okkluzálisan többnyire négyzetes (Gagnaison et al., 2017). Az elemzés során a következő nemzetségek kerültek vizsgálatra: *Hemicyon*, *Dinocyon*, *Phoberocyon*, *Plithocyon*, *Zurugocyon*, *Ballusia* és *Ursavus*. Az utóbbi kettő az *Ursinae* alcsalád tagja, az ide tartozó fajok molárisai azonban igen hosszúak, ezért morfológiájuk nem egyezik a 8. számú leletével. A 3. diagramon az előbb említett nemzetségek fajainak felső M^1 moláris méretei láthatóak. Mivel a *Plithocyon* nemzetség fajainál sok esetben nem volt az M^1 molárisra vonatkozó elérhető adat, így azt a *P. armagnacensis* képviseli. A lelet méreteiben leginkább a *Hemicyon* nemzetség fajaihoz hasonló, ideértve a *H. stehlini*, a *H. sansaniensis*, valamint a *H. goeriachensis* fajokat. A *H. sansaniensis* M^1 molárisa körülbelül háromszögletes, a meta- és paraconus magas és tompa, a linguális oldali csúcsok, valamint a cingulum alacsony. A *H. stehlini* M^1 molárisa okkluzálisan inkább négyzetes alakú, zömök. Bastl (2018) alapján a *H. goeriachensis* molárisa okkluzális nézetben inkább háromszögletes, míg a 8. számú lelet a három- és négyszögletes alak közötti. Mindezek alapján a lelet *Hemicyon sansaniensis*ként lett azonosítva.



31. ábra Balra (Ginsburg, 1998) és középen (Gagnaison et al., 2017) a *H. sansaniensis* felső M^1 moláris foga, jobbra a *H. sansaniensis* illusztrációja, készítette: Mauricio Antón.

Koreloszlás: 23-11,6 Ma (Ginsburg & Morales, 1997)

Lelet: 2. számú lelet

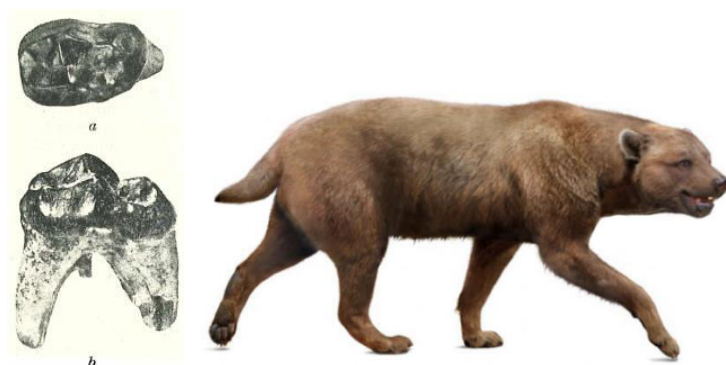
Leírás: A lelet egy jobb oldali, mandibuláris m₂ moláris fog (10. táblázat). A két foggyökér közül csak a disztális irányultságú őrződött meg, mely 22,5 mm hosszúságú. A korona 30,5 mm hosszú és 21,5 mm széles, nem veszi körül cingulum (4. táblázat). A trigonid magasabban fekszik, mint a talonid, annak három csúcsa kivehető. A metaconid és protoconid magasabban áll, mint a paraconid, erős kopási minta a protoconidon látható, de a metaconidon is megjelenik. A protoconidot és metaconidot összekötő él, a protocristid kivehető. A talonidon és a hypoconid áll a legmagasabban, rajta szintén kopási minta figyelhető meg. A trigonidot a talonidtól elválasztó árok hangsúlyos, okkluzális nézetben a talonid a linguális oldalon lekerekített.



32. ábra 2. számú lelet, *Dinocyon thenardi*

Elemzés: A lelet méretéből adódóan a nagyméretű medvekutya-, hemicyon- és medvefélék fajainak alsó m₂ molárisai kerültek vizsgálatra. A szóba jövő nemzetségek Faurby et al. (2019) adatbázisa alapján a következők voltak: *Agriotherium*, *Indarctos*, *Amphicyon*, *Magericyon*, *Dinocyon*. Mivel egy hatalmas méretű fogról van szó, a határozáskor számos faj kizárható, azonban a feladat mégsem egyszerű, hiszen a fent említett nemzetségeket tárgyaló szakirodalmak gyakran 100-200 évesek, nehezen elérhetőek és sokszor nem tartalmaznak a leletek méreteivel kapcsolatos információt. A hasonló méretű m₂ molárisokkal rendelkező fajok adatai a 5. diagramon láthatók, mely alapján elmondható, hogy a lelethez legközelebb az Ursidae családba tartozó *Indarctos* és *Agriotherium*, valamint a Hemicyonidae családot képviselő *Dinocyon* fajok állnak. Az *Indarctos* fajok m₂ molárisa okkluzálisan négyzetes formájú, a cingulum egyenes, a meta- és protoconidot egy transzverzális mélyedés köti össze, továbbá a hypoconid az entoconidnál magasabb (Montoya et al., 2001). Az *Agriotherium* fajok molárisai igen szélesek, mely az *Indarctos* fajokra nem jellemző. A *Dinocyon* fajoknál az m₂ hosszúság, a paraconid metaconidnál erőteljesebb (Frick, 1926). A nemzetséget négy faj, a *D. aurelianensis*, a *D. sansaniensis*, a *D. mayoralis*, valamint a *D. thenardi* képviseli. Az első két faj esetében pontos méret nem, azonban rajz rendelkezésre áll. A *D. aurelianensis* m₂ molárisa okkluzálisan négyzetes, míg a 2. számú lelet íves lefutású. A Frick (1926) által leírt *D. sansaniensis* molárisáról annyi információ áll rendelkezésre, hogy az alsó m₂ moláris a

Hemicyon sansaniensis ugyanezen fogánál kisebb, mely Ginsburg & Morales (1998) alapján 27,3 x 22 mm (az ábrán négyzettel jelölve). A *D. mayoralii* a nemzetség többi fajánál kisebb molárisokkal rendelkezik. A *D. thenardi* faj morálisai nagy méretűek, okkluzálisan íves, négyszögletes alakú fogak. Rajtuk a paraconidot és metaconidot egy határozott vonalú árok választja el, melyek közül az előbbi erőteljesebb (Frick, 1929). Frick (1929) és Tamayo (2019) ábrái, valamint a méretek összehasonlítása alapján a 2. számú lelet a *Dinocyon thenardi* fajhoz sorolható.



33. ábra Balra a *D. thenardi* alsó m2 molárisa (Erich, 1947), jobbra a *Dinocyon thenardi* illusztrációja (készítette Roman Uchytel).

Hemicyoninae indet.

Koreloszlás: 33,9-11,2 Ma (Ginsburg & Morales, 1997)

Lelet: 9. számú lelet

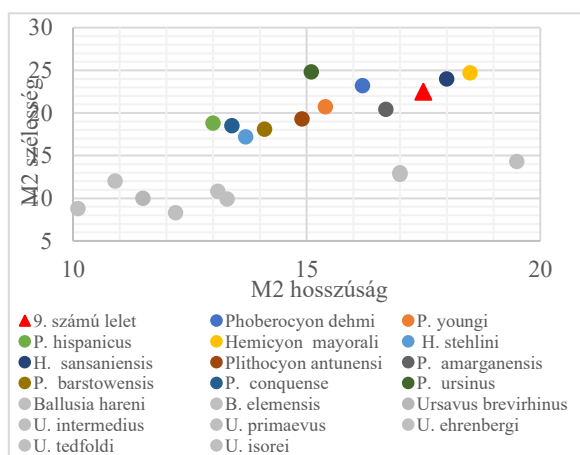
Leírás: A lelet egy jobb oldali, maxilláris M² moláris fog (10. táblázat), melynek fogkoronája 17,5 mm hosszú és 22,5 mm széles (6. táblázat). Okkluzális nézetben ovális alakú, zömök, egyszerű felépítésű. A foggyökerek töredékesek, de két apikális nyílás megfigyelhető. A fogat vastag, lekerekített cingulum veszi körül, mely bukkálisan a meta- és paraconus csúcsaiba torkollik, linguálisan pedig önálló árkot képez. A széles paraconus mellett a kis méretű metaconus található, melyek a linguálisan elhelyezkedő metaconulus, protoconus és paraconulus csúccsal szemben állnak. A nevezetes csúcsok közel kör alakba rendeződve fogják közre a széles centrális árkot.



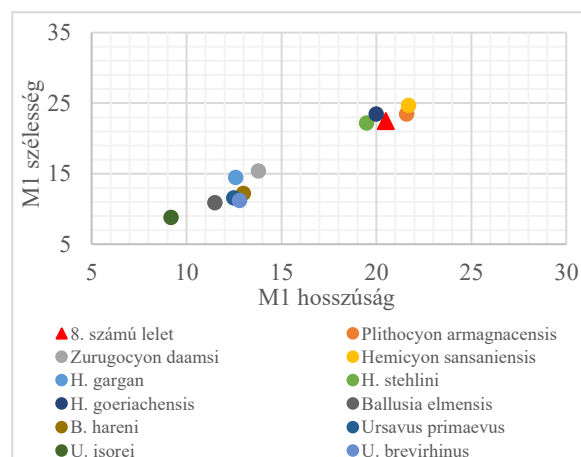
34. ábra 9. számú lelet, *Hemicyoninae indet.*

Elemzés: Mivel sem az összehasonlító anyagban, sem a szakirodalomban nem volt hasonló fog, így a határozás a lehetséges családok megállapításával kezdődött. A lelet egy felső M² moláris, így a legtöbb Feloidea kizárható, hisz azok nem rendelkeznek ezen felső

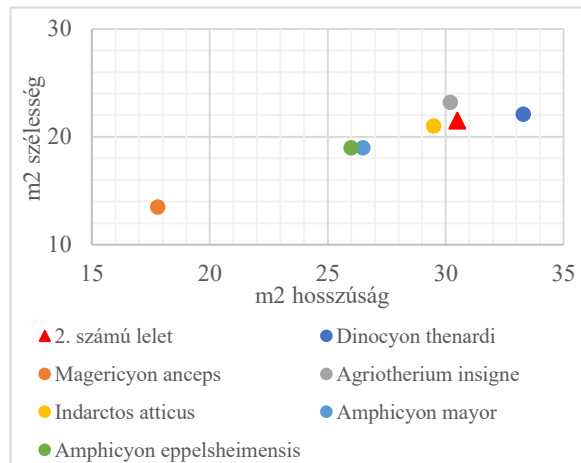
molárisal. Kivételt képez ez alól a primitív hiénafélékhez tartozó Ictitheriinae alcsalád, melynek felső molárisai azonban keskenyebbek és nem rendelkeznek nagy centrális árokkal (Werdelin, 1998). A Mustelidae családban az M² szintén hiányzik (Rössner & Heissig, 1999). A miocén Ailuridae (macskamedvefélék) család Salesa et al. (2011) alapján más morfológiájú molárisokkal rendelkezik, hiszen ezek nevezetes kúpjai sokkal erőteljesebbek. Az Amphicyonidae családba tartozó fajok felső molárisainak felépítése igen változatos, ugyanakkor Viranta (1996) alapján elmondható, hogy az ovális alak nem jellemző. A lelet leginkább az Ursidae család fogazatához hasonló, azonban pontos egyezés nem volt. A közel ovális alakú fog alacsony, lekerekített kúppal rendelkezik, a széles, zúzásra alkalmas centrális árok dominál. A medveféléknél (ide sorolva az Ursidae és Hemicyonidae családokat) jellemző az e fognál látható linguális cingulum, mely a felső molárisokon folytonos. Mivel a Phoberocyoninae és Hemicyoninae alcsaládnál is megtalálhatók karnivor fajok, mindkét taxon szóba jöhet az azonosításnál. A Hemicyoninae alcsalád felső molárisai általában hosszúkásak, a linguális cingulum erőteljesebb (Rössner & Heissig, 1999). A 4. diagramon látható, hogy az Ursinae alcsalád fajainál (szürkével jelölt pontok) a felső molárisoknak a hosszúsága általában nagyobb, mint a szélessége, így azok nem egyeznek a lelet morfológiájával. Mivel a Hemicyoninae tagjai közt előfordultak mezokarnivor fajok, a lelet ezen alcsaládba került beosztásra, ám a témába vágó további szakirodalom vagy összehasonlító anyag vizsgálata nélkül az azonosítás csak ezen szintig történt meg.



4. diagram Az Ursidae és Hemicyonidae családba tartozó fajok M2 méretei. Ginsburg (1955), Ginsburg (1998), Peigné et al. (2006) és Tamayo (2019) alapján.



3. diagram Az Ursidae és Hemicyonidae családba tartozó európai fajok M1 méretei. Ginsburg (1955), Ginsburg (1998), Peigné et al. (2006), Nagel (2009) és Tamayo (2019) alapján.



5. diagram Nagytstű, nagy molárisokkal rendelkező miocén ragadozók m2 méretei. Ginsburg & Morales (1998), Frick (1929), Montoya et al. (2001), Ogino et al. (2010) és Tamayo (2019) alapján.

Család **MUSTELIDAE** Fischer, 1817

Alcsalád **MUSTELINAE** Fischer, 1817

Nemzetség **LARTETICTIS** Ginsburg & Morales, 1996

Lartetictis dubia Blainville, 1841

Koreloszlás: 13.7-2.6 Ma (Heissig, 1989)

Lelet: 12. számú lelet

Leírás: A lelet egy jobb oldali, maxilláris M^1 moláris fog (10. táblázat), mely okkluzális nézetből trapezoid alakú. A törött fog koronája 9,0 mm hosszú és 12,9 mm széles (6. táblázat). A foggyökerek nem maradtak fenn, ugyanakkor két apikális nyílás megfigyelhető. A fogat erőteljes, széles cingulum veszi körül, mely bukkálisan a paraconus területén, valamint disztolinguálisan kiszélesedik. A paraconus a metaconusnál nagyobb, a két csúcsot él köti össze. A metaconustól linguálisan kis metaconulus található, a paraconulus éllel kapcsolódik a protoconushoz, mely szintén élszerű és meziolinguális elhelyezkedésű. A törés következtében a cingulum meziodisztális része, valamint a hypoconus nem látható.



35. ábra 12. számú lelet, *Lartetictis dubia*.



36. ábra Balra *L. dubia* $M1$ molárisa (Valenciano et al., 2018), jobbra a 12. számú lelet a hiányzó rész kipótlásával.

Elemzés: A fog határozása igen szerencsés volt,

hiszen a miocén menyétfélék körülbelül 80 faja élt Európában, melyek leírásai hiányosak, a

szakirodalomhoz való hozzáférés pedig nem egyszerű. A lelet mérete és morfológiája alapján bizonyos, hogy egy Mustelidae családba tartozó fajról van szó. Mivel a fog kis méretű, szélessége nagyobb, mint hossza és a nevezetes kúpok enyhén kiemelkedők, a Mustelinae alcsalád fajai kerültek vizsgálatra. A fog menti törésből megmaradt rész alapján megállapítható a hiányzó rész folytatásának iránya. Az átnézett szakirodalom szerint a lelet leginkább a *Martes*, valamint *Lartetictis* nemzetségek M^1 molárisához hasonló. Valenciano et al. (2018), Ginsburg & Morales (1996), valamint Kargopoulos (2022) alapján a *Lartetictis dubia* nevű faj M^1 molárisáról van szó, hiszen az méretben, továbbá a kúpok alakjában és hosszában szinte tökéletes egyezést mutat.

Alcsalád **LUTRINAE** Baird, 1857

Nemzetség **SIVAONYX** Pilgrim, 1931

Sivaonyx sp.

Koreloszlás: 11,6-5,3 Ma (Pickford, 2007)

Lelet: 4. számú lelet

Leírás: A lelet egy jobb oldali alsó állkapocs töredék egy p_4 premoláris, valamint m_1 moláris foggal (10. táblázat). Az állkapocs legnagyobb hossza 52,5 mm, szélessége a moláris fognál 9,5 mm, a premoláris fognál 6,5 mm (8. táblázat). Az állkapcson látható a középső- és kaudális foramen. Az m_2 moláris fogmedre nem kivehető, a p_4 és p_3 fogmeder közötti diasztéma nagy, ugyanakkor az m_1 és p_4 fogak szorosan helyezkednek el. Mindkét fog



37. ábra 4. számú lelet, *Sivaonyx* sp.

erősen kopott és töredékes, vastag cingulummal körülvett. A moláris fog 15,5 mm hosszú és 9,5 mm széles, míg a premoláris fog 9,5 mm hosszú és 6,5 mm széles. A moláris fog trigonidjának és talonidjának mérete kiegyenlített, a trigonid csúcsai hiányosak, legépebb a metaconid kúp. A talonid árok mély, csúcsai szintén hiányosak. A premoláris fagon poszterior kiegészítő kúp jelenlétére utaló jel nincs, ugyanakkor anterior kúp lehetséges. A p_3 és p_4 premoláris, valamint az m_1 és m_2 moláris között valószínűleg nagy diasztéma van, de az m_2 hiánya is előfordulhat.

Elemzés: Bár az állkapocstöredékhez két fog is tartozik, azok felületei erős használat nyomait mutatják, így a határozás igen nehéz feladat. A CarniFoss adatbázis m_1 méreteit használva a lelethez hasonló moláris méretű fajok a Carnivora rend hét családjában fordultak elő, melyeket a 12. táblázat foglal össze. Az m_1 moláris robusztus megjelenése és vastag cinguluma a Caniformia alrendre, azonban az m_2 moláris lehetséges hiánya a Feliformia alrendre jellemző (Rössner & Heissig, 1999).

A Mustelidae családban előfordul a p_3 és p_4 premoláris, valamint az m_1 és m_2 moláris közti diasztéma, néhány esetben az m_2 hiánya. A premolárisok közti diasztémák azonban az Amphicyonidae családban is megjelennek, ahol viszont gyakori a premoláris anterior- és poszterior kiegészítő kúp. Bár a Hemicyonidae család fajai hasonló alakú molárisal és premolárisal rendelkeznek, Tamayo (2019) alapján a mandibula a p_4 premoláris alatt sokkal inkább szűkült, míg a leletnél a mandibula mérete a p_4 és m_1 alatt is csaknem egyenlő. A 12. táblázat taxonjainak átnézése (és a táblázat fajainak kizárása) után a lelet a Mustelidae család fajaira hasonlított leginkább: a p_4 és m_1 aránya, az m_2 redukáltsága vagy hiánya, az erős cingulum, valamint a fogazat alapjának íves lefutása mind a leletre, mind az előbb említett családra jellemző. Pickford (2007) az indiai szubkontinens bunodont fogazatú főkapféleiről szóló munkájában elemzi a *Sivaonyx* nemzetség helyzetét és említést tesz Pilgrim és Lykkeder munkásságáról. Pilgrim 1931-ben a *Sivaonyx* nemzetségbe osztott be egy Németországban, az Eppelsheim lelőhelyen talált mandibuláris leletet, mely előzetesen *Lutra hessicaként* lett azonosítva. Pickford (2007) a lelet újbóli vizsgálatakor megerősítette a lelet *Sivaonyx* nemzetségbe való tartozását és ezzel együtt a faj európai jelenlétét. A 4. számú lelet méretében, morfológiájában és kopási mintázatában is igen hasonlít a *Sivaonyx* nemzetség fajaira, melynek leletei javarészt Ázsiából származnak. A fogak erős kopását a főleg kagyló- és rákfélékkel való táplálkozás magyarázza. Az európai leletanyag kis számából adódóan a 4. számú lelet csak nemzetség szintjén lett határozva, mely így a *Sivaonyx* nemzetségbe került.

12. táblázat táblázat A 4. számú lelethez hasonló m_1 moláris méretű fajok listája a CarniFoss adatbázis (Faubry et al., 2021) információi alapján.

Család	Faj	log m_1	m_1 (mm)
Amphicyonidae	C.schlosseri	1,23	16,98
Amphicyonidae	I.socialis	1,23	16,79
Amphicyonidae	P.bavaricus	1,19	15,42
Barbourofelidae	A.hispanicus	1,20	16,00
Barbourofelidae	P.peregrinus	1,23	16,98
Canidae	E.debonisi	1,20	15,96
Felidae	F.christoli	1,16	14,29
Hyanidae	P.crassum	1,15	14,03
Mustelidae	H.florancei	1,19	15,49
Mustelidae	I.azanzae	1,20	16,00
Mustelidae	I.buloti	1,18	15,28
Mustelidae	L.mustelinus	1,15	14,19
Mustelidae	L.dubia	1,17	14,76
Mustelidae	L.pontica	1,15	14,06
Mustelidae	P.luecai	1,17	14,89
Mustelidae	P.garganensis	1,18	15,07
Mustelidae	P.palaeattica	1,15	14,19
Mustelidae	P.sansaniensis	1,17	14,79
Mustelidae	S.hessicus	1,20	16,00
Mustelidae	T.cyamoides	1,18	15,00
Mustelidae	T.helbingi	1,17	14,93
Ursidae	B.hareni	1,20	15,81
Ursidae	U.brevirhinus	1,21	16,29
Ursidae	U.intermedius	1,18	15,00
Ursidae	U.isorei	1,15	14,06



38. ábra *Sivaonyx gandakasensis* mandibuláris lelete (Pickford, 2007).

Alrend **FELIFORMIA** Kretzoi, 1945
 Öregcsalád **FELOIDEA** Hay, 1930
 Család **FELIDAE** Fischer von Waldheim, 1817
 Alcsalád **FELINAE** Trouessart 1885
Pseudaelurus sp.

Koreloszlás: 20,4-7,2 Ma (Werdelin et al., 2010)

Lelet: 16. számú lelet



39. ábra 16. számú lelet, *Pseudaelurus* sp.

Leírás: A lelet egy bal oldali, maxilláris P⁴ premoláris fog (10. táblázat), melynek törött fogkoronája 12,0 mm hosszú és 5,0 mm széles (7. táblázat). A fog és a foggyökér is keskeny, a két foggyökér közül egy ép, ennek vége lekerekített és ívesen keskenyedő. A paraconus hosszú és hegyes, a mögötte lévő korona, valamint az alatta található foggyökér hiányzik. A metastylus a paraconusnál kisebb, a két csúcs bukkális irányba dőlve képez élet.

Elemzés: A karcsú megjelenésű lelet a macskafélék (Felidae) családjára jellemző morfológiát mutatja. A családba tartozó Felinae és Machairodontinae alcsaládok közül az utóbbi csak a késő miocénben jelent meg, ezért ezen alcsalád nem került vizsgálatra. A lelőhely kora alapján a Felinae alcsaládba tartozó *Stenogale*, *Proailurus* és *Pseudaelurus* nemzetségek jöhetnek szóba. Bonis & Peigné (1999) alapján a *Stenogale* nemzetség fajainak P⁴ premolárisán (40. ábra) a paraconus sokkal meredekebb lefutású, mint a 16. számú leleten. A *Proailurus* fajok cingulumuma Filhol (1879) alapján a leleténél sokkal vastagabb, ugyanakkor a paraconus lefutási szöge igen hasonló. Peigné et al. (2006) morfológiai leírása és fotói alapján a lelet leginkább a *Pseudaelurus* nemzetséghez hasonló, amit az SZTFH összehasonlító anyagában található *Pseudaelurus* fajok leletei is megerősítettek. A pontos határozást nehezítette egyrészt a fog protoconusának hiánya, másrészt a miocén

macskafélékkel kapcsolatos kevés szakirodalom nehézkes elérése. Mindezek tudatában a lelet csak nemzetség szinten került azonosításra.



40. ábra Bal oldalt a *Stenogale bransatensis* P3 és P4 premolárisa (Bonis & Peigné, 1999); középen a *Proailurus julieni* (Filhol, 1879) ugyanezen fogai (hozzáférés: gbif.org); jobb oldalt a *Pseudaelurus quadridentatus* P4 premolárisa (Peigné et al., 2006)

Család **VIVERRIDAE** Gray, 1821

Nemzetség **SEMIGENETTA** Helbing, 1927

Semigenetta sansaniensis Lartet, 1851

Koreloszlás: 17,2-8,9 Ma (Kargopoulos et al., 2021)

Lelet: 1. számú lelet

Leírás: A lelet egy jobb oldali elhelyezkedésű m₁ moláris fog (10. táblázat), a törőollós fogpár alsó képviselője. A korona hosszúsága 12,5 mm, szélessége 6,5 mm. A két foggyökér épen megőrződött, a talonid felőli 7 mm, míg a trigonid felőli 9,5 mm hosszúságú (4. táblázat). A trigonid magasabban helyezkedik el a talonidnál, annak három csúcsa közül a protoconid dominál. A protoconidtól meziálisan álló paraconid is hangsúlyos, élének domború része letört. A paraconid és metaconid közel egy méretű. A cingulum körül

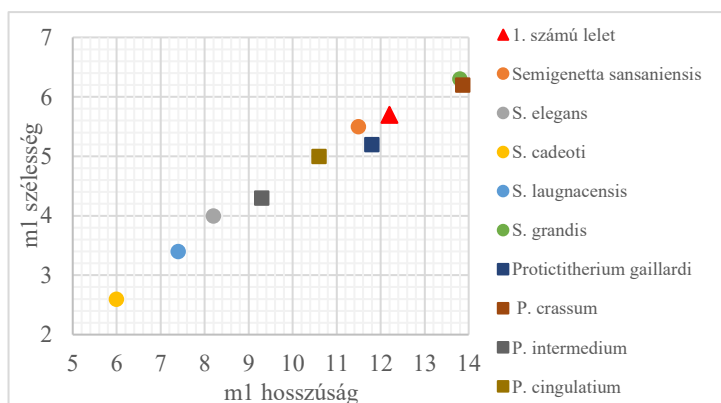


41. ábra 1. számú lelet, *Semigenetta sansaniensis*

veszi a fogat, a paraconid körüli és a talonid linguális oldala felőli részeken a legmagasabb, utóbbinál cikcakkos vonalban fut le. A talonid a fog kisebb részét képezi, a trigonidtól jól elkülönül. A talonid redukált, leginkább a hypoconid kiemelkedése figyelhető meg.

Elemzés: A fog morfológiája alapján a Hyanidae és Viverridae családok kerültek vizsgálatra. A Hyanidae családon belüli Ictitheriinae alcsalád tagjai közül hasonlóságot a *Protictitherium*, valamint *Thalassictis* nemzetségek mutattak. Mivel a *Thalassictis* fajok alsó m₁ molárisai a leletnél körülbelül kétszer nagyobbak, így ezen nemzetség kizárásra került. Figyelembe véve a danitzpusztai lelőhely korát, a *Protictitherium* nemzetség *P. gaillardi*, *P.*

crassum, valamint Mayda et al. (2014) alapján a *P. intermedium* és *P. cingulatum* fajai jöhetnek szóba, a csak később megjelenő *P. llopisi* azonban nem (Rössner & Heissig, 1999). A nemzetség fajainak m₁ morfológiája Mayda et al. (2014) alapján eltérést mutat a metaconid felépítésében, hiszen az megnyúltabb, sok esetben disztális oldalra mutató. Ezen túl a cingulum vagy vaskos (*P. cingulatum*), vagy alig észrevehető (*P. intermedium*, *P. crassum*), ellentétben a lelettel, melyen vékony cingulum található. A Viverridae család Genettinae alcsaládjának *Semigenetta* nemzetsége szintén hasonló morfológiájú m₁ molárisal rendelkezik, a lehetséges fajok a következők: *S. laugnacensis*, *S. elegans*, *S. sansaniensis*, *S. grandis*, valamint *S. cadeoti*. A *Semigenetta* nemzetség fogazatának morfológiája a miocén során viszonylagos állandóságot mutatott, a fajok közti különbség általában méretbeli volt (Kargopoulos, 2021). A lelet a felsorolt fajok m₁ moláris méretei alapján a *S. sansaniensis*hez áll legközelebb, mely Európában gyakran előforduló faj volt. A felépítés- és méretbeli hasonlóságok alapján a lelet *Semigenetta sansaniensis*-ként lett meghatározva.



6. diagram A miocén Európában élő, Viverridae családba tartozó fajok m₁ méreteinek összehasonlítása az 1. számú lelettel. Kargopoulos (2021) adatai alapján.

Család **HYAENIDAE** Gray, 1821

Alcsalád **ICTITHERIINAE** Dietrich, 1927

Nemzetség **PROTICTITHERIUM** Kretzoi 1938

Protictitherium cingulatum Schmidt-Kittler, 1976

Koreloszlás: MN5-MN6; 16,4-12,6 Ma (Mayda et al., 2014)

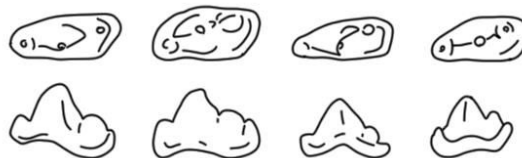
Lelet: 5. számú lelet

Leírás: A lelet egy jobb oldali alsó állkapocs töredék egy p₄ premoláris foggal (10. táblázat). A töredék teljes hossza 43,9 mm, szélessége a premolárisnál 7 mm (8. táblázat). A premoláris fogtól disztálisan látható egy kétgyökerű m₁, valamint egy egygyökerű m₂ fogmeder. A fog alatt foramen nem látszik. A premoláris 10,1 mm hosszú és 4,9 mm széles. Protoconiddal, anterior- és poszterior kiegészítő kúppal, valamint disztálisan kúpként kiemelkedő cingulummal rendelkezik, mely cingulum az egész fog mentén végighalad. Okkluzális nézetben a poszterior kiegészítő kúp a bukkális oldalon található. A fogcsúcsok kissé a disztális oldal felé hajlanak.



42. ábra 5. számú lelet, *Protictitherium cingulatum*.

Elemzés: A p₄ premoláris megnyúlt kúpjai, valamint erőteljes cinguluma miatt a Phocidae, valamint Hyenidae családok kerültek

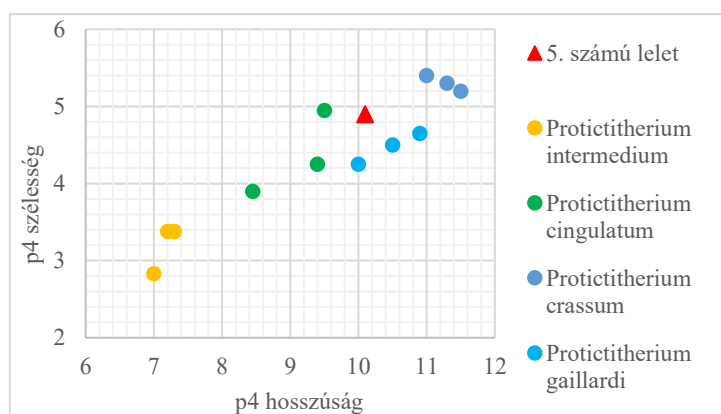


vizsgáltra. Bár a fog a fókafélékéhez hasonló felépítésű, a fókák állkapcsa megnyúlt, az utolsó moláris fog után a mandibula egyenesen folytatódik, s az állkapcsi ív jóval az említett fog

43. ábra Az alsó p₄ premolárisok morfológiája különböző *Protictitherium* fajoknál. Balról jobbra: *P. gaillardi*, *P. crassum*, *P. intermedium*, *P. cingulatum*. Koufos (2012), Mayda et al. (2014) és Morlo et al. (2019) alapján készített rajz.

után jelenik meg (Koretsky et al., 2014). Ezzel szemben a leletnél a mandibula már az m₁-m₂ alveolusainál felfelé ível, mely alapján a Phocidae család kizárásra került. A Hyenidae család primitív, *Protictitherium* nemzetségbe tartozó fajai Eurázsia és Afrika gyakori kis méretű ragadozói voltak (Hunt, 1991). Ezen cibetmacskaszrű, rovarevő fajok hosszúkas, vékony és hegyes premolárisokkal, két-két alsó és felső molárisal, valamint a család többi tagjánál kisebb szemfogakkal rendelkeztek (Hunt, 1996; Werdelin & Solounias, 1996). A nemzetségbe számos vitatott faj tartozik, így például a Kretzoi által leírt *Protictitherium sümegense* (Kretzoi, 1984) és *Protictitherium csákvárense* (Kretzoi, 1930) is, mely fajok izolált fogak

alapján lettek leírva. A négy Eurázsiai legelterjedtebb faj, a *P. intermedium*, *P. cingulatum*, *P. crassum*, *P. gaillardi*, valamint a 5. számú lelet p_4 premolárisának méretbeli összehasonlítása a 7. diagramon látható. A fog méreteiben leginkább a *P. cingulatum* és *P. gaillardi* fajokhoz hasonlít, ugyanakkor a *P. gaillardi* p_4 premolárisa hosszúkás, a hátsó kiegészítő kúp pedig hangsúlyosabb (43. ábra). A lelet a *Protictitherium* fajok közül méreteiben és morfológiájában leginkább a *P. cingulatum*hoz hasonló (Koufos, 2012; Mayda et al., 2014; Morlo et al., 2019), ebből fakadóan ezen fajhoz került beosztásra.



7. diagram A *Protictitherium* nemzetség fajainak p_4 premoláris méretei az 5. számú lelettel összehasonlítva Mayda et al. (2014) adatai alapján.

6. EREDMÉNYEK ÉRTÉKELÉSE

6.1. Rendszertani megoszlás

A danitzpusztai ragadozófosszíliák a 8. diagramon látható módon hat családba kerültek beosztásra, mely családok a következők: Amphicyonidae, Hemicyonidae, Mustelidae, Felidae, Viverridae és Hyaenidae családok. A leletek pontos rendszertani besorolása az alábbiak szerint alakult:

Rend CARNIVORA Bowdich, 1821

Alrend CANIFORMIA Kretzoi, 1943

Öregcsalád ARCTOIDEA Flower, 1869

Család AMPHICYONIDAE Trouessart, 1885

Alcsalád AMPHICYONINAE Trouessart, 1885

Amphicyoninae indet. 1 (Pseudarctos vagy Cynelos sp.)

Amphicyoninae indet. 2

Amphicyoninae indet. 3

Nemzetség AMPHICYON Jourdan, 1862

Amphicyon major Blainville, 1841

Goupilictis minor Ginsburg, 1969

Nemzetség CYNELOS Jourdan, 1862

Cynelos sp.

Nemzetség TARTAROXYON Solé, 2022

Tartarocyon cazanavei Solé, 2022

Család HEMICYONIDAE Frick, 1926

Alcsalád HEMICYONINAE Frick, 1926

Hemicyoninae indet.

Nemzetség HEMICYON Lartet, 1851

Hemicyon sansaniensis Lartet, 1851

Nemzetség DINOCYON Jourdan 1861

Dinocyon thenardi Jourdan, 1861

Család MUSTELIDAE Fischer, 1817

Alcsalád MUSTELINAE Fischer, 1817

Nemzetség LARTETICTIS Ginsburg & Morales, 1996

Lartetictis dubia Blainville, 1841

Alcsalád LUTRINAE Baird, 1857

Nemzetség SIVAONYX Pilgrim, 1931

Sivaonyx sp.

Alrend FELIFORMIA Kretzoi, 1945

Öregcsalád FELOIDEA Hay, 1930

Család FELIDAE Fischer von Waldheim, 1817

Alcsalád FELINAE Trouessart 1885

Nemzetség PSEUDAELURUS Gervais, 1850

Pseudaelurus sp.

Család VIVERRIDAE Gray, 1821

Nemzetség SEMIGENETTA Helbing, 1927

Semigenetta sansaniensis Lartet, 1851

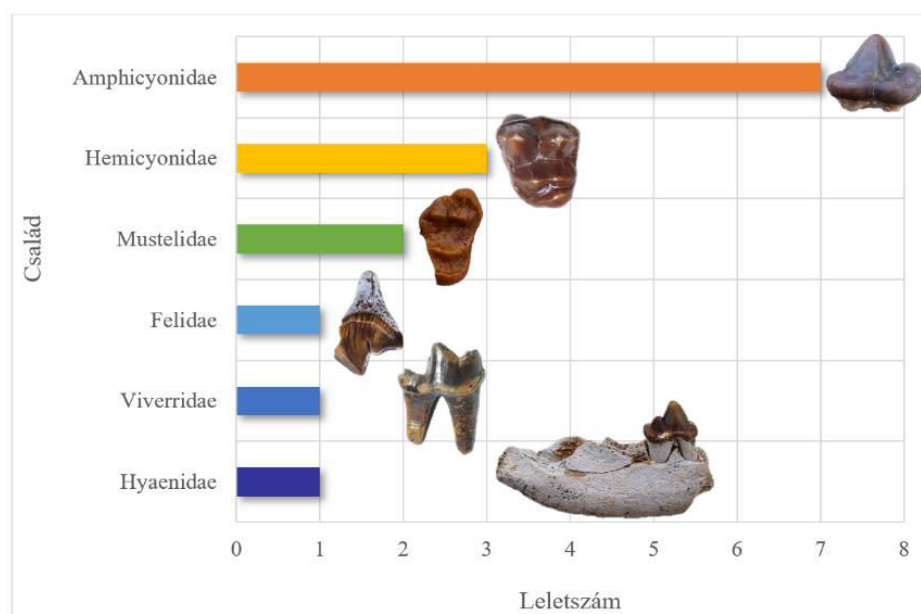
Család HYAENIDAE Gray, 1821

Alcsalád ICTITHERIINAE Dietrich, 1927

Nemzetség PROTICTITHERIUM Kretzoi 1938

Protictitherium cingulatum Schmidt-Kittler, 1976

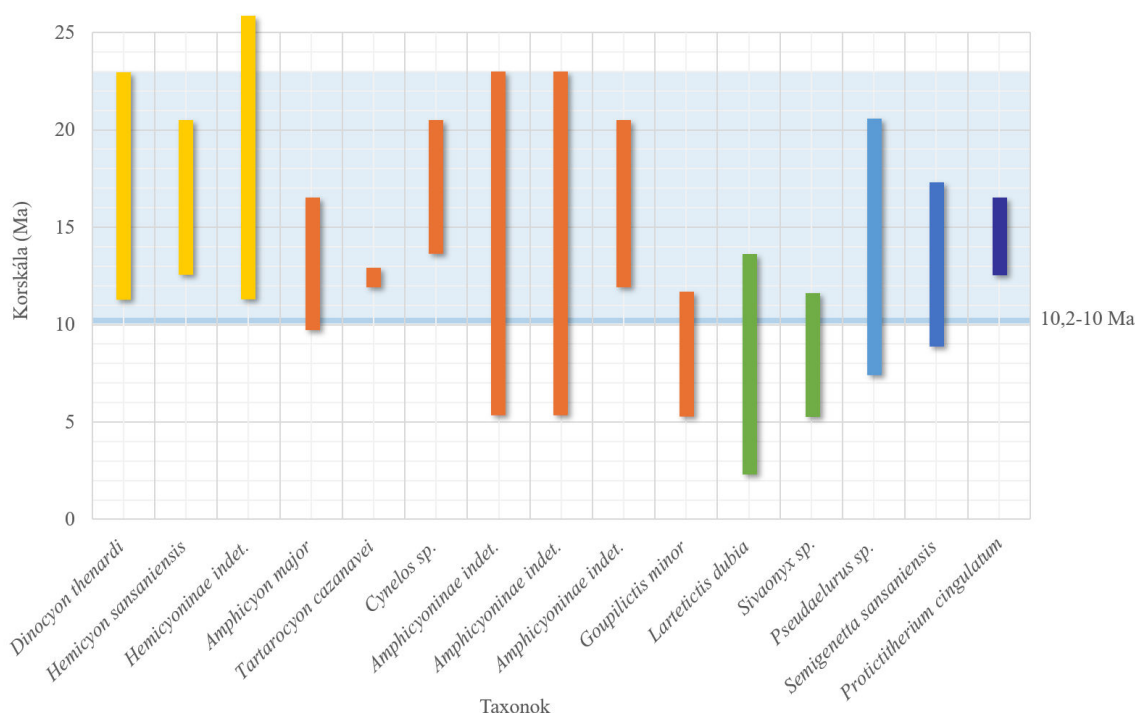
Az Amphicyonidae családba sorolt hét lelet alapján a medvekutyafélék dominálták a mezőnyt, a 10-30 kg tömegű hiperkarnivor *Goupilictis minor*tól egészen a 150-300 kg-os csontörklő mezokarnivor *Amphicyon major*ig. A késő eocéni megjelenésüktől a késő miocéni kihalásukig (Viranta, 1996) a medvekutyafélék lehettek a danitzpusztai lelőhely csúcsragadozói a kutyamedve- és medvefélék mellett. A Hemicyonidae család jelenléte az ide tartozó három ősmaradvánnyal szintén számottevő. A lelőhelyen a kistestű, 30 kg-os fajoktól a 150 kg-os *Hemicyon sansaniensis*en át a 300 kg-os csontörklő *Dinocyon thenardi*ig számos faj élhetett. A lelőhely korából adódóan a Mustelidae család csak kisebb számban képviseltette magát, hiszen a család a középső miocéni klímaváltozás (MMCT, 16-11,6 Ma) okozta hűvösebb és szárazabb klímában kezdett el diverzifikálódni és elterjedni (Sato et al., 2012). Az ide tartozó, kistestű *Lartetictis dubia* és a *Sivaonyx sp.* valószínűleg a középső-késő miocén során a Középső-Paratethys vagy a Pannon-tó közelségében élt. Mindezen kívül a Felidae, Viverridae és Hyaenidae családok egy-egy képviselője került elő: egy kis-közepes testű *Pseudaelurus* faj, egy kistestű cibetmacskaféle, a *Semigenetta sansaniensis*, valamint egy kistestű hiénaféle, a *Protictitherium crassum*.



8. diagram A danitzpusztai ragadozófossziliák családok szerinti megoszlása.

6.2. Az azonosított ősmaradványok kora

Az azonosított ragadozófossziliák időbeli elterjedése a 9. diagramon látható, ahol a világoskék sáv a danitzpusztai lelőhely taxonjainak lehetséges időbeli elterjedését (23-10 Ma), a sötétkék vonal pedig a danitzpusztai homok keletkezésének korát (10,2-10 Ma) jelöli (Szabó et al., 2021). Látható, hogy a Hemicyonidae család tagjai csak a homok keletkezési kora előtt fordultak elő (12. táblázat). Az Amphicyonidae család több tagja, így a *Tartarocyn cazanavei*, a *Cynelos* fajok, az *Amphicyoninae* indet. 3 alatt értendő *Pseudarctos* és *Cynelos* fajok, valamint a hiénafélékhez tartozó *Protictitherium cingulatum* faj is a homok keletkezését megelőzően élhetett a lelőhelyen. A medvekutyafélék néhány *Amphicyoninae* és *Goupilictis minor* faja, valamint a Felidae, Mustelidae és Viverridae család azonosított tagjai mind a homok keletkezése előtt, mind utána előfordulhattak. Az egyes fajok előfordulási ideje alapján a 15-10 Ma közti intervallumban van a legnagyobb átfedés. Bár a 10,2-10 Ma időintervallumban elpusztult állatok fossziliái megtalálhatóak Danitzpusztán, az ennél korábban élt fajok leletei is jelen vannak. Ez azzal magyarázható, hogy a Mecsek szerkezeti mozgásainak következtében az idősebb kőzetrétegek is felszínre kerültek, ami az ezen rétegekben elhelyezkedő leletanyagok áthalmazódását okozta (Konrád et al., 2010; Sebe et al., 2021).



9. diagram A danitzpusztai leletek taxonjainak időbeli elterjedése. Világoskék sáv jelzi a lelőhely ősmaradványainak lehetséges korát (23-10 Ma), sötétkék vonal pedig a danitzpusztai homok keletkezésének idejét (10,2-10 Ma).

13. táblázat Az azonosított fajok előfordulási ideje összevetve a danitzpusztai homok keletkezésének idejével

Család	A homok keletkezésekor előforduló fajok (10,2-10 Ma)	Kizárólag a homok keletkezését megelőzően előforduló fajok (23-10,2 Ma)
Amphicyonidae	<i>Amphicyon major</i>	<i>Tartarocyon cazanavei</i>
	<i>Amphicyoninae indet. 1</i>	<i>Cynelos sp.</i>
	<i>Amphicyoninae indet. 2</i>	<i>Amphicyoninae indet. 3</i>
	<i>Goupilictis minor</i>	
Hemicyonidae		<i>Dinocyon thenardi</i>
		<i>Hemicyon sansaniensis</i>
		<i>Hemicyoninae indet.</i>
Mustelidae	<i>Sivaonyx sp.</i>	
	<i>Lartetictis dubia</i>	
Felidae	<i>Pseudaelurus sp.</i>	
Viverridae	<i>Semigenetta sansaniensis</i>	
Hyaenidae		<i>Protictitherium cingulatum</i>

6.3. Ökomorfológia

A legkorábban megjelenő Hemicyonidae fajktól a legfiatalabb Mustelidae fajokig számos különböző ökomorfológiai sajátosságú taxon került azonosításra, melyek jellemzői a 13. táblázatban láthatók. A táplálkozási módra és mozgásformára vonatkozó adatok Van Valkenburgh (1990), Morlo et al. (2010), Morlo et al. (2021), valamint a CarniFoss adatbázis (Faurby et al., 2021) alapján kerültek leírásra.

A lelőhely középső miocéni csúcsragadozói többek között a nagytestű, 150-300 kg-os medvekutyafélék voltak. Az *Amphicyon major* és *Tartarocyon cazanavei* csontörmlő mezokarnivor fajai a szárazföldön ejtették el prédáikat. A kutyamedvefélék családjából a szintén nagytestű, 150-300 kg-os *Dinocyon thenardi* az előbbi két fajnál több állati táplálékot vett magához, melyeket szintén a szárazföldön szerzett. A középső miocéntól teret hódító család közepes testű, 30-150 kg-os fajai is jelen voltak a lelőhelyen, melyek táplálkozási módjukban és mozgásformájukban a *D. thenardi*hoz hasonlítottak. A miocén közepes testű, 10-100 kg tömegű ragadozói nagy százalékban a medvekutyafélék családjából kerültek ki, melyek a csontörmlő mezokarnivor táplálkozási mód mellett omnivor (*Amphicyoninae indet.3*, *Pseudarctos sp.*), valamint hiperkarnivor (*Goupilictis minor*) étrendet folytattak. A *Cynelos* nemzetség karcsú, hosszú végtagú fajai esetében a futásra való specializáció is megfigyelhető. A kistestű, mászásra specializált fajok a macskafélék, valamint cibetmacskafélék családjából származnak: a hiperkarnivor *Pseudaelurus* nemzetség faja, valamint a karnivor *Semigenetta sansaniensis* a fák és sziklák rejtekéből ejtették el áldozataikat. A szárazföldön és vízben egyaránt megtalálható menyétfélék a késő miocén folyamán fordultak elő. Táplálkozásukat

tekintve a *Sivaonyx sp.* és a *Lartetictis dubia* karnivor étrendet folytatott, fogazatukon megfigyelhető a középső miocénben elkezdődő specializáció: a széles molárisokkal rendelkező *L. dubia* halakkal és puhatestűekkel, míg az robusztus, erős kopási mintázatú fogazatú *Sivaonyx sp.* kemény héjú kagylókkal és rákokkal táplálkozott. Látható, hogy a nagytestű fajok mindössze néhány, a közepes- és kistestű fajok nagyobb leletszámmal vannak jelen. A közepes testű ragadozóknál megjelenik több táplálkozási- és mozgásforma is, ezzel biztosítva, hogy az egy időben élt fajok ökológiai fülkéi nem fednek át.

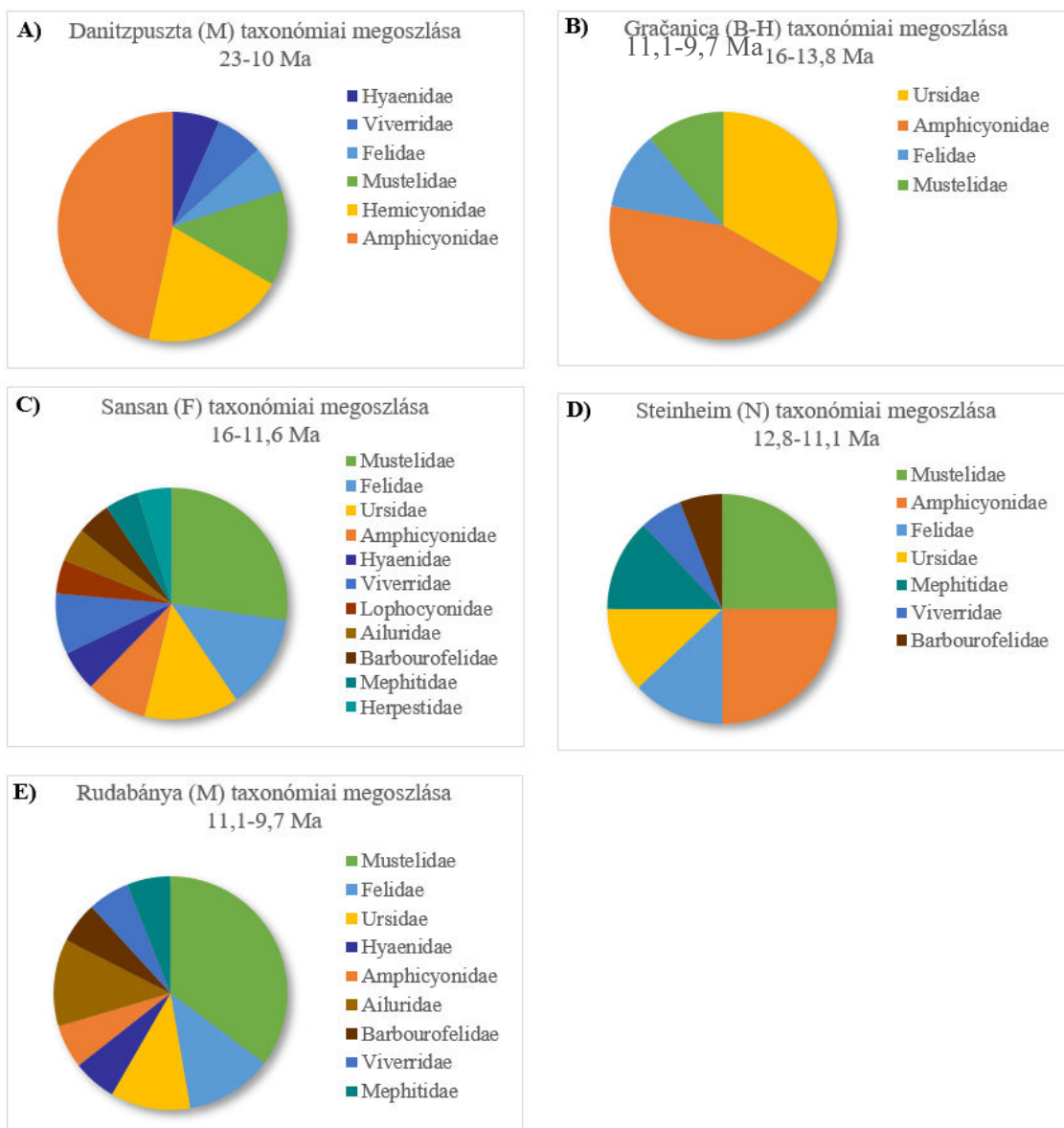
14. táblázat A danitzpusztai ragadozófajok ökomorfológiai sajátosságai

Taxon		Kor (Ma)		Tömeg (kg)	Táplálkozási mód	Mozgásforma
Család	Faj	-tól	-ig			
Amphicyonidae	<i>Amphicyon major</i>	16,4	9,9	150-300	Csontörő mezokarnivor	Szárazföldi járó
Amphicyonidae	<i>Tartarocyon cazanavei</i>	12,8	12,0	150-300	Csontörő mezokarnivor	Szárazföldi járó
Hemicyonidae	<i>Dinocyon thenardi</i>	23	11,6	150-300	Csontörő karnivor	Szárazföldi járó
Hemicyonidae	<i>Hemicyon sansaniensis</i>	20,3	12,7	100-150	Csontörő karnivor	Szárazföldi futó
Hemicyonidae	<i>Hemicyoninae indet.</i>	33,9	11,2	30-150	Csontörő karnivor	Szárazföldi futó
Amphicyonidae	<i>Cynelos sp.</i>	20,4	13,8	30-100	Mezokarnivor	Szárazföldi futó
Amphicyonidae	<i>Amphicyoninae indet. 1</i>	23	5,3	30-100	Mezokarnivor	Szárazföldi járó
Amphicyonidae	<i>Amphicyoninae indet. 2</i>	23	5,3	30-100	Csontörő mezokarnivor	Szárazföldi járó
Amphicyonidae	<i>Amphicyoninae indet. 3</i>	20,4	11,6	30-100	Omnivor/ mezokarnivor	Szárazföldi járó/ futó
Amphicyonidae	<i>Goupilictis minor</i>	11,6	5,3	10-30	Hiperkarnivor	Szárazföldi járó
Felidae	<i>Pseudaelurus sp.</i>	20,4	7,2	10-30	Hiperkarnivor	Szárazföldi mászó
Mustelidae	<i>Sivaonyx sp.</i>	11,6	5,3	0-30	Karnivor (kagyló- és rákfélék)	Vízi/ szárazföldi mászó
Mustelidae	<i>Lartetictis dubia</i>	13,7	2,6	0-10	Karnivor	Vízi/ szárazföldi
Viverridae	<i>Semigenetta sansaniensis</i>	17,2	8,9	0-10	Karnivor	Szárazföldi mászó
Hyaenidae	<i>Protictitherium cingulatum</i>	16,4	12,6	0-10	Rovarevő	Szárazföldi

6.4. Európai ragadozó-leletegyüttesek

A danitzpusztai ragadozófosszília-együttes a 23-10 millió évvel ezelőtti, kora, középső és késő miocénben élt fajokból áll. Bár az egyes leletek pontos kora nem ismert, érdemes azokat összehasonlítani néhány jól dokumentált, in situ európai leletegyüttessel a megadott kortartományból. A 10. diagram a homokbánya taxonómiai megoszlását mutatja be más európai együttesekkel összevetve. Látható, hogy Gračanica (Bastl et al., 2018) és Sansan (Peigné, 2012) középső miocén lelőhelye időben részben átfed, míg a késő miocéni steinheimi (Heizmann, 1973) és rudabányai (Werdelin, 2005) lelőhelyek a legfiatalabbak.

Az Amphicyonidae, Felidae és Mustelidae családok mind az öt, az Ursidae és Viverridae családok négy, míg a Barbourofelidae, Mephitidae és Hyaenidae családok három lelőhelyen vannak jelen. Az, hogy a Hemicyonidae család kizárólag Danitzpusztán megtalálható, a taxonómiai besorolásban előforduló különbségekből adódik, hiszen ezen fajok sokszor az Ursidae családba kerülnek beosztásra. Látható, hogy a miocén kor végére a medvekutyafélék fajai egyre kevésbé dominálnak, hiszen az ekkorra nagytestűvé vált, specializált ragadozókat felváltják a kisebb méretű, nagyobb alkalmazkodóképességű taxonok (Viranta, 1996). A család késő miocén kihalása a leletegyütteseken végigkövethető: míg a középső miocén Gračanican a leletek majdnem felét a medvekutyafélék adják, a középső miocén végi – legkorábbi késő miocén Steinheimen a negyedét, a késő miocén Rudabányán arányuk erősen lecsökken. A már említett középső miocén klímaváltozás (MMCT, 16-11,6 Ma) következményei szintén nyomon követhetők. A Gračanican kis számban előforduló menyétfélék a klímaváltozás hatására egyre nagyobb létszámra tettek szert, s a késő miocén Rudabányán a legnagyobb számban előforduló csoporttá váltak. A medve- és macskafélék előfordulása a nagyobb leletszámmal rendelkező lelőhelyeken viszonylagos állandóságot mutat, míg a kevesebb lelettel rendelkező Danitzpusztán és Gračanican a medvefélék (az összehasonlíthatóság érdekében idevéve a kutyamedveféléket is) magasabb százalékban képviseltetik magukat. A hiénafélék három lelőhelyen jelennek meg, melyek közül kettő Magyarország (Danitzpuszta, Rudabánya), egy pedig Franciaország (Sansan) területén helyezkedik el, így valószínűsíthető, hogy a miocén kárpát-medencei körülményei kedveztek ezen család fajainak.



10. diagram A danitzpusztai lelőhely taxonómiai megoszlása összevetve a környező európai ragadozófosszília-lelőhelyek taxonómiai megoszlásával. Heizmann (1973), Werdelin (2005), Peigné (2012) és Bastl et al. (2018) alapján.

7. KÖVETKEZTETÉSEK

A danitzpusztai lelőhely miocén ragadozó-leletegyüttesében az Amphicyonidae, Hemicyonidae, Mustelidae, Felidae, Viverridae és Hyaenidae családok fajai voltak jelen. Az Amphicyonidae családot a három Amphicyoninae alcsaládba tartozó faj mellett az *Amphicyon major*, *Goupilictis minor*, *Cynelos sp.* és *Tartarocyon cazanavei* képviselte, míg a Hemicyoninae családból a Hemicyoninae alcsalád egy faja, a *Hemicyon sansaniensis* és a *Dinocyon thenardi* volt jelen. Ezen két családhoz tartozott a legtöbb - a 15-ből összesen 10 – lelet, s egyben innen kerültek ki a lelőhely nagytestű, csontörklő mezokarnivór fajai. Az előzőekhez hasonlóan szintén a Caniformia alrendbe tartozó Mustelidae családból két lelet, a miocén Euráziában elterjedt *Lartetictis dubia* és az Ázsiából származó *Sivaonyx sp.* került feldolgozásra, mely alátámasztja Danitzpuszta egykoron vízközeli elhelyezkedését. A családból előkerült leletek alacsony száma valószínűleg a lelőhely korából adódik, hiszen a menyétfélék a középső miocén klímaváltozás után (16-11,6 Ma) kezdtek el specializálódni és elterjedni. A Feliformia alrendből három lelet, a Felidae családba tartozó *Pseudaelurus sp.*, a Viverridae-hez tartozó *Semigenetta sansaniensis*, valamint a Hyanidae családot képviselő *Protictitherium cingulatum* lett azonosítva. Ezen kis-közepes testű ragadozók más-más életmódot folytattak; a hiperkarnivor *Pseudaelurus* és karnivor *Semigenetta* fajok a fára és sziklára mászva keresték táplálékukat, míg a rovarévő *Protictitherium* faj főleg a talajon mozgott.

Az azonosított ősmaradványok koreloszlása alátámasztja, hogy egy részben áthalmozott leletegyüttesről van szó, hiszen a kizárólag a danitzpusztai homok keletkezése (10,2-10 Ma) előtt, valamint a homok keletkezése során élt fajok is előfordultak a lelőhelyen. Az áthalmozottságból adódóan a más európai ragadozófosszília-lelőhelyekkel történő összehasonlítás nehéz. Danitzpusztát a medvekutya- és kutyamedvefélék magas száma jellemezte, ugyanakkor Feliformia alrend családjaiba sorolt leletek száma a lelőhelyek között kiegyenlített. Bár néhány környező lelőhely (egyelőre) nagyobb taxondiverzitással és több lelettel rendelkezik, további gyűjtések és a fog- és állkapocsleleteken túl a csontanyag vizsgálata még könnyen bővítheti a fajlistát.

KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Szeretném megköszönni témavezetőm, *Sebe Krisztina* áldozatos munkáját, *Gasparik Mihály*, *Pazonyi Piroska*, *Hankó Eszter* és *Makádi László* segítségét a SZTFH összehasonlító anyagainak vizsgálatában, *Lars Werdelin*, *Nikolaos Kargopoulos* és *Szabó Márton* határozásban nyújtott segítségét, *Henn Tamás* munkáját a komlói anyagok átnézése során, *Virág Attila* szakdolgozattal kapcsolatos tanácsait, *Kanizsai László* magángyűjtő folyamatos munkáját és segítségét, valamint *Pollák Edit* tanárnő segítségét a szakdolgozati témám kiválasztásában. Ezen kívül szeretném megköszönni geológus barátaim, *Telek Dominik* és *Gregorits Máté* segítségét is.



44. ábra A danitzpusztai gyűjtések során készült képek. Balra fent Gregorits Máté geológus hallgató sütkérezik a napon, jobbra fent az aznapi zsákmány, balra lent két napi gyűjtés alkalmával talált fossziliák, jobbra lent Ákos Dóra (én) a bánya kérőinek (gyurgyalagok) tetszeleg.

FELHASZNÁLT IRODALOM

- Arnason, U., Gullberg, A., Janke, A., & Kullberg, M. (2007). Mitogenomic analyses of caniform relationships. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 45(3), 863–874. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2007.06.019>
- Astibia, H. et al. (1984). Mamíferos del Mioceno Medio de Tarazona de Aragón. In *I Congreso Español de Geología 1984* (Vol. 1, pp. 383–390).
- Barycka, E. (2007). Evolution and systematics of the feliform Carnivora. *Mammalian Biology*, 72(5), 257–282. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2006.10.011>
- Bastl, K. et al. (2018). The Carnivora (Mammalia) from the middle Miocene locality of Gračanica (Bugojno Basin, Gornji Vakuf, Bosnia and Herzegovina). *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 100(2), 307–319. <https://doi.org/10.1007/s12549-018-0353-0>
- Bellani, G. G. (2019). Order of carnivores (Carnivora). In *Elsevier eBooks* (pp. 1–12). <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-816503-4.00001-5>
- Belyaeva, E. I. (1948). *Catalogue of Tertiary Fossil Sites of the Land Mammals in the U.S.S.R.*
- Bernor, R. L., Kordos, L., & Rook, L. (2005). Multidisciplinary research at Rudabánya. *Palaeontographia Italica*, 90, 9–10.
- Brehm, A. E., Haacke, W., Pechuël-Loesche, E., & Schmidtlein, R. (1895). *The animals of the world. Brehm's life of animals*. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.54984>
- Cserpák, F. (2018). Középső-miocén sziláscet (Cetacea: Mysticeti) humerusok a Pécs, danitzpusztai homokbányából. *Földtani Közlöny*, 148(3): 255–272.
- De Bonis, L. (2015). Revival of a species of the rare European Oligocene amphicyonid *Goupilictis* Ginsburg, 1969 (Mammalia, Carnivora, Amphicyonidae). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 35(5), e969401. <https://doi.org/10.1080/02724634.2015.969401>
- De Bonis, L., Peigné, S., & Hugueney, M. (1999). Carnivores féloïdes de l'Oligocène supérieur de Coderet-Bransat (Allier, France). *Bulletin de la Société Géologique de France*, 170, 939–949.
- Faurby, S., Morlo, M., Werdelin L. (2021). CarniFOSS: A database of the body mass of fossil carnivores. *Global Ecology and Biogeography* <https://doi.org/10.1111/geb.13369>
- Fejfar, O., & Heizmann, E. (2015). An illustrated summary of the lower Miocene carnivores (Mammalia, Carnivora) of Tuchořice, Czech Republic. *Historical Biology*, 28(1–2), 316–329. <https://doi.org/10.1080/08912963.2015.1029923>
- Flynn, J. J., & Nedbal, M. A. (1998). Phylogeny of the Carnivora (Mammalia): Congruence vs. incompatibility among multiple data sets. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 9(3), 414–426.
- Flynn, J. J., Finarelli, J. A., Zehr, S., Hsu, J., & Nedbal, M. A. (2005). Molecular Phylogeny of the carnivora (Mammalia): Assessing the impact of increased sampling on resolving enigmatic relationships. *Systematic Biology*, 54(2), 317–337. <https://doi.org/10.1080/10635150590923326>
- Frick, C. (1926). The *Hemicyoninae* and an *American Tertiary bear*. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 56(1):1-119.
- Gagnaison, C. et al. (2017). À propos de quelques dents et os de Mammifères Carnivores du Miocène de l'Anjou-Touraine. *Symbioses, nouvelle série*, 35-36, 47–60.
- Géczy, B. (1993). *Ősállattan: Vertebrata paleontologia*. Nemzeti Tankönyvkiadó.
- Ginsburg, L. (1999). Order Carnivora. In Rössner, G. E., & Heissig, K. (1999). *The Miocene Land Mammals of Europe* (pp. 109-148).

- Ginsburg, L. (2002). Les carnivores fossiles des sables de l'Orléanais. *Annales de Paléontologie*, 88, 115–146. [https://doi.org/10.1016/S0753-3969\(02\)00010-7](https://doi.org/10.1016/S0753-3969(02)00010-7)
- Ginsburg, L., & Morales, J. (1996). *Lartetictis* and *Adroverictis*, two new genera of Melinae Mustelidae, Carnivora, Mammalia from the Miocene of the Old World *Lartetictis* et *Adroverictis*, nouveaux genres de Melinae Mustelidae, Carnivora, Mammalia du Miocene de l'Ancien Monde. 184, 663.
- Ginsburg, L., & Morales, J. (1998). *Les Hemicyoninae (Ursidae, Carnivora, Mammalia) et les formes apparentées du Miocène inférieur et moyen d'Europe occidentale*. *Annales de Paléontologie*, 84(1), 71–123. Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S0753-3969\(98\)80001-4](https://doi.org/10.1016/S0753-3969(98)80001-4)
- Goillot, C., Blondel, C., & Peigné, S. (2008). Relationships between dental microwear and diet in Carnivora (Mammalia) — Implications for the reconstruction of the diet of extinct taxa. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 271(1–2), 13–23. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2008.09.004>
- Gunnell, G. F. (1998). Creodonta. In C. M. Janis, K. M. Scott, & L. L. Jacobs (Eds.), *Evolution of Tertiary Mammals of North America, Volume 1: Terrestrial Carnivores, Ungulates, and Ungulatelike Mammals* (pp. 91–109). Cambridge University Press.
- Heissig, K. (1989). The faunal succession of the Bavarian Molasse reconsidered: Correlation of the MN5 and MN6 faunas. In E. H. Lindsay, V. Fahlbusch, & P. Mein (Eds.), *European Neogene Mammal Chronology* (pp. 181–192). NATO ASI Series, Plenum Press.
- Heizmann, E. P. J. (1973). *Die tertiären Wirbeltiere des Steinheimer Beckens. Teil V. Die Carnivoren des Steinheimer Beckens. B. Ursidae, Felidae, Viverridae sowie Ergänzungen und Nachträge zu der Mustelidae*. *Palaeontographica Supplement* 8 (5B), 1–95.
- Hillson, S. (2005). Teeth. <https://doi.org/10.1017/cbo9780511614477>
- Hu, Y., Meng, J., Wang, Y., & Li, C. (2005). Large Mesozoic mammals fed on young dinosaurs. *Nature*, 433(7022), 149–152. <https://doi.org/10.1038/nature03102>
- Hunt, R. M. (1991). Evolution of the Aeluroid Carnivora: Hyaenid affinities of the Miocene carnivoran *Tungurictis spocki* from Inner Mongolia. *American Museum Novitates*, 3030, 1–25.
- Hunt, R. M. (1996). Biogeography of the order Carnivora. In J. L. Gittleman (Ed.), *Carnivore behavior, ecology, and evolution* (pp. 485–541). Cornell University Press.
- Hunt, R. M., Jr. (2003). *Intercontinental migration of large mammalian carnivores: Earliest occurrence of the Old World bearded dog Amphicyon (Carnivora, Amphicyonidae) in North America*. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 2003(279), 77–115. [https://doi.org/10.1206/0003-0090\(2003\)279<0077>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1206/0003-0090(2003)279<0077>2.0.CO;2)
- Jablonski, D. (1994). Extinctions in the fossil record. *Philosophical Transactions of the Royal Society B Biological Sciences*, 344(1307), 11–17. <https://doi.org/10.1098/rstb.1994.0045>
- Janis, C. M et al. (1998). Carnivorous mammals. In C. M. Janis, K. M. Scott, & L. L. Jacobs (Eds.), *Evolution of Tertiary Mammals of North America, Volume 1: Terrestrial Carnivores, Ungulates, and Ungulatelike Mammals* (pp. 73–89). Cambridge University Press.
- Juhász, T. J. (2006). A danitz-pusztai homokbánya porcosshal maradványainak vizsgálata. *Folia Historico-Naturalia Musei Matraensis*, 30, 9-24.
- Kargopoulos, N. (2022). *The carnivorans (Carnivora, Mammalia) from the hominid locality of Hammerschmiede (Bavaria, Germany)* (Doctoral dissertation). Mathematisch-Naturwissenschaftliche Fakultät, Universität Tübingen. <https://doi.org/10.15496/publikation-72276>

- Kargopoulos, N. et al. (2021). A review of *Semigenetta* (Viverridae, Carnivora) from the Miocene of Eurasia based on material from the hominid locality of Hammerschmiede (Germany). *Geobios*, 69, 25–36. <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2021.07.001>
- Kargopoulos, N. et al. (2022). The exceptionally high diversity of small carnivorans from the Late Miocene hominid locality of Hammerschmiede (Bavaria, Germany). *PLoS ONE*, 17(7), e0268968. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0268968>
- Kargopoulos, N. et al. (2024). The carnivoran guilds from the Late Miocene hominid locality of Hammerschmiede (Bavaria, Germany). *Geobios*. <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2024.02.003>
- Kazár, E., Kordos, L., & Szónoky, M. (2007). Danitzpuszta homokbánya: Pannóniai emelet. In J. Pálfi & P. Pazonyi (Szerk.), *Őslénytani kirándulások Magyarországon és Erdélyben* (pp. 131–132). Hantken Kiadó.
- Konrád, G., Kordos, L., & Sebe, K. (2010). Mecsek, Pécs, danitz-pusztai homokbánya: Őslényvadászat a Pannon-tó peremén. In J. Haas (Szerk.), *A múlt ősvényein: Szemelvények Magyarország földjének történetéből* (pp. 158–162). Magyarhoni Földtani Társulat.
- Koretsky, I. A. (2001). *Morphology and systematics of Miocene Phocinae (Mammalia: Carnivora) from Paratethys and the North Atlantic region*. *Geologica Hungarica, Series Palaeontologica*, 54. Geological Institute of Hungary.
- Koretsky, I. A., Ray, C. E., & Peters, N. (2012). A new species of *Leptophoca* (Carnivora, Phocidae, Phocinae) from both sides of the North Atlantic Ocean (Miocene seals of the Netherlands, part I). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32(2), 405–421.
- Koretsky, I., Rahmat, S., & Peters, N. (2014). Remarks on correlations and implications of the mandibular structure and diet in some seals (Mammalia, Phocidae). *Vestnik Zoologii*, 48(3), 255–268. <https://doi.org/10.2478/vzoo-2014-0029>
- Kormos, T. (1935). Adatok a Parailurus-nem ismeretéhez. *Annales Instituti Regii Hungarici Geologici*, 30(2), 1–2.
- Kuss, S. (1962). Bulletin de la Société d'histoire naturelle de Toulouse. Gallicia. <https://gallica.bnf.fr/ark:/12148/bpt6k6556569c/F36.item.r=kuss>
- Law, C. J. (2019). Evolutionary shifts in extant mustelid (Mustelidae: Carnivora) cranial shape, body size and body shape coincide with the Mid-Miocene Climate Transition. *Biology Letters*, 15(5), 20190155. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2019.0155>
- Magyar, I. (2010). A Pannon-medence ősföldrajza és környezeti viszonyai a késő miocénben. GeoLittera Kiadó, Szeged, 140 p.
- Mayda, S., Koufos, G. D., Kaya, T., & Gul, A. (2014). New carnivore material from the Middle Miocene of Turkey. Implications on biochronology and palaeoecology. *Geobios*, 48(1), 9–23. <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2014.11.001>
- McLellan, B., & Reiner, D. C. (1994). A review of bear evolution. *Bears Their Biology and Management*, 9, 85. <https://doi.org/10.2307/3872687>
- Morales, J. et al. (2021). The Amphicyoninae (Amphicyonidae, Carnivora, Mammalia) of the early Miocene from Tuchořice, the Czech Republic. *Fossil Imprint*, 77(1), 126–144. <https://doi.org/10.37520/fi.2021.011>
- Morlo, M. et al. (2010). Ecomorphological analysis of carnivore guilds in the Eocene through Miocene of Laurasia. In A. Goswami & A. Friscia (Eds.), *Carnivore evolution: New views on phylogeny, form, and function* (pp. 269–310). Cambridge University Press.
- Morlo, M. et al. (2021). A new quantitative approach for guild analyses reveals the evolution of the carnivoran (Mammalia) guild at the Upper Miocene Proto-Rhine (Germany). *Historical Biology*, 34(8), 1337–1346. <https://doi.org/10.1080/08912963.2021.1970153>

- Morlo, M., Peigné, S., & Nagel, D. (2004). A new species of *Prosansanosmilus*: implications for the systematic relationships of the family Barbourfelidae new rank (Carnivora, Mammalia). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 140(1), 43–61. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2004.00087.x>
- Nagel, D., Stefen, C., & Morlo, M. (2009). The carnivoran community from the Miocene of Sandelzhausen (Germany). *PalZ*, 83(1), 151–174. <https://doi.org/10.1007/s12542-009-0008-6>
- Nagymarosy, A. (2010). *Paleogén rétegtan és ősföldrajz*. Urbis Könyvkiadó.
- Ósi, A., & Mészáros, L. (2020). Gerinces fossziliák és kutatásuk a Kárpát-medencében. *Földtani Közlöny*, 150(3), 375–396. <https://doi.org/10.23928/Foldt.kozl.2020.150.3.375>
- Peigné, S. (2012). Les Carnivora de Sansan. In: Peigné, S., Sen, S. (Eds), *Mammifères de Sansan. Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 203, pp. 559–660.
- Peigné, S. (2016). Carnivora. *Geodiversitas*, 38(2), 197–224. <https://doi.org/10.5252/g2016n2a4>
- Peigné, S., & Heizmann, P. J. (2003). The Amphicyonidae (Mammalia: Carnivora) from Ulm-Westtangente (MN2, Early Miocene), Baden-Württemberg, Germany: Systematics and ecomorphology. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde. Serie B, Geologie und Paläontologie*, 343, 1.
- Peigné, S., et al. (2006). New data on carnivores from the Middle Miocene (Upper Aragonian, MN 6) of Arroyo del Val area (Villafeliche, Zaragoza Province, Spain). *Estudios Geológicos*, 62(1). <https://doi.org/10.3989/egol.0662131>
- Pickford, M. (2007). Revision of the Mio-Pliocene bunodont otter-like mammals of the Indian Subcontinent. *Estudios Geológicos*, 63(1). <https://doi.org/10.3989/egol.07631192>
- Pickrell, J. (2019). How the earliest mammals thrived alongside dinosaurs. *Nature*, 574(7779), 468–472. <https://doi.org/10.1038/D41586-019-03170-7>
- Popowics, T., & Priti Mulimani. (2023). *Mammalian dental diversity: an evolutionary template for regenerative dentistry*. 4. <https://doi.org/10.3389/Fdmed.2023.1158482>
- Rahmat, S. J., & Koretsky, I. (2016). First Record of Postcranial Bones in *Devinophoca emryi* (Carnivora, Phocidae, Devinophocinae). *Vestnik Zoologii*, 50(1), 71–84. <https://doi.org/10.1515/vzoo-2016-0009>
- Robles, J. M. et al. (2013). New *Pseudaelurus* and *Styriofelis* remains (Carnivora: Felidae) from the Middle Miocene of Abocador de Can Mata (Vallès-Penedès Basin). *Comptes Rendus Palevol*, 12(2), 101–113. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2013.02.001>
- Rose, K. (2006). The beginning of the age of mammals. In *Johns Hopkins University Press eBooks*. <https://doi.org/10.56021/9780801884726>
- Rössner, G. E., & Heissig, K. (1999). *The Miocene Land Mammals of Europe*.
- Salesa, M. J., Peigné, S., Antón, M., & Morales, J. (2010). Evolution of the family Ailuridae. In *Elsevier eBooks* (pp. 27–41). <https://doi.org/10.1016/b978-1-4377-7813-7.00003-3>
- Sato, J. J. et al., (2012). Evolutionary and biogeographic history of weasel-like carnivorans (Musteloidea). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 63(3), 745–757. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2012.02.025>
- Sebe, K. et al. (2021b). A tengertől a Pannon-tóig: a Pécs-Danitz-pusztai homokbánya miocén ősmaradványai. *Studia Comloensis*, 1.
- Sebe, K., Konrád, G., & Sztanó, O. (2021a). An exceptional surface occurrence: the middle to upper Miocene succession of Pécs-Danitzpuszta (SW Hungary). *Földtani Közlöny*, 151(3), 235–252. <https://doi.org/10.23928/Foldt.kozl.2021.151.3.235>
- Shattuck, M. R., & Williams, S. A. (2010). Arboreality has allowed for the evolution of increased longevity in mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(10), 4635–4639. <https://doi.org/10.1073/pnas.0911439107>

- Simpson, G. G. (1945). The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 85, 1–350. <https://hdl.handle.net/2246/1104>
- Solé, F., Lesport, J., Heitz, A., & Mennecart, B. (2022). A new gigantic carnivore (Carnivora, Amphicyonidae) from the late middle Miocene of France. *PeerJ*, 10, e13457. <https://doi.org/10.7717/peerj.13457>
- Szabó, M., Kocsis, L., Bosnakoff, M., & Sebe, K. (2021). A diverse Miocene fish assemblage (Chondrichthyes and Osteichthyes) from the Pécs-Danitzpuszta sand pit (Mecsek Mts, Hungary). *Földtani Közlöny*, 151(4), 363–409. <https://doi.org/10.23928/Foldt.kozl.2021.151.4.363>
- Tamayo, D. H. (2019). *Sistemática y filogenia de los Hemicyonidae ("Mammalia, Carnivora") del Mioceno de las Cuencas Ibéricas* [Doctoral thesis, Universidad Complutense de Madrid]. Universidad Complutense de Madrid Repository.
- Thenius, E. (1947). Dinocyon thenardi aus dem Miozän Österreichs. *Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften, mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse*, 156, 209–224.
- Turner, A., Antón, M., & Werdelin, L. (2008). Taxonomy and evolutionary patterns in the fossil Hyaenidae of Europe. *Geobios*, 41(5), 677–687. <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2008.01.001>
- Valenciano, A. et al. (2018). New early miocene material of iberictis, the oldest member of the Wolverine lineage (Carnivora, mustelidae, Guloninae). *Journal of Mammalian Evolution*, 27(1), 73–93. <https://doi.org/10.1007/s10914-018-9445-x>
- Valenciano, A., Mayda, S., & Alpagut, B. (2019). First record ofLartetictis(Carnivora, Mustelidae, Lutrinae) in Turkey from the middle Miocene hominoid locality of Paşalar. *Historical Biology*, 32(10), 1361–1376. <https://doi.org/10.1080/08912963.2019.1588894>
- Van Valkenburgh, B. (1999). Major Patterns in the History of Carnivorous Mammals. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 27(1), 463–493. <https://doi.org/10.1146/annurev.earth.27.1.463>
- Webb, S. D., & Opdyke, N. D. (1995). Global climatic influences on Cenozoic land mammal faunas. In Board on Earth Sciences and Resources (Ed.), *Effects of past global change on life* (pp. 184–208). National Academy of Sciences.
- Werdelin, L. (1996). 17. Carnivoran Ecomorphology: a Phylogenetic Perspective. In *Cornell University Press eBooks* (pp. 582–624). <https://doi.org/10.7591/9781501745829-024>
- Werdelin, L. (2005). The Carnivora of Rudabánya (MN 9, Late Miocene, Hungary). *Palaeontographia Italica*, 90, 163–180.
- Werdelin, L. et al. (2010). Phylogeny and evolution of cats (Felidae). In D. W. Macdonald & A. J. Loveridge (Eds.), *Biology and conservation of wild felids*. Oxford University Press.
- Werdelin, L., & Solounias, N. (1991). The Hyaenidae: Taxonomy, systematics, and evolution. *Fossils and Strata*, 30, 1–104. Oslo. <https://doi.org/10.1111/issn.0300-9491>
- Willemsen, G. F. (1992). A revision of the Pliocene and Quaternary Lutrinae from Europe. *Scripta Geologica*, 101, 1–115.
- Wilson, D. E., & Mittermeier, R. A. (Eds.). (2014). *Handbook of the mammals of the world* (Vol. 4). Lynx Ediciones. ISBN 978-84-96553-93-4.