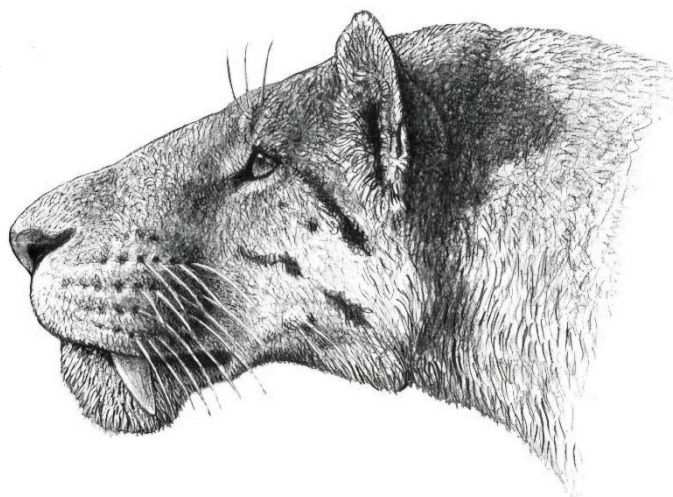


Az első *Homotherium latidens* fosszlília Magyarországon: a faj paleontológiai áttekintése

Tudományos diákköri munka



Hári Bence Péter
Földtudományi BSc
5. félév

Témavezető:
Dr. Kovács János, egyetemi tanár

PTE TTK Földrajz és Földtudományi Intézet
2024



Tartalomjegyzék

Abstrakt:	2
1. Bevezetés:.....	2
2. Kutatástörténeti áttekintés	3
3. Magyarországi lelőhely:	5
4. Anyag és módszertan	8
5. Eredmények.....	8
5.1. Mikrokopások.....	8
5.2. Fogmorfológia.....	11
6. Homotherium latidens	13
6.1. Taxonómia.....	13
6.2. Genetika	13
6.3. Megjelenés	18
6.4. Mozgás	22
6.5. Vadászati stílus.....	22
6.6. Szociális viselkedés.....	25
6.7. Kihalásának oka	26
7. Konklúzió	26
8. Köszönetnyilvánítás	27
9. Irodalom	27
10. Melléklet (nyers adatoka GMM vizsgálatokhoz).....	34

Absztrakt:

Ez a tanulmány a *Homotherium latidens*, a pliocén–pleisztocén kor egyik legkiemelkedőbb kardfogú ragadozójának részletes vizsgálatát mutatja be, különös hangsúlyt fektetve a közép-európai, különösen magyarországi fosszilis leletekre. A *Homotherium latidens*, amely mintegy 4 millió évvel ezelőtt jelent meg Afrikában, majd Euráziában, Észak- és Dél-Amerikában terjedt el, anatómiai és ökológiai szempontból egyedülálló evolúciós folyamat eredménye. Testfelépítése a nagy testű zsákmányok elejtésére és hosszú távú üldözésére specializálódott, miközben ökológiai szerepe jelentős eltéréseket mutatott a modern nagymacskákkal szemben.

A kutatás részletesen bemutatja a Kozármisleny környékén felfedezett fosszilis leleteket, különösen a fogak mikroszkopikus kopásmintázatának vizsgálatát. Az eredmények arra utalnak, hogy a *H. latidens* táplálkozási ökológiája szorosan kapcsolódott a nagy testű növényevők, például a fiatal ormányosok és nagytestű kérődzők zsákmányolásához. A fogazati morfológia, különösen az erősen lapított és hosszúkás szemfogak, az olyan nagy zsákmány gyors leterítésére utalnak, amelynek megölése speciális vadászati technikákat igényelt.

Anatómiai jellemzői, például a viszonylag hosszú végtagok és az erős nyaki izmok, a hosszú távú futásra és a közepes sebességű üldözésre optimalizáltak, miközben csökkentették az egyéni zsákmánykezelési képességeket. Ezért feltételezhető, hogy a *H. latidens* csoportos vadászati stratégiát alkalmazott, amely nemcsak a zsákmány elejtését tette hatékonyabbá, hanem védelmet nyújtott a versengő csúcsragadozókkal, például a pleisztocén oroszánokkal és óriáshiénákkal szemben.

A genomikai vizsgálatok megerősítik, hogy a *H. latidens* jelentős genetikai különbségeket mutat a modern macskafélékhez képest. Mitokondriális és nukleáris DNS-elemzések alapján egy korábban elágazó, önálló evolúciós ágat képvisel, amely alkalmazkodási stratégiái révén egyedi helyet foglal el a pleisztocén ragadozó közösségekben. A *Homotherium latidens* kihalása a középső pleisztocén során valószínűleg az éghajlatváltozás, az élőhelyek fragmentációja, a nagy testű ragadozók közötti versengés és az emberi tevékenység, különösen a *Homo heidelbergensis* megjelenésének kombinációjára vezethető vissza.

A tanulmány nemcsak a *Homotherium latidens* biológiájáról és viselkedéséről nyújt átfogó képet, hanem hozzájárul a plio-pleisztocén ökoszisztémák és ragadozó-zsákmány kapcsolatok komplexitásának mélyebb megértéséhez is, különös tekintettel a magyarországi leletek paleontológiai jelentőségére.

1. Bevezetés:

A plio-pleisztocénben élt kardfogú macskáról, *Homotherium latidens* (Owens, 1846), igen kevés lelet anyaga maradt fenn számunkra. Európa szerte számos lelőhelyen ugyan felfedezték ennek az állatnak a maradványait, köztük Magyarországon is, de ezeket is csak hiányosan, néhány darabját találták meg. Teljes csontváz még nem került elő. Bár csekély leletszámmal rendelkezünk, ettől függetlenül sokat tudunk a *H. latidens*-ről, főleg más, hozzá igen hasonló

nagymacska végett, viszont konkrét összefoglaló munka magyar nyelven még nem készült erről az érdekes állatról. Ezért a dolgozatomban egy hiánypótló írás lenne, melyben szeretném részletesebben bemutatni a kardfogú macska genetikai és taxonómiai hátterét, megjelenését és viselkedését, továbbá kihalásának okát, illetve a Magyarországi lelőhelyen talált *Homotherium latidens* felső és alsó szemfogáról készült műszeres analitikai vizsgálat eredményeit.

2. Kutatástörténeti áttekintés

H. latidens leletek igen szegényesek és szórványosan találhatók meg egész Európa szerte és azon kívül. Ebben a témában megvalósult kutatások, igen nagy területet fednek le, a legtöbb publikált adat Nyugat- és Dél-Európából származik, illetve csekély számban, de Közép-Európából is ismertek publikációk, továbbá Afrikában (Werdelin et al., 2006) és Kínában is (Jiangzuo et al., 2022; Tong et al., 2023) írtak le *H. latidens* leleteket. Nyugat-Európából főként Németországból (Conard et al., 2022; Janssens et al., 2019; Serangeli et al., 2014) Angliából (Barnett, 2014; Lewis et al., 2010; McFarlane et al., 2013; Stuart et al., 2001) és Spanyolországból (Domingo et al., 2017; Gómez-Olivencia et al., 2015; Rodríguez-Gómez et al., 2017; Viseras et al., 2006) származnak, Dél-Európából Olaszországból (Ghezzo et al., 2014; Pavia et al., 2012; Sardella et al., 2012, 2018) ismert a legtöbb adat. Közép-Európából Romániából (Werdelin et al., 2023) és Magyarországról (Varga et al., 2010) ismertek leletek. Kutatásom során próbáltam minden olyan publikációt szemügyre venni, amiben megemlítesben részesült nagymacskánk és leleteket is találtak belőle.

Az első leleteket Angliában, a Devonshire-i Kent's Cavern-ben találták meg. Kent's Cavern Anglia délnyugati partján található, Torquay külvárosában, mely az egyik leggazdagabb fosszília lelőhely. John MacEnery (1796-1841) volt az első, aki komolyabb ásatást tervezett a Kent's Cavern-i lelőhelyen, majd 1826 januárjában az úgynevezett „farkas barlang” területen 5 darab, számára ismeretlen élőlény szemfogát sikerült találnia, amiket később Baron Cuvier sikeresen meghatározott és „*Ursus cultridens*”-ként írt le, Val d'Arno-ból (Pengelly, 1868). Később Richard Owen 1844-ben újra határozta a taxont *Machairodus latidens* (Owen, 1846), később *Homotherium latidens*-é és így az ő általa leírt leletegyüttes lett a holotípus. MacEnery leletei a barlang aljzatáról kerültek elő (Austen, 1842), viszont nem készült rétegtani leírás. Viszont van viszonyítási alapunk, hogy pontosan hol találhatta őket, mivel Pengelly (1869) szisztematikus ásatásainak köszönhetően 1872. július 29-én *H. latidens* metszőfogakat sikerült találnia a barlang aljzatán, amiket pontosan leírt, hogy hol találta meg a barlangon belül. Azonban sokáig vita tárgya volt az itt talált *H. latidens* lelet, mivel Angliában csakis ebben a barlangban találtak késő pleisztocén üledékben maradványokat, máshol nem. Így, mikor találtak még ebben a barlangban késő pleisztocén hiéna és közép pleisztocén barlangi medve maradványokat és ezen állatok fogait össze hasonlították egymással és fluor- és uránfelvételi profiljainak nagyfelbontású elemzése után arra a következtetésekre jutottak, hogy a *H. latidens* maradványok külső környezetből származtathatók és nagyvalószínűséggel már fosszíliaaként kerültek a kontinensről a barlangba a leletek, ami egy fontos bizonyítékot zár ki arról, hogy a késő pleisztocénben Északnyugat-Európában élhettek *H. latidens*-ek (McFarlane et al., 2013). Viszont ez a feltételezés később megdőlt, mivel 1877-ben William Boyd Dawkins a Robin

Hood's barlangban, Creswell Cragsben talált egyetlen *H. latidens* szemfogát (Dawkins & Sanford, 1866), amit később izotópos vizsgálatok alá vetettek. Az eredmények részlegesen megerősítették, hogy a lelet részese a Creswelli-lelőhelynek. A végül tovább bonyolódott a brit *H. latidens* korolása, mikor az Északi-tengerből egy kotrás során *H. latidens* állkapocs leletet találtak, amit radiokarbonos vizsgálat alá vetettek és arra a következtetésre jutottak, hogy a fosszília kora $27,650 \pm 280$ évre datálható (Reumer et al., 2003). Ha a radiokarbonos korolás igaz, akkor lehetséges volt az, hogy a faj még megtalálható volt a késő pleisztocénben az angol szigeteken. Továbbá *H. latidens* leleteket találtak Derbyshire-i Dove Holes-ban, illetve Dél-Angliában.

2012 őszén Németországban a Schöningen 13 II-4-es jelölésű lelőhelyen egy 300,000 ezer éves paleolit rétegben *H. latidens* fogakat és csont maradványokat tártak fel, amik Európa egyik rétegtanilag legfiatalabb leletei közé sorolhatók. Sokat hozzá adott az Európai *H. latidens* leletanyaghoz ez a felfedezés, mivel egy jól dokumentált archeológiai rétegből származnak. A *H. latidens* leletek ezen a lelőhelyen az ún. poszt-villafrancai korból valók (Sotnikova et al., 2009), ami a MIS 9-es időszakra datálható (320 000-300 000 év). Ezen a lelőhelyen találtak Obere Berme-ben (a lelőhely déli területe) 7 fogat, egy felkarcsont töredéket a Speersockel területen (itt találtak egy fa lándzsát, innen a neve) és 6 nagyobb darab és több kisebb darabból álló neurocranium maradványt a Schöningen 13II-4e számú lelőhelyen, illetve lapocka töredéket is találtak már itt a paleontológusok (Serangeli et al., 2014). Továbbá, leleteket találtak még Untermassfeld-en.

Olaszországban számos helyen találtak már *H. latidens* leleteket. Egyik ilyen lelőhely Monte Peglia, (ami a nyugati Umbriai Appenninek egyik magaslata.), A Peglia-hegy az Amerini-hegység gerincéhez tartozik, a Conca Ternana és az orvietói Tiberis-völgy között, ahol gyakran találhatók paleokarsztos üregek vagy mikroüregek másodlagos törmelékes kitöltéssel. Ezen a területen számos nagytestű emlős, köztük *H. latidens*-t (Basilici et al. 1991, Sardella & Iurino, 2012) írtak le. Ezen a területen Sardella & Iurino (2012) néhány izolált fogat, illetve számos ujjperc töredéket és kézközépcsontok töredégeit találták meg (Sardella & Iurino, 2012). Az itt talált leletek egy nagyobb macskához tartozhatott, mint amit Pirro Nord-on; (Pavia et al., 2012; Petrucci et al. 2013.) fedeztek fel, illetve morfológiájukat tekintve, főleg az egyik felső szemfognak, jobban hasonlítanak a *Homotherium crenatidens* Fabrini (1890) nagymacskához, amit 1890-ben fedeztek fel Untermassfeld-en (Hemmer, 1999).

Pirro Nord lelőhely Dél-Olaszországban található Apricena közelében, ahol közel 100 gerinces élőlény maradványait írták 1970-es évek óta (Freudenthal, 1971). Ezen maradványok között, közel 14 fajta ragadozó gerinces élőlény található meg, köztük *H. latidens* is. A leletek a villafrancai rétegsorból származnak, ami körül-belül 6 méter vastag. A maradványok ebben a rétegben mindenhol megtalálhatók, viszont a középső rétegekben és főként a durva és konglomerátumos rétegekben gazdagabb az előfordulások. A *H. latidens* zászlós hajója a Pirro Nordi ragadozó faunának, hisz ebből az állatból rengeteg lelet került elő. Legalább 7 különböző egyedtől származó leletek találhatók meg, különböző gyűjteményekben. Egy egyed részleges csontváza (koponya, állkapocs és végtagcsontok) található meg a Firenzei Tudományegyetem gyűjteményében, a torinói gyűjteményben található egy fiatalos kardfogú macska állkapcsa, amiben, mint a tej- mint a csontfogak megtalálhatók. A Sapienza-i gyűjteményben megtalálható

kettő koponya töredék (egy agykoponya rész és egy pofacsont, amin különböző repedések figyelhetők meg), egy állkapocs (rosszul konzervált lelet), izolált fogak, számos végtagsont és hosszúcsont, illetve ujjpercek is megtalálhatók itt. Ezen a területen a fiatalabb kortól az idősebb korosztályba tartozó *H. latidens* leleteket találhatunk itt (Pavia et al., 2012).

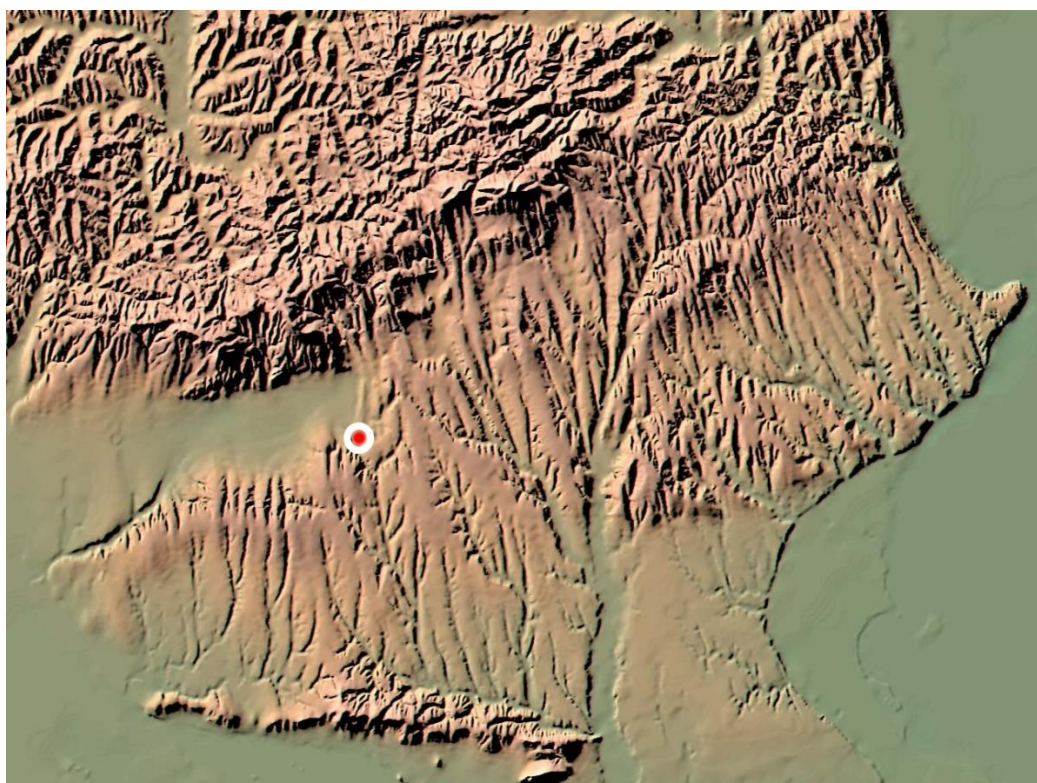


1. ábra: Európai lelőhelyek jelzése, ahol *Homotherium latidens* maradványokat találtak: 1. Dove Holes, Derbyshire; 2. Creswell Crags, Derbyshire; 3. Westbury-Sub-Mendip, Somerset; 4. Cromer, Sidestrand, West Runton, és Bacton, Norfolk; 5. Kessingland, Pakefield és Cove Hithe, Suffolk; 6. Kent's Cavern, Devon; 7. Incarcal; 8. Sierra de Atapuerca; 9. Venta Micena; 10. Senéze; 11. Schöningen 13 II-4-es lelőhely; 12. Ceré Cave, Verona; 13. Collecureti; 14. Monte Peglia; 15. Pirro-Nord; 16. Kozármisleny; 17. Valea Graunceanului; 18. Apollonia.

3. Magyarországi lelőhely:

Magyarországról igen kevés *H. latidens* maradványt tártak fel, mindössze csak 1 lelőhelyről ismert *Homotherium* maradvány. 2008 őszén, a Nagyarpádi-medence és a Dél-baranyai-dombság peremén, Kozármisleny településtől néhány száz méterre Ny-ra, az M6-M60-as autópálya pécsi bekötő szakaszának földmunkálatai során, számos csontmaradvány került a felszínre (2. ábra). Ezek többsége a munkálatok végett megsemmisült, viszont volt számos olyan lelet, ami egész jó állapotban megtudott maradni. Segítség volt a kutatók számára az is, hogy az utat építő cég (Strabarg Zrt., Magyar Aszfalt Kft.) engedélyével és segítségével a kutatóknak sikerült leletet menteni, illetve elkezdhettek feltáró munkálatokat végezni. Ennek köszönhetően a felfedezett rétegben számos - jobbára töredékes – fog- és csont maradvány

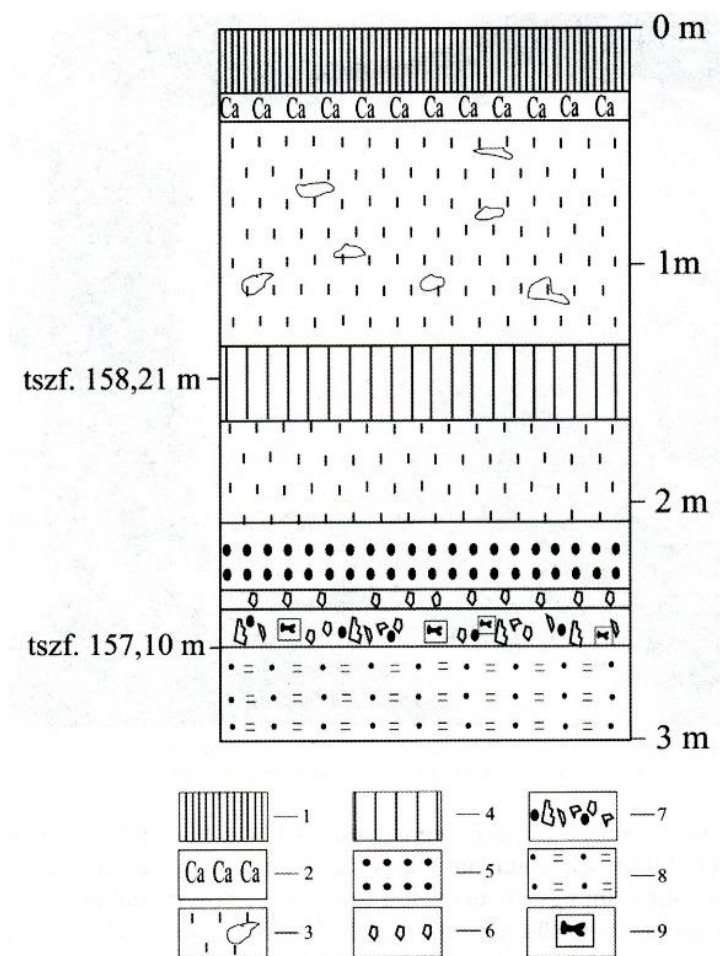
került elő, ami különböző fajoktól származott. Ezek közt volt kettő darab *H. latidens* szemfog, mint alsó, mint felső, amik viszonylag jó állapotban megőrződtek. A lelőhelyen számos más élőlénynek a maradványait is feltárták, amik ennek a területnek az őshonos fajai lehettek. Ezen élőlények a gyapjas mamut (*Mammuthus primigenius*), gyapjas orrszarvú (*Coelodonta antiquitatis*), sztyeppi bölény (*Bison priscus*), óriásszarvas (*Megaloceros giganteus*), barlangi medve (*Ursus spelaeus*), barlangi oroszlán (*Phantera spelaea*), barlangi hiéna (*Crocota spelaea*), őstulok (*Bos primigenius*), ősló (*Equus caballus*), rénszarvas (*Rangifer tarandus*) és a jávorszarvas (*Alces alces*) (Varga et al., 2010).



2.ábra. A lelőhely a Mecsek – Villányi-hg. domborzatárnyékolási térképén. Forrás: <http://lazarus.elte.hu/hun/maps/shading/mecsek.jpg>

3.1. Földtani háttér

A feltárt leletek nemcsak önmagukban értékesek, hanem lehetőséget nyújtanak az őskörnyezeti viszonyok rekonstruálására is. Az ásatás során készült rétegszelvény alapján a felszíni talajréteg alatt mészfelhalmozódási szint található, majd egy körülbelül 1 méter vastag löszréteg következik. Ez alatt egy 40–50 cm vastag fosszilis paleotalaj helyezkedik el, amit újabb, 20–50 cm vastag löszszerű réteg, majd homokréteg és változó szemcseméretű, fossziliákat tartalmazó kavicsréteg követ (3.ábra).



3. ábra. A kozármislenyi faunalelőhely földtani szelvénye (Varga et al., 2010). – 1 – recens talaj; 2 – mészfelhalmozódási szint; 3 – löss, lösszerű üledék löszbabákkal; 4 – paleo-talaj; 5 – folyóvízi homok; 6 – apró kavics; 7 – durva kavics; 8 – pannon üledék; 9 – fosszília

A kavicsréteg, amelyet patakhordaléknak tekintenek, helyenként durva szemcseméretű, sőt, gyermekfej nagyságú gránitgörgetegek is előfordulnak benne. A rétegben megfigyelhetők *Congerina sp.* és *Cardium sp.* maradványai is, például héjtöredékek és kőbelek formájában. A nagyméretű csontok – például mamut-felkarcsont, lapocka, bölénykoponya-töredék – az erodált pannon agyagos-homokos üledékbe ágyazódva maradtak fenn. Az enyhén lejtős felszínt záporpatakok formálták, amelyek több sekélyebb-mélyebb medret hoztak létre. A vízfolyások energiájának csökkenésével a nagyobb fossziliák akadályként szolgáltak, megfogva a kisebb maradványokat, így a leletek gyakran halmozottan kerültek elő. Az ásatás helyén a kavicsréteg és a fossziliák elhelyezkedése a vízfolyások sodorvonalait tükrözi. Az erodált pannon felszín lejtése DDK-i irányt mutat. A kavicsanyag eredetét és szállítási útvonalát fontos tisztázni, mivel a lelőhely a Pécsi-medence legkeletibb, egyben legfiatalabb részén, a Nagyárpádi-medence peremén található (Szabó, 1964; Fábián et al. 2005). Az ásatás eredményei hozzájárulhatnak a Mecsekalja tektonikus vonalának és a késő-pleisztocén öskörnyezet fejlődésének megértéséhez. A kavicsanyag a Nyugati-Mecsekből érkezhetett. A fossziliák lerakódása a medence kialakulása előtti időszakra tehető, mivel a terület ma már nem áll közvetlen

hidrológiai kapcsolatban a Nyugati-Mecsekkel. A kutatók sekélyfúrásokat terveznek, hogy meghatározzák a kavicsréteg pontos kiterjedését és az alapul szolgáló pannon felszín dőlési viszonyait. A leletek eredete továbbra is kérdéses. Az állatok villámárvíz áldozatai lehettek, de az is elképzelhető, hogy a vadászó emberelődök tevékenységéhez köthetők. Ezt az utóbbi feltételezést támasztja alá, hogy a kavicsrétegben pattintott kőeszközök nyomait is megtalálták.

4. Anyag és módszertan

Kutatásunk során a Kozármislenyben talált szemfogakat vizsgáltuk elektronmikroszkóppal (SEM), melynek során első sorban a fogak morfológiai jellemzőire (recézettség), illetve a felszínen található mikrokopásokra fókuszáltunk. Az itt kapott eredményekkel következtethetünk arra, hogy az állat milyen táplálkozási szokást folytathatott. Fontos az elején leszögezni, hogy a leletek a Pécsi Janus Pannonius Természettudományi Múzeumból származnak, ahol költözés végett csak az egyik felső szemfoghoz tudtunk hozzáférést kapni, így csak ennek a felső fognak a vizsgálataiból származó eredményt fogom a továbbiakban részletezni. A mintákat alacsony vákuumban (40-50 Pa) vizsgáltuk Jeol JSM IT-500 HR pásztázó elektronmikroszkóppal különböző (150-500×) nagyításokkal.

Mindezen felül a dolgozatom írása során tudatosan használtam mesterséges intelligenciát, legfőképpen az absztrakt és a konklúzió részen, ahol összefoglalni kellett csak a dolgozatot, a dolgozatom többi részén nem használtam azt. Munkám során a chatGPT-nek a GPT-4-es modelljét alkalmaztam.

5. Eredmények

5.1. Mikrokopások

A fogak mikroszkopikus kopási mintázatának elemzése fontos lehetőség ad a fogak használatára és a táplálkozásra való következtetés levonására a kihalt és fennmaradt állatok esetében. A fogak mikrokopásában mutatkozó különbségeket például több főemlőscsoport táplálkozásában és viselkedésében mutatkozó finom különbségekkel hozták összefüggésbe. Ezenkívül az évszakos körülmények (pl. eső és hőmérséklet) által okozott, az erőforrások elérhetőségében bekövetkező változásokkal kapcsolatos táplálkozási preferenciák összefüggést mutattak bizonyos fajok fogak mikrokopási mintázatának évszakos különbségeivel (Bullington, 1988; Teaford, 1985, 1988; Teaford és Robinson, 1989).

A *H. latidens* szemfogain nagyobb recék láthatóak, mint a *Smilodon* kardfogain, melyek szélein finom recézettség található. A gerincesek különböző csoportjain, például a krokodiloknál és a dinoszauruszoknál a fogakon található recézettség funkcionális jelentősége arra utal, hogy a recék a fogazat magassága által meghatározott mélységig hatolnak az áldozatba. A harapás és a vágás mellett a recék a fogak visszahúzásakor a szorítást és a szakítást is segíti (Abler, 1992).

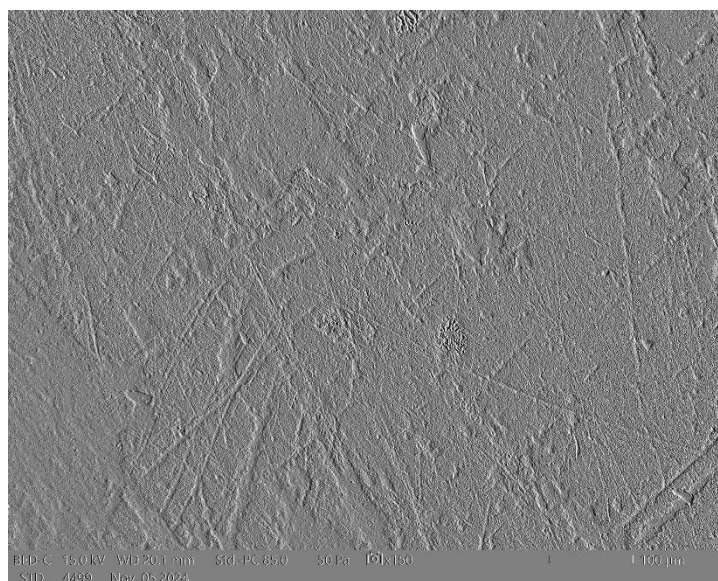
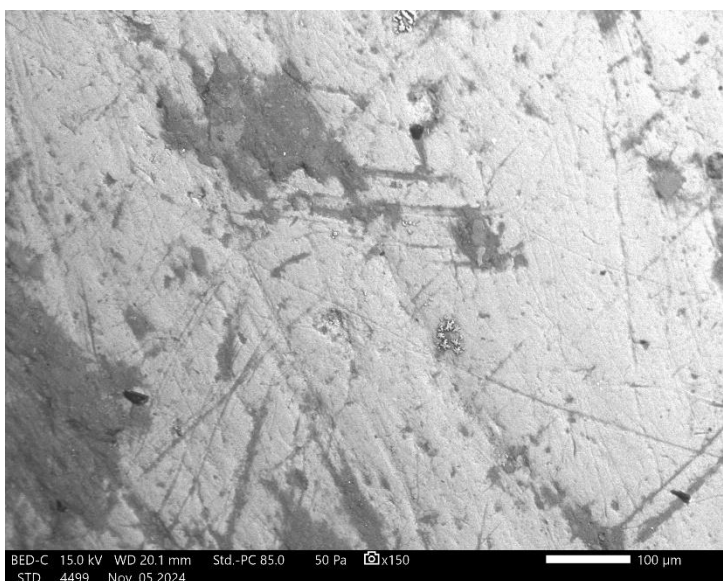
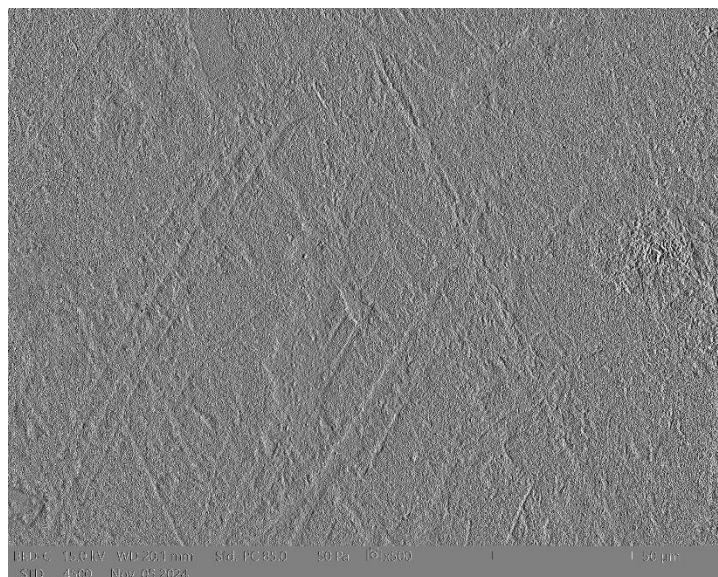
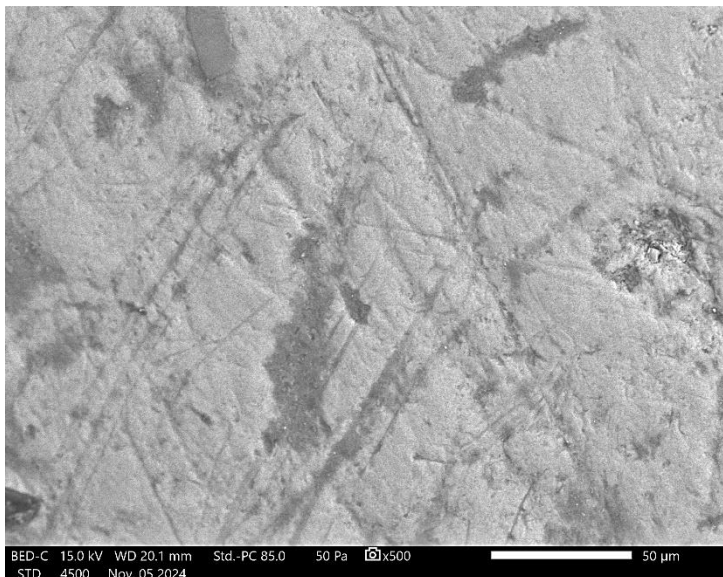
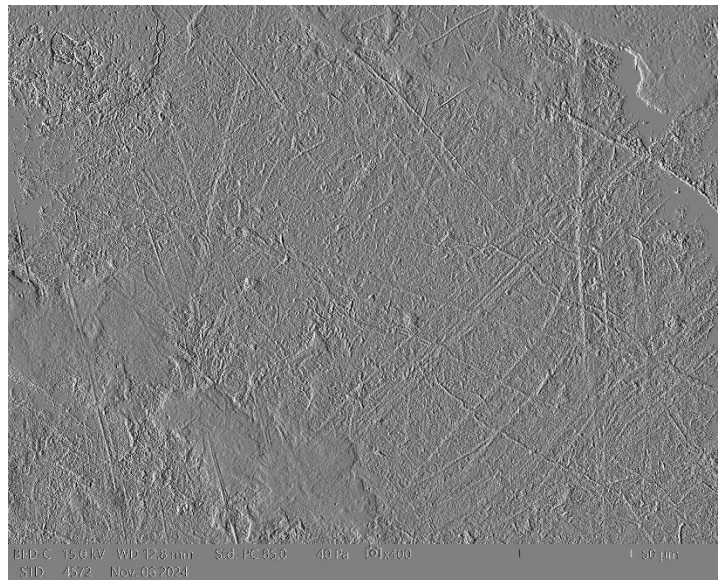
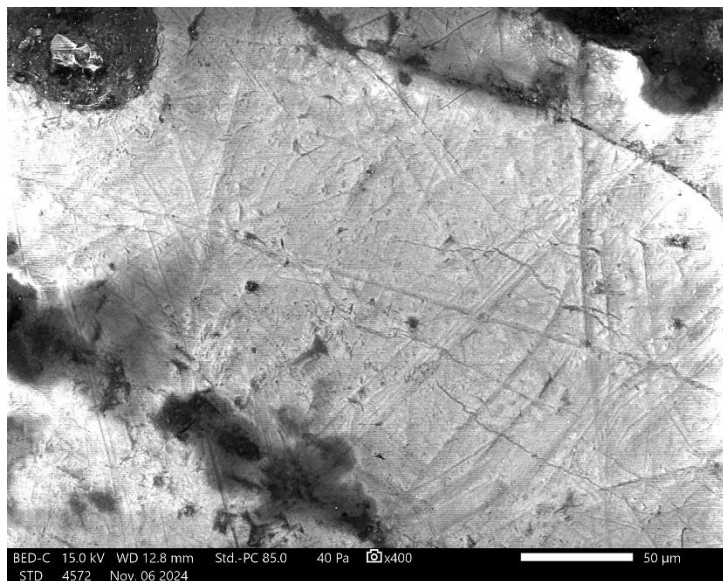
Anyonge (1996) szerint a *Homotherium* szemfogai valószínűleg hatékonyabban tépték a zsákmányt, mint a *Smilodon*éi.

Mikrokopás nyomait kerestem a kardfogak hegyénél és feljebb a fogzománc felületén. A mikrokopás jellemzői ezen a területen valószínűleg a fog-élelmiszer-fog érintkezés során keletkeztek. A bőr-, hús-, csont- és ínszövetdarabok kihúzása a hasított testből valószínűleg a karcolások kialakulását eredményezte. A karcolások vagy gödrök kialakulása függhet a csont és a hús arányától a táplálékban, a harapás jellegétől és a zománc szerkezetétől (Figueirido et al., 2018; Van Valkenburgh et al., 1990; Anyonge 1996).

A *H. latidens* általában sok olyan mikrokopási jellemzővel rendelkezik, amely hasonlít a többi macskafélééhez, mint pl. a gepárdok és az afrikai oroszlánok. Anyonge (1996) munkájában olvashatjuk, hogy a *Smilodon* nem mutatott következetes hasonlóságot a mikrokopás jellemzői tekintetében a szemfogakon, és a többi vizsgálatba bevont ragadozók közül, ami arra utal, hogy az ölési stílusa és esetleg a táplálkozási preferenciája eltérő volt, mint a modern ragadozóké. Lehet, hogy a *Smilodon* a felső szemfogait a gyilkoláshoz használta, de a táplálkozáshoz nem, ami kevés mikrokopás (karcolás) kialakulását eredményezte.

A mikrokopás nagy sűrűsége *H. latidens* fogain valószínűleg a gyilkolási stílusának köszönhető, amelynek során a potenciális zsákmányt számos harapásnak vetette alá, mielőtt megölte volna a zsákmányát. Az is lehetséges, hogy a mikrokopás jellemzői a fogakon a zsákmány elejtése után és a táplálkozás során alakulnak ki.

Figueirido et al. (2018) munkáját alapul véve arra a következésre jutottam, hogy a *H. latidens* valószínűleg egy olyan ragadozó viselkedést alkalmazott a nagymacskafélék körében, amelyet korábban nem támasztottak alá kvantitatív adatokkal, és amely a *Smilodon* kutyaharapása és az oroszlánok fogó- és kapaszkodó technikája között helyezkedik el.



4.ábra: *Homotherium latidens* felső szemfogának különböző részeiről készült SEM képek (bal oldalt) és az után szaturálásból készült képek (jobb oldalt)

5.2. Fogmorfológia

A *H. latidens* fogmorfológiáját a felső szemfogokról készült felvételek alapján mintáztuk. A módszert teljes mértékben Shelbourne & Lautenschlager (2024) munkája alapján készítettem, azzal a céllal, hogy a felső szemfogak geometriai és morfometriai vizsgálatai alapján egzakt alapon is pontosíthassam a fosszila taxonómiai besorolását.

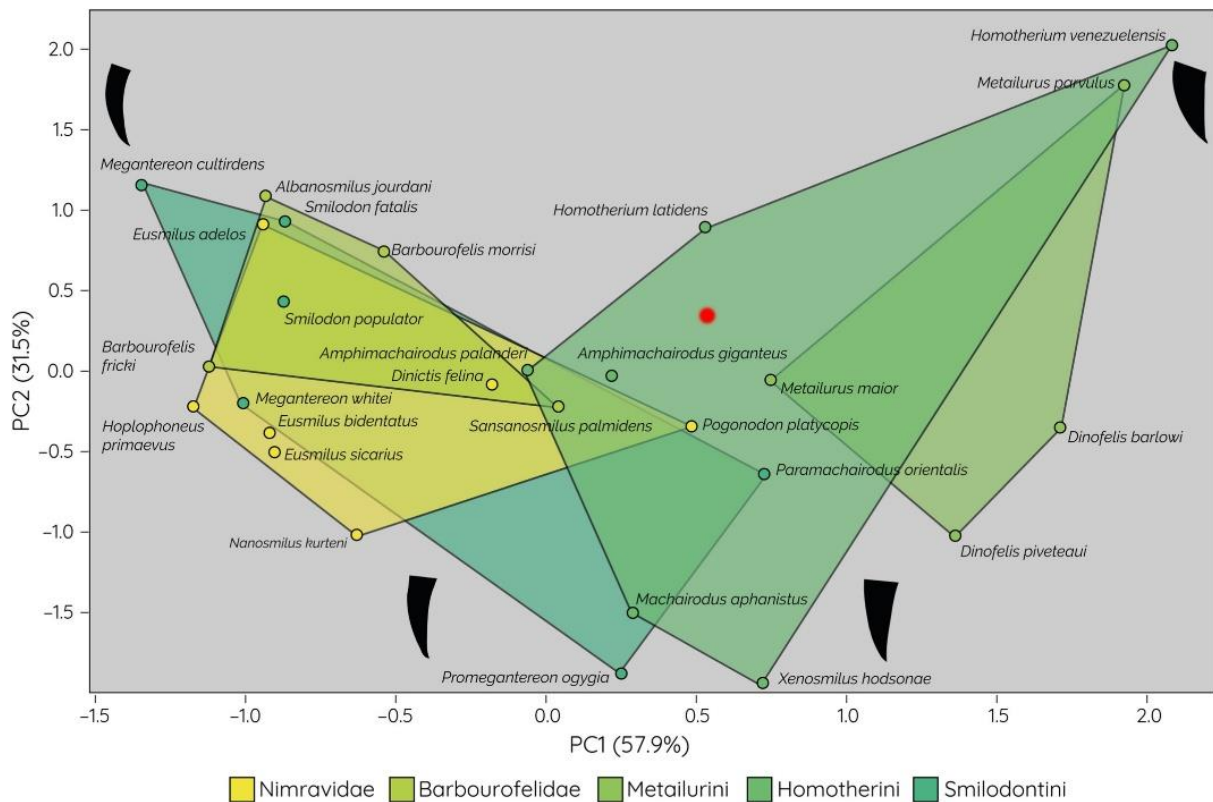
A fog-alak geometriai morfometriai (GMM) megközelítéssel történő számszerűsítéséhez három fix tájékozódási pontot helyeztünk el a felső szemfog és a felső állkapocs feltételezett meziális érintkezésénél, a felső szemfog csúcsánál, valamint a felső szemfog és a felső állkapocs disztális érintkezésénél (5.ábra). Ezenkívül minden fog esetében 31 félig rögzített tájékozódási pontot helyeztünk el a rögzített tájékozódási pontok közötti meziális és disztális széleken. A „semilandmarkok” kezdő- és végpontjait referenciapontként az egyes és hármas fix tájékozódási pontok közvetlen közelében helyeztük el. Az összes felpont elhelyezése után a „resample curves by length” opciót a tpsDig2 programban használtuk, hogy a felpontokat egyenlő távolságra helyezzük el. Az összes tájékozódási pontgyűjtést a tpsDig2 programban végeztük el (Rohlf, 2004).



5.ábra: Az egyes felső szemfogakon elhelyezett tájékozódási pontok (landmarks) helyzete, sorszámozva.

A GMM segítségével generált tájékozódási pontadatokat (34 koordináta minden egyes példányhoz) ezt követően Procrustész-analízis segítségével egymásra helyeztük az adatok standardizálása érdekében, majd a PAST 5.0.2 programban (Hammer et al., 2001) főkomponens-elemzésnek (PCA) vetettük alá.

A felső szemfogak morfológiája jelentősen eltér a kardfogú nagymacskák között. Ezt a variációt túlnyomórészt a PC1 (57,9%) és a PC2 (31,5%) magyarázza, és ezek a komponensek együttesen a variancia 89,4%-át magyarázzák (Shelbourne & Lautenschlager, 2024). A PC1 általában a fogak hosszával és szélességével analóg, a negatív érték a hosszú és keskeny fogakat jelöli (6. ábra). A PC2 úgy értelmezhető, hogy a fog görbületét képviseli, a negatívabb értékek általában „egyenesebb” fogat képviselnek, kevésbé drámai görbülettel. A mintáink esetében a $PC1 = 0,501987$ és $PC2 = 0,30426$ (5. ábra).



6.ábra: A különböző fosszilis kardfogú fajok és kládok elterjedését és morfológiai-foglaltságát bemutató morfológiai-diagram (Shelbourne & Lautenschlager, 2024). A vörös pont jelöli a mi mérésünk adatait.

6. Homotherium latidens

6.1. Taxonómia

Rend: Ragadozó; Bowdich, 1821

Család: Macskafélék (Felidae); Gray, 1821

Alcsalád: Kardfogú macskaformák (Machairodontinae); Gill, 1872

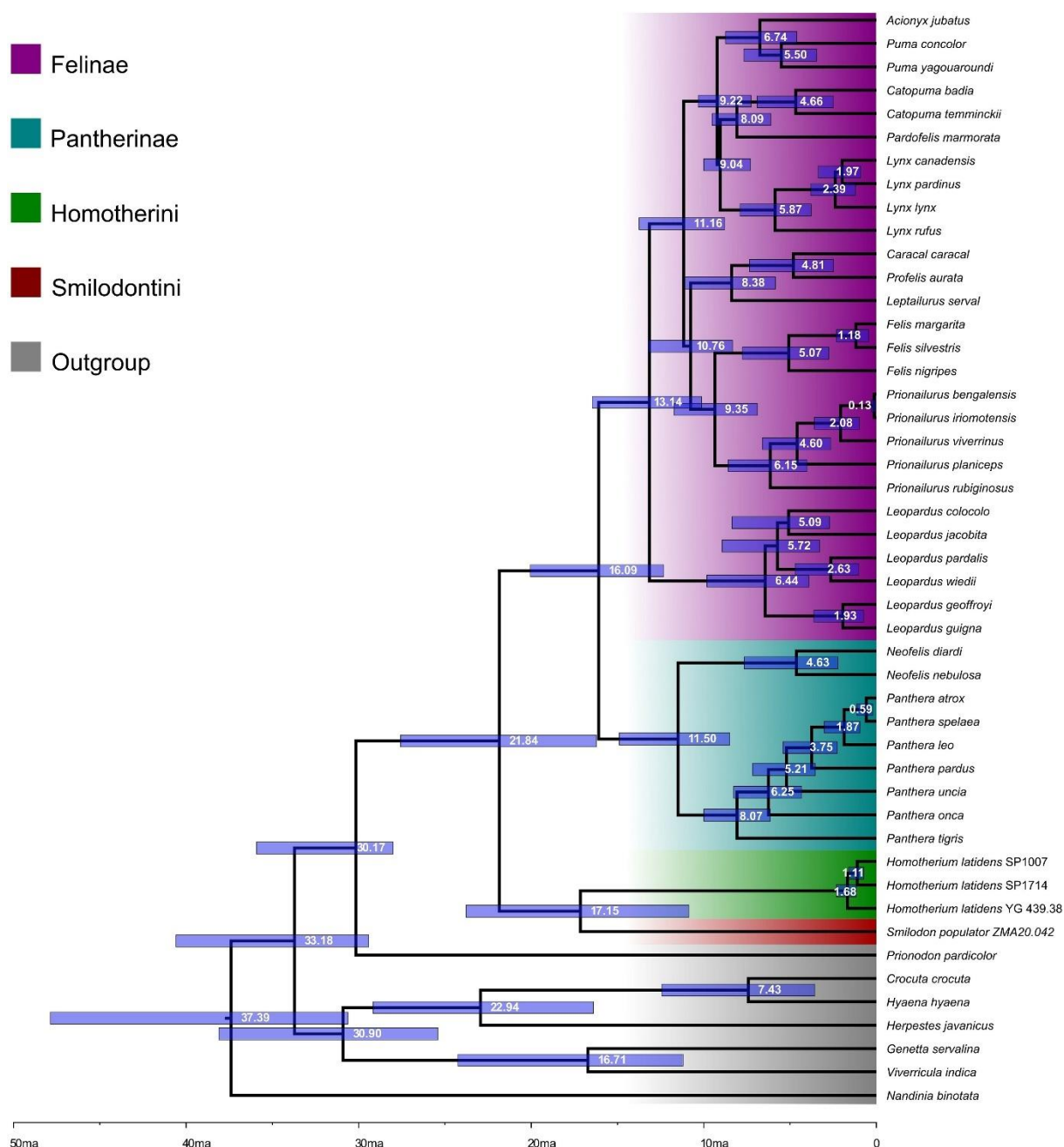
Nem: *Homotherium*; Fabrini, 1890

Faj: *latidens*; Owen, 1846

A *H. latidens* a macskafélék (Felidae) családjába, azon belül is a kardfogú macskaformák (Machairodontinae), mára már kihaltak minősített alcsaládjába tartozik. Az első leírása R. Owen nevéhez fűződik, aki 1846-ban *Machairodus latidens* néven írta le az állatot (Owen, 1846). Később E. Fabrini (Fabrini, 1890) kezdte tanulmányozni a toszkánai villafrancai korú machairodont maradványokat Olaszországban. Ekkor 1890-ben egy új genust az úgy nevezett *Homotherium* nemet hozta be a rendszertanba és az ott tanulmányozott maradványokat két nagy csoportba osztotta, a *Homotherium crenatidens* és a *Homotherium nestianum* fajba. Ám Fabrini által létrehozott nevek nem igazán örvendtek nagy sikernek, így sokáig nem is használták ezeket. A 20. században a *Homotherium*-ok taxonómiai története igen komplex volt, az új fajokat apró, sokszor érvénytelen különbségek alapján nevezték el, amik a fogazat morfológiájában és méretében mutatkoznak meg. Azóta jelenleg egyetlen fajt, a *Homotherium latidens*-t ismerik el a pliocén és pleisztocén korban, mint Eurázsiai faj (Antón et al., 2005, 2009) (Antón 2013).

6.2. Genetika

H. latidens a mai macskafélékhez képest genetikailag igen eltérő volt. Mitokondriális filogenetikai kutatások alapján arról számolnak be, hogy a *H. latidens* egy külön családfán fejlődött ki, mint a mai macskafélék. Ez a különválás feltételezhetően (kb. 95%-os hitelességi intervallumban) kb. 22,5 millió évvel ezelőtt történhetett, közel az oligocén – miocén határon (17,4 – 27,8 millió évvel ezelőtt). Azonban a mitokondriális filogenetikai eredményeket számos tényező befolyásolhatja, aminek köszönhetően eltérő eredményeket kaphatunk. Ilyen például a hibridizáció vagy a nemi alapú szétszóródás, ami az egyik



7.ábra: A *Homotherium latidens* törzsfája. 15 mitokondriális gén (13 fehérjekódoló gén és 2 rRNS-gén) alapján idő-kalibrált (Bayes) törzsfá. Az időskála évmilliókban van megadva, a kék sávok pedig a 95%-os legmagasabb poszterior sűrűségű intervallumot jelölik. A csomópontok számai a becült átlagos divergenciaidőt jelölik. A Felinae alcsalád lilával, a Pantherinae kézzel, a Homotherini (zölddel) és a Smilodontini (pirossal) képviseli, a peremcsoportok pedig szürkével. (Rodrigues-Oliveira et al., 2024).

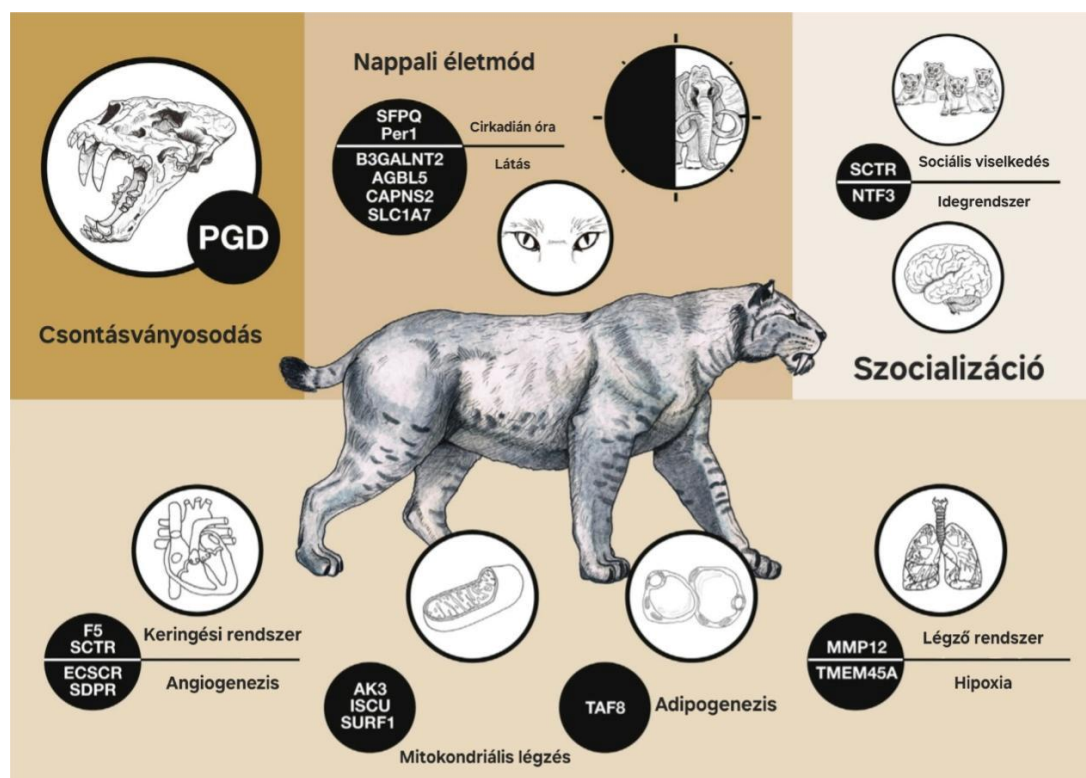
legfontosabb tényező lehet a *H. latidens*-nél, mióta széles körben elterjedt mito-nucleáris eltéréseket fedeztek fel a modern macskafélékben. Egy hasonló kutatásnál, ami mitokndriális genomok vizsgálatán alapszik, egy közel hasonló becslést, kb. 20 millió évre teszik a különválást (Paijmans et al., 2017). Ez bizonyítja azt, hogy a *H. latidens* egy külön ágra tehető a ma élő macskaféléktől, mely alátámasztja, hogy a Machairodontinae alcsalád az egy külön álló csoport a Felidae családon belül (Barnett et al., 2020; Rodrigues-Oliveira et al., 2024).

Azonban ezek a kutatások nem reprezentálják teljesen a *Homotherium* és a ma élő macskafélék evolúciós kapcsolatait. Számos mai kutatás arra a következtetésre jutott, hogy a fajok közötti hibridizáció igen gyakori a különböző ragadozó családi ágon belül, köztük a modern macskafélékben. Mivel a *H. latidens* Ausztrálián és az Antarktiszon kívül szinte minden kontinensen előfordult (Turner & Antón 1998; Antón 2013; Werdelin & Sanders 2010), így az egyik legelterjedtebb Machairodontinae faj volt a Földön. Ennek következtében igen nagy lehetett annak az esélye, hogy más populációkkal párosodjanak és elindulhasson egy hibridizációs folyamat.

Viszont egy 2020-as kutatásban, egy *H. latidens* mintán megvizsgálták, hogy volt-e bármilyen génáramlás a *H. latidens* és a mai macskák között (Li et al., 2019). Arra a következtetésekre jutottak, hogy nagyon minimális vagy szinte egyáltalában nem volt génáramlás, viszont fennáll annak a lehetősége is, hogy kimutathatatlan génáramlás történt a ma élő macskák őseinek és a *Homotherium* között (Barnett et al., 2020; Rodrigues-Oliveira et al., 2024). A génáramlás hiányának legvalószínűbb oka a *Homotherium* és a modern macskafajok közötti jelentős evolúciós eltérés. A jelenlegi adatkészlet alapján a génáramlás legkorábban kimutatható jelei a Felinae alap vonalának kb. 14 millió évvel ezelőtti szétválása utánra datálható. Ez azt jelenti, hogy a Machairodontinae és a Felinae közötti 8 millió éves időszakban bekövetkezett esetleges génáramlás kimutathatatlan maradt.

Bár ez a legvalószínűbb magyarázat erre a problémára, számos más megoldás is napvilágra került, ami megpróbálja megmagyarázni a génáramlás hiányát. Egyik ilyen lehetőség arról beszél, hogy a *Homotherium* nem volt képes interakcióba lépni más macskafajokkal a földrajzi/ökológiai határok, a versengés vagy a populáció végett. A földrajzi akadályok eléggé valószínűtlennek tűnnek, mivel ahogy fentebb is említettem, az Antarktiszon, illetve Ausztrálián kívül mindenhol megtalálható volt kardfogú macskánk, így ezt a szempontot kilőhetjük (Turner & Antón 1998; Antón 2013; Werdelin & Sanders 2010). A versengés se lehetett az oka, mivel számos lelőhelyen találták meg a leleteiket más nagy macska maradványokkal egyidejűleg (például akkori oroszlán vagy párduc maradványokkal), ami azt a következtetést vonja maga után, hogy egymás mellett meg tudtak élni ezek az állatok és minimális lehetett a fajok közti versengés (Antón et al., 2005). A populáció sűrűség már más téma. Ez egy lehetséges magyarázat lehet a génáramlás hiányára, mivel, ha megnézzük hol és mennyi *Homotherium* maradványt találtak, akkor megfigyelhetjük, hogy a kortárs nagy macskákhoz képest jóval kevesebb és töredezettebb a *Homotherium* maradványok, ami arra utal, hogy viszonylag ritka egy állat lehetett (Kurtén 1968; 1971; 1980), (Yamaguchi et al., 2004), (Naples et al 2011; Antón 2013). Ez megmagyarázná a génáramlás hiányát, mert lehet, hogy a világon szinte mindenhol előfordultak, de ha csak kisebb falkákba verődve, viszonylag nagy területen szétszóródva éltek, akkor meglehet, hogy nem volt lehetőségük más nagy macskákkal találkozni. Viszont ez a feltételezés nem igazán helyén való, mivel a *H. latidens* volt az egyik legelterjedtebb Machairodontinae faj, ezért feltételezhető, hogy nagy egyedszámban fordulhatott elő (Barnett et al., 2020; Rodrigues-Oliveira et al., 2024).

A másik ilyen lehetőség az, hogy ökológiai tényezők akadályozták a hibridizációt. Ha mai példával kéne bemutatni, akkor például Afrikában a mai oroszlánok és leopárdok ugyan egy területen, egymás mellett élnek, viszont a leopárdok erőteljesen kerülnek az oroszlánokat (Schaller, 1972). Ha ezt vesszük alapul, akkor lehetséges, hogy ilyen viselkedési forma felléphetett az akkori csúcsragadozó faunában. Továbbá összehasonlító genomikai elemzés után számos olyan gént sikerült kimutatniuk a kutatóknak, amikkel következtetni lehet az állat viselkedésére, ami közelebb vihet minket a génáramlás hiány kérdésének megválaszolásához (Barnett et al., 2020). A kutatás során több olyan gént is találtak, ami a nappali életmóddal van össze kötődésben (ilyenek például a B3GALNT2, AGBL5, CAPNS2 és SLC1A7). Ezek a gének olyan jelenségekhez köthetők, mint a retina degenerációja, retinitis pigmentosa (Az ideghártya (retina) genetikai hibán alapuló leggyakoribb megbetegedése, melynek lényege a fényérzékelő sejtek működésének fokozatos kiesése, romlása), a természetes lencsefehérjék hidrolízise, valamint a vizuális feldolgozás (Patel et al., 2016; Stevens et al., 2013). Továbbá a cirkadián ritmust befolyásoló génekben is (SFPQ ÉS Per1) (Chiu et al., 2011; Duong et al., 2011) pozitív szelekciót véltek felfedezni, ami a nappali aktivitást bizonyítja alátámasztani (Johansson et al., 2003; Turco et al., 2017), tehát arra lehet következtetni, hogy a *Homotherium* nappal vadászhatott, szemben a legtöbb ma élő macskafajjal, amik leginkább szürkületben vagy az után, éjszaka vadászik (Casares-Hidalgo et al., 2019). Ezt a feltételezést tovább erősíti az állat anatómiai jellemzői is, mint például a megnagyobbodott látóideghüvely és a nagy, összetett vizuális kéreg (Rawn-Schatzinger 1992). Pozitív szelekció jeleit figyelték meg olyan génekben is, ami az állóképességhez köthetők, pontosabban a futó vadászmodszerekhez szükséges alkalmazkodáshoz. ezek olyan gének, amik például kihatnak a légzőrendszerre (TMEM45A, amely az oxigénhiányhoz kapcsolódik), keringési rendszerre (F5, MMP12), az angiogenezisre (ECSCR, mely új vérerek kialakításában játszik szerepet) (Nordin et al., 2011), az adipogenezisre (TAF8, amely a zsírszövet kialakulását szabályozza és fontos szerepe van az energia homeosztázisában), valamint a mitokondriális légzésre (AK3, ISCU, SURF, amelyek az izomfunkciókban és a testmozgással szembeni intoleranciában játszanak szerepet.) Ezek az adaptációk lehetővé teszik a *Homotherium*-nak hogy egy hosszabb ideig tartó, üldöző vadászati módot alakíthasson ki, ami szükséges a nyílt terepen való vadászathoz (Barnett et al., 2020). Továbbá a csontásványosodás javulásához köthető génnél (PGD gén) is pozitív szelekciót véltek felfedezni, ami elengedhetetlen volt ahhoz, hogy egy erős és masszív vázszerkezet, illetve elülső végtagok tudjanak kialakulni. Ezen felül pozitív szelekciót figyeltek meg olyan géneknél is, ami a szociális viselkedésben fontos szerepet játszhatnak, mint például az SCTR gén, ami a szociális viselkedéshez és a károsodott szinaptikus plaszticitáshoz, illetve az NFT3 gén, ami az idegnövelési faktor termelésében játszik fontos szerepet. Ettől függetlenül eléggé nehéz kapcsolatot találni a szociális viselkedés és a genetikai tulajdonságok között (Barnett et al., 2020).



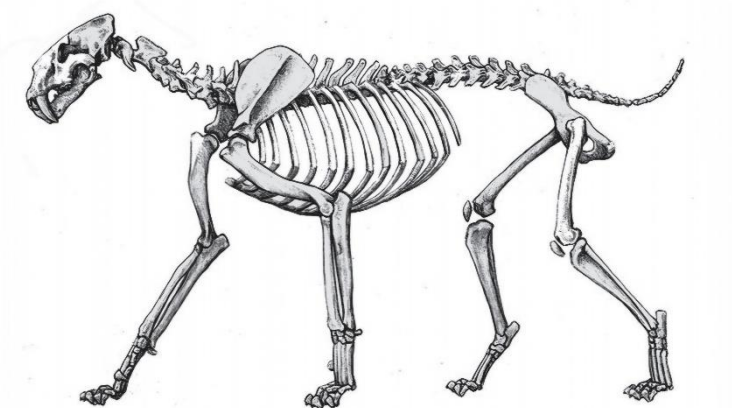
8. ábra: A *Homotherium latidens* genetikai kutatása során talált gének és ahhoz kapcsolódó életfunkciók reprezentálása (Barnett et al., 2020)

Fentebb említve volt az a tény, hogy eléggé töredékesen találhatók *Homotherium* maradványok, amivel az alacsony populáció sűrűsége lehet következtetni, de fennáll annak a lehetősége is, hogy a fosszilizációs körülmények nem voltak sok esetben adottak ahhoz, hogy több maradvány fennmaradhasson az állatból vagy az élőhelyük, vagy pedig a viselkedésük miatt. Genetikai vizsgálatok alapján arra lehet következtetni, hogy a *H. latidens* nagy egyedszámban fordulhatott elő. Ezt a tényt tovább erősíti az is, hogy szinte minden kontinensen előfordult akkoriban az állat (Turner & Antón 1998; Antón 2013; Werdelin & Sanders 2010; Barnett et al., 2020). Bár a genetikai diverzitás nagyban függ a populáció sűrűségtől, számos más tényező, például demográfiai tényezők vagy életmódbeli sajátosságok képesek voltak befolyásolni a diverzitást. Az egyik ilyen genetikai diverzitást növelő tényező lehetett a (szub)arktikus környezetben élő *Homotherium*-ok migrációja lehetett. Mivel egy olyan környezetben éltek, ahol drámai szezonális változások történhettek, ezért a zsákmány állatok hatalmas távokat tettek meg, hogy melegebb és élelemben gazdagabb területekre jussanak (Joly et al., 2019). Mivel a zsákmány állatok szezonálisan elvándoroltak, így kénytelenek voltak a ragadozók is hatalmas utat megtenni, hogy élelemhez jussanak. Ennek köszönhetően az ebben a régiókban élő *Homotherium*-ok a vándorlásnak köszönhetően képesek voltak más populációkkal interaktálni, így létre jöhetett populációk közötti génáramlás. Emiatt ezekben a populációkban magasabb lehetett a génáramlási ráta, mint azoknál a populációknál, ahol minimális vagy szinte egyáltalában nem volt megfigyelhető elvándorlások (Barnett et al., 2020).

6.3. Megjelenés

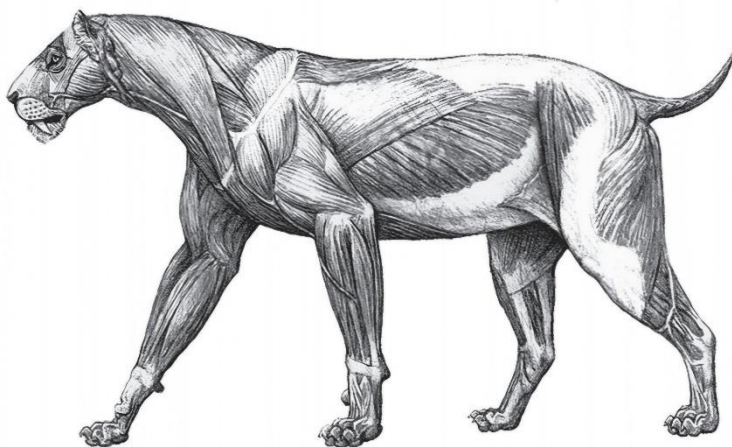
A paleobiológiai rekonstrukciós folyamat első lépése a *Homotherium* fizikai megjelenésének helyreállítása. Minden olyan képnek, amely kihalt állatokat mutat be mozgás közben, gondos, szilárd módszertanon alapuló folyamat eredménye kell, hogy legyen. A ma használt módszert eredetileg Georges Cuvier dolgozta ki, majd évtizedekkel később Charles Knight egymástól függetlenül újra alkotta. A metódus lényege az, hogy a rekonstruálás belülről-kifelé zajlik, mintha vissza fele néznénk egy boncolást. Először a csontvázat rakjuk össze és egy természetes pozícióba helyezzük (általában ez vagy egy álló helyzet, vagy egy mozgás pl. sétálás közbeni pillanat képének az ábrázolása), utána adjuk hozzá a lágyszöveteket, kezdve az ún. mélyizmokkal, melyek a csontok rögzítési területein található jelzéseket, mint iránymutatásként használva felhelyezzük azokat, ezt követően felhelyezzük a különböző izom csoportokat, majd végezetül a bőr és a szőrzet rekonstrukciója marad hátra.

Első sorban a csontvázat kell helyre rakni. A leletek többsége, amit a paleontológusok találnak javarészt töredezetek vagy hiányosak. Csak pár olyan lelőhelyet ismerünk (Franciaországban Senéze vagy Spanyolországban Incarcal) ahonnan leírtak részleges csontvázat, máshonnan viszont az állatnak csak egy-két csontját találták meg. Ilyenkor a meglévő darabokat össze kell rakni, mintha kirakósoznánk. Természetesen ennek is megvan a menete, a szabálya, hogy hogyan is kell ezt a procedúrát kivitelezni. Először is filogenetikai vizsgálatokat végzünk a maradványokon. Ez annyit jelent, hogy egy adott fosszilis taxon meg nem őrzött tulajdonságainak rekonstrukciója során figyelembe kell venni azt az állapotot, amelyet a legközelebbi ismert rokon mutat, illetve az érvelés megalapozottabbá válik, ha ugyanezt az állapotot megfigyeljük a legközelebbi referencia-csoportban, az ún. outgroup-ban (Antón, 2013). A következő fontosabb lépés, azaz, hogy megvizsgáljuk az adott fosszília morfológiáját, hogy találunk-e rajta olyan jeleket, melyek utalhatnak egy adott meg nem őrződött tulajdonság egyedi, származtatott állapotának (apomorfia) jelenlétéről (Antón, 2013). A legtöbb esetben a filogenetikai hipotézis élvez elsőbbséget (ami annyit jelent, hogy feltételezzük, a tulajdonság az állat közeli rokonaiéhoz hasonló), viszont lehetnek olyan esetek, mikor is a filogenetikai vizsgálatok során kétértelmű eredményt kaphatunk, vagy netán találunk egy meggyőző bizonyítékot egy esetleges egyedi származtatott állapotra. Ilyenkor olyan extrapolációs vizsgálatokat végezhetünk az adott maradványokon, mint például forma-funkció összefüggésének vizsgálata (Antón, 2013).



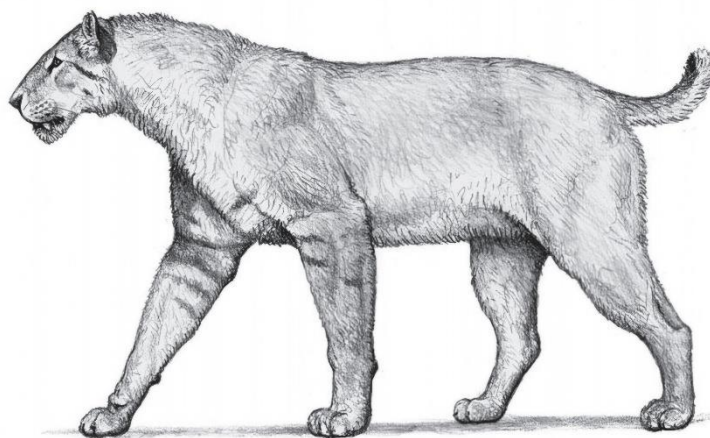
9.ábra: A *Homotherium latidens* teljes csontvázának életszerű pozícióban való ábrázolása (Antón 2022).

Ha ezekkel a lépésekkel megvagyunk, utána elkezdhetjük a főbb izomcsoportok felhelyezését a csontvázra. Először az ún. mélyizmokat kell felhelyezni, amik a csontokhoz rögzülnek. Ezeket viszonylag könnyen fel lehet helyezni, mivel a csontokon megfigyelhetők durvább, mélyebb felületek, amik az izmok csatlakozási pontjaira utalnak. Ha ezzel megvolumánk, utána jönnek a főbb izomtömegek rekonstruálása, amelyek meghatározzák az élő állat széles körvonalát. Az alapvető irányt a mai modern nagymacskák boncolásából gyűjtött információ nyújtja, de ennek is megvannak a korlátjai. A boncolás az egy destruktív folyamat, ami annyit jelent, hogy miután eltávolítottuk a főbb izomrétegeket, utána már nem tudjuk azokat visszahelyezni. Ez a korlát problémát jelenthet, amikor nemcsak az állat anatómiai részleteit szeretnénk megfigyelni, hanem ellenőrizni akarjuk a csontváz és a külső jellemzők közötti térbeli kapcsolatokat is. Egy hasznos technológiával, az úgynevezett CT (számítógépes tomográfia) segítségével ezt a problémát kiküszöbölhetjük, így képesek vagyunk egyszerre és háromdimenziósan megfigyelni a lágyszöveteket és a bennük lévő csontokat anélkül, hogy károsítanánk a példányt (Antón, 2013).



10.ábra: A *Homotherium latidens* főbb izomtömegeinek rekonstruálása (Antón 2022.)

A különböző izomrétegek felhelyezése után a legkülső „réteg” marad hátra, a szőrzet. A szőrzet mintázatának rekonstruálásához első sorban figyelembe kell venni a filogenetikai bizonyítékokat. A különböző ragadozó csoportokban egyes mintázatok jobban elterjedtek, mint másokban. A feliforma csoportokban például a foltos és csíkozott mintázatok elterjedtebbek (például cibetmacskák, macskák és hiénák körében), mint a caniforma csoportokban (kutyák, medvék, menyétek, azaz a kutyafélék elrendjeiben), ahol szinte egyáltalában nem figyelhetők meg mintázatok, de természetesen itt is vannak kivételek, hisz például a pumáknál és az oroszlánoknál nem figyelhetünk meg semmilyen mintázatot. Továbbá funkcionális szempontok is vannak, amiket figyelembe kell venni rekonstruálás során. A sötét foltok és csíkok világos háttéren hatékony álcát biztosítanak és elterjedtebbek az erdős területeken élő macskafajok körében, míg azok a fajok, melyek nyíltabb területen élnek/vadásznak, ott ezen mintázatok esetleges eltűnését is megfigyelhetjük. A modern macskafajok szőrzetének megfigyeléseiből származó adatokkal különböző következményeket vonhatunk le. Például a kardfogú macskáknál valószínűleg egy ősbibb, cibetmacskákhoz hasonló mintázattal rendelkeztek foltok és csíkok tekintetében. Az egyes fajok természetesen eltérhetnek ettől a mintától, és valószínű, hogy a legnagyobb fajoknál, különösen azoknál, amelyek nyílt terepen éltek, a foltok/csíkok elhalványulhattak vagy eltűnhettek (Antón, 2013). A *Homotherium latidens*-nél feltételezzük, hogy mivel egy nyílt terepen élt állat lehetett, így a szőrzet mintázatának rekonstruálása során, inkább az oroszlánokhoz hasonlóan, egyszínű, mintázatlan szőrzettel rendelkezhetett. Ezt a feltételezést tovább erősítheti egy nemrég publikált kb. 3 hetes *Homotherium latidens* kölyök maradvány, amit Északkelet Jakutföldön találtak meg a permafrosztban, Oroszországban (Lopatin et al., 2024). Ez a lelet egy kb. 36000 éves mumifikálódott kölyök, amelynek a felső teste őrződött meg és szépen fennmaradt a szőrzetnek a mintázata és színe. A szőrzet mintázatlan és sötétbarna színnel rendelkezik (Lopatin et al., 2024).

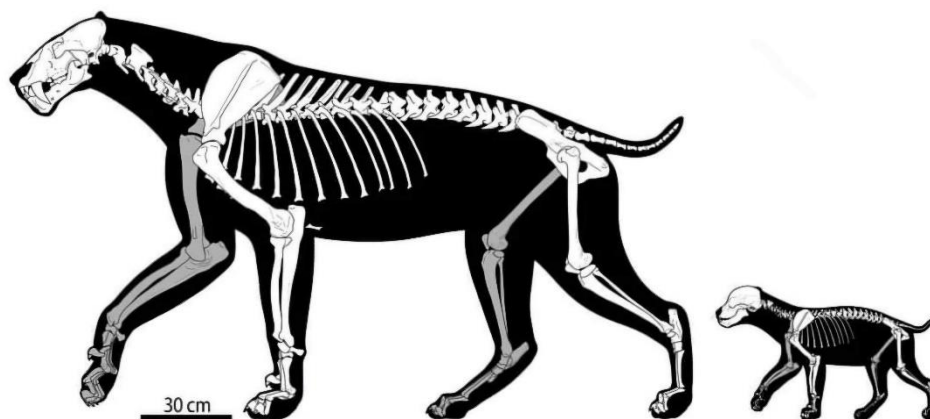


11.ábra: A *Homotherium latidens* egy feltételezett szőrzet rekonstruálását láthatjuk (Antón 2022.)



12. ábra: Jakutföldön, a permafrosztban talált 3 hetes kölyök *Homotherium latidens* felső testének fotói (Lopatin et al., 2024)

A *Homotherium latidens* egy oroszlán méretű állat lehetett, magassága elérhette a 0,9-1,1 métert, hossza az 1,5-2 métert, tömege meghaladhatta a 200 kg-ot is (Turner & Antón 1997; Hemmer 2001; Antón et al., 2005; Antón 2013). A *Homotherium latidens* igen eltérő megjelenéssel rendelkezett, mint a klasszikus kardfogú macska, a *Smilodon*. Míg a *Smilodon* egy rövid lábú, robosztus testtel és nagy tömeggel rendelkezett, addig a *Homotherium latidens* sokkalta könnyebb és hosszabb lábakkal rendelkező állat volt (Ballesio 1963). A *Homotherium latidens* egy hosszú, erős és rugalmas nyakkal rendelkezett, míg háta viszonylag rövid lehetett és enyhén lejtett, farka pedig alig volt több, mint egy csonk (Antón & Galobart 1999; Antón et al., 2005). Az állat elülső végtagjai keskenyek lehettek, ami a mai oroszlánok és gepárdok közöttiekhez hasonlóak, karmai viszonylag kicsik és félig vissza húzhatók voltak és hatalmas farkaskarommal rendelkezett (Antón 2022).



Homotherium latidens (Owen, 1846)

13. ábra: A képen egy *Homotherium latidens* kifejlett példányt (bal oldalt) és egy 3 hetes kölyök rekonstruálását láthatjuk (jobb oldalt). Képet készítette: Ivan Iofrida, 2024)

6.4. Mozgás

A *Homotherium latidens* mozgásának rekonstruálásához mai modern macskák mozgásformáinak tanulmányozásából és boncolásoknál figyelt morfológia és mozgás közötti kapcsolatok feltárásából lehet következtetni (Antón 2022). A *Homotherium* és az oroszlánok egyes csontjai közötti részletes összehasonlítás során különböző eltéréseket figyeltek meg, ami befolyásolhatja a mozgást (Antón et al., 2005). Megfigyelték, hogy a *H. latidens*-nél, hogy rövidebb, kevésbé aszimmetrikus ujjpercekkel és kisebb karmokkal rendelkezett, ami leginkább a kutyaféléknél lehet felfedezni. A kevésbé visszahúzható karmok ugyan jobb tapadást biztosítanak futás során, viszont így jobban kopnak is, ami kevésbé hatékony a zsákmány megragadásában. Továbbá megfigyelték, hogy szűkebb distalis humerussal és függőlegesebb olecranon árokkal rendelkezett, ami egyenesebb alkar- és csuklómozgást sugall a járás során, ami szintén a kutyák hatékonyabb járására emlékeztet, mint mondjuk a macskák előre mozgó végtagjának kifejezett szupinációjára (Antón 2022). Mauricio Antón egy kutatása során afrikai oroszlánok és hiénák mozgásáról készített videófelvételeket, majd az ebből szerzett információkból arra a következtetésre jutott, hogy a *H. latidens* járása e kettő szélső érték között helyezkedhetett el. (Antón 2022).

6.5. Vadászati stílus

Ahhoz, hogy megtudjuk milyen vadászati stílussal rendelkezhetett a *H. latidens*, először is meg kell vizsgálnunk az állat anatómiai jellemzőit, hogy bármilyen következtetést levonhassunk.

Ha megvizsgáljuk a *H. latidens* koponya- és fogazati anatómiáját, akkor arra a következtetésre juthatunk, hogy az állat a nagyobb testű zsákmány állatok gyors leterítésére volt specializálódva. Ez viszont ellentmondásos az állat hosszútávhoz való alkalmazkodásához, amely korlátozásokat jelent a nagytestű zsákmány elejtésében. A mai modern nagymacskák figyeléséből származó információk további utalásokat adhatnak nekünk a *Homotherium latidens* szokásairól és segíthetnek tisztázni ezeket az ellentmondásokat (Antón 2022). Megfigyelték, hogy a modern hiperhúsevők egy bizonyos testtömeg felett hajlamosak nagyobb zsákmányt elejteni, a kockázati veszély viszont itt nagyobb (Sunquist & Sunquist, 1989).

Az egyedül vadászó macskák zsákmány méretét nagyrészt az adott egyednek a testtömege, illetve az alkalmazkodása határozza meg a zsákmány kezeléséhez és irányításához. A társas macskák zsákmány méretét az egyedi erő viszont nem korlátozza.

Megfigyelték, hogy azok a ragadozók, melyeknek az elülső végtagjai kevésbé erősek és rugalmasak, kénytelenek csoportos vadászathoz folyamodni nagyobb zsákmány elejtéséhez, mivel egyedül erre képtelenek lennének. Például ezt a viselkedési formát megfigyelhetjük a mai kutyáknál és hiénáknál, illetve valószínű, hogy minden olyan kihalt nagytestű ragadozónál is lehetséges volt ez a viselkedési forma, amiknél az elülső végtagok fogóképességét sebességre és kitartásra áldozták fel (Antón 2022).



14.ábra: A *Homotherium latidens* lehetséges zsákmány állatairól szóló rekonstrukció. Megfigyelhető hogyha csoportos vadászatot folytathatott az állat, akkor nagyobb zsákmány állatokat is képesek voltak leteríteni ([Antón 2022](#)).

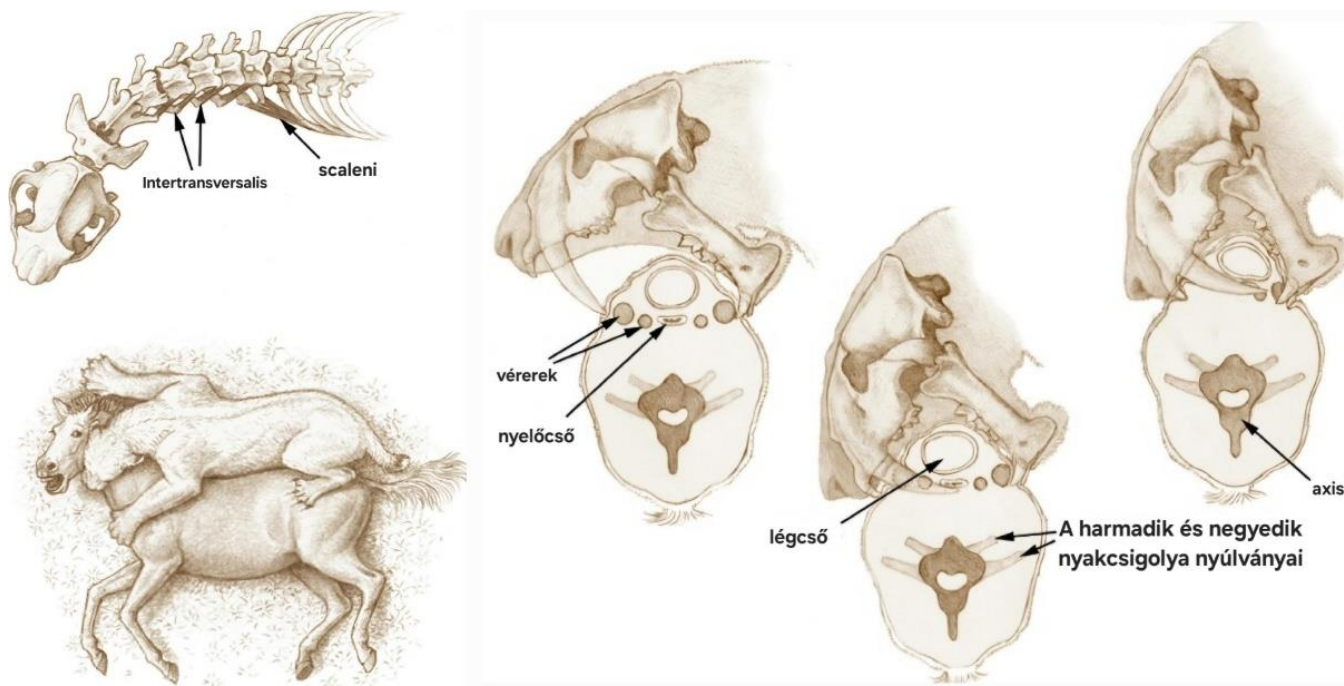
A *H. latidens* osztozik a kutyáknál és a hiénáknál megfigyelhető nagy metszőfogak birtoklásában, amelyek ívesen helyezkednek el a koponyában. Ez a tulajdonság a metszőfogak nagyobb szerepéhez kapcsolódik a zsákmány megragadásában, szemben a macskákkal, ahol az elülső végtagok látják el ezt a szerepet ([Antón 2022](#)).



15.ábra: A zsákmány állat megragadásának folyamata (Antón 2022).

A *H. latidens* felső szemfogai hosszabbak és laposabbak voltak a mai macskákéhoz képest és ezzel egyúttal törékenyebbek is voltak. Ez nagy szájtátást igényel, legyen szó bármekkora zsákmány elejtéséről, valamint fontos szerepet töltenek be a nyakizmok is, mivel ezek az egész fejet lefelé mozgatva extra erőt biztosítanak a szemfogak húsba hatolásának (Antón et al., 2004; Antón 2022). Fontos továbbá figyelembe venni, hogy a húsba hatolás során akarva-akaratlanul is csontot érhetnek a szemfogak, amelyek így sérülés kockázatának vannak kitéve. Ennek köszönhetően a kardfogúaknak kerülniük kellett a kisebb zsákmányok elejtését, ahol nagyobb volt a kockázat a fog-csonttal való érintkezéssel. Továbbá figyelniük kellett a zsákmány állat mozgására, küzdelmére, hogy elkerülhessék a hirtelen mozdulatokat, amik a szemfogak estleges letörését okozhatják (Antón 2022).

Ezen felül az állat hosszú, erős és rugalmas nyakkal rendelkezett, ami segíthette a zsákmány megragadásában, ezzel megakadályozva, hogy elmeneküljön és képes legyen végezni áldozatával, viszont ahogyan ezt fentebb is említve volt, ez a taktika nem kockázatmentes.



16.ábra: A *Homotherium latidens* erős és rugalmas nyakkal rendelkezett, így könnyedén megragadhatta zsákmányának nyakát és így kivéreztetve megölhette azt (Antón 2022).

6.6. Szociális viselkedés

Ahogyan fentebb is említve volt, a vadászati módszer végett, elengedhetetlen, hogy csoportokba verődjenek ezek az állatok. De vadászaton kívül is együtt maradtak-e az már más kérdés. A mai csúcsragadozók tanulmányozásából arra a következtetésre juthatunk, hogy minden olyan nagytestű szárazföldi emlős ragadozó, amely viszonylag nyílt terepen élhet és osztozik ugyanazon területtel más nagyméretű ragadozókörrel, ami magában foglalja az oroszlánokat vagy az óriáshiénákat, azok elég nagy nyomás alatt állhatnak ahhoz, hogy társas életmódot folytassanak. Ez a fajta társas viselkedés segítene a *H. latidens*-nek megvédenie különböző erőforrásait, más nagytestű ragadozó fajoktól, mint például a táplálékot, területet, a nőstényeket és a kölyköket (Packer et al., 1990; Sunquist & Sunquist 1989). Elképzelhető, hogy nem minden ilyen nyomásra reagál, de ha akár csak egyre is, az már elegendő ahhoz, hogy társas életmódot alakítson ki. Ennek eredményeként egy teljesen új zsákmánykör válhat elérhetővé, például nagy testű kérődzők vagy fiatal ormányosok (14.ábra) (Antón 2022). Az agresszívabb növényevőknek esetleg a kölykeit sikeresen leválaszthatják, különböző elterelési manőverekkel, mint mondjuk ahogyan a mai élő farkasok is csinálják. Tehát számos olyan okot ismerünk, hogy miért is lett volna előnyös a *Homotherium latidens* számára a csoportos életmód (Antón 2022).

6.7. Kihalásának oka

A *Homotherium* nembe tartozó első példányok megjelenése a kora pliocénben, 4 millió évvel ezelőtt történhetett meg Afrikában. Innen vándoroltak tovább és szinte minden kontinensre eljutottak a Földön, kivéve Ausztráliába és az Antarktiszra. Európában az első *Homotherium* a középső pliocénben jelent meg, majd kicsivel később, a késő pliocénben megjelentek az első *Homotherium*-ok Amerikában. Egy igazán sikeres taxonról beszélhetünk, ami a plio-pleisztocénben élte virágkorát, a kihalásának korát a késő-középső pleisztocénre teszik a paleontológusok. Ha egy ilyen sikeres taxon volt, akkor hogyhogy nem maradtak fent tovább? Mi lehetett a kihalásának oka? Számos feltételezés van azzal kapcsolatban, hogy miért is hallhatott ki az állat. A *Homotherium latidens* Európai kihalását sokáig a késő pleisztocén közepére helyezték, valószínűleg különböző okok kombinációjára vezethető vissza: az éghajlat okozta növényzeti változások, amelyeket súlyosbított a nagy ragadozók közötti versengés, valamint a *Homo heidelbergensis* (1908) által jelentett megnövekedett nyomás, mint a ragadozó közösség új tagja (Antón et al., 2005).

Természetesen a kihalásának az idejét számos olyan, a közelmúltban talált lelet alátámasztja, hogy ennél később is élhettek *Homotherium latidens*-ek Európában (Lopatin et al., 2024; Mol & Langeveld, 2022). Nagy valószínűséggel túlélhette a késő pleisztocént úgy, hogy magasabb szélességi körökre húzódott vissza a faj (Reumer et al., 2003; Antón et al., 2013), így a kihalásának ideje az utolsó eljegesedés idejére eshetett, ami annyit jelent, hogy a *H. latidens* további 0,5 millió éven át élhetett együtt az „oroszlánokkal” és a faj kihalásában fontos szerepet játszhatott az első modern ember megjelenése.

7. Konklúzió

Ez a kutatás megerősíti, hogy a *Homotherium latidens* nemcsak egyedi biológiai jellemzőkkel bírt, hanem jelentős szerepet játszott a pleisztocén ökoszisztémákban, és hozzájárul az őskori ragadozó-zsákmány kapcsolatok jobb megértéséhez. A *Homotherium latidens* vizsgálata nem csupán egy ősi ragadozó evolúciójának és ökológiájának mélyebb megértéséhez járul hozzá, hanem általánosabban rávilágít a plio-pleisztocén kor környezeti változásaira és az ezekhez való alkalmazkodás különféle stratégiáira. Ez a kardfogú macska a maga idejében egyedi megoldást jelentett a nagy testű zsákmány elejtésének problémájára, anatómiai és viselkedési alkalmazkodásai révén.

A tanulmány hangsúlyozza, hogy a fosszíliák, különösen a magyarországi leletek, továbbra is kiemelkedő szerepet játszanak a *Homotherium latidens* életmódjának és evolúciójának rekonstruálásában. A korszerű kutatási módszerek – a mikroszkopikus kopásmintázatok elemzésétől a genetikai vizsgálatokig – új távlatokat nyitnak a faj történetének és kihalásának részleteiben. Ezek a kutatások egyértelműen igazolják, hogy a *Homotherium latidens* nem csupán a múlt egyik ragadozója, hanem egy olyan ökológiai szereplő volt, amely a saját korában formálta az élőhelyeket és befolyásolta az akkori állatközösségeket.

A jövőbeli kutatások további részleteket fedhetnek fel e különleges állat evolúciójáról és kihalásáról, hozzájárulva a múlt biodiverzitásának és környezeti dinamikájának mélyebb megértéséhez. Ezzel a tanulmány nemcsak a *Homotherium latidens* tudományos értékét emeli ki, hanem megerősíti a paleontológiai kutatások jelentőségét az ökológiai és evolúciós folyamatok tanulmányozásában.

8. Köszönetnyilvánítás

Köszönetet szeretnék mondani első sorban témavezetőmnek, Dr. Kovács János tanár úrnak, aki útmutatásaival segítette a dolgozat munkálatait. Továbbá szeretném megköszönni mindazoknak, akik végig támogattak engem, hogy ez a dolgozat elkészülhessen.

9. Irodalom

- Abler WL. (1992). The Serrated Teeth of Tyrannosaurid Dinosaurs, and Biting Structures in Other Animals. *Paleobiology*. 18(2):161-183. doi:10.1017/S0094837300013956
- Antón, M. (2013). Sabertooth. Indiana University Press.
- Antón, M. (2022) Behaviour of Homotherium in the Light of Modern African Big Cats. In: Nicholas J. Conard, Henning Hassmann, Kurt Felix Hillgruber, Jordi Serangeli, Thomas Terberger (eds), The Homotherium Finds from Schöningen 13II-4. Man and Big Cats of the Ice Age. Forschungen zur Urgeschichte aus dem Tagebau von Schöningen 4 (Mainz 2022). doi: <https://doi.org/10.11588/propylaeum.1006.c13519>
- Antón, M., & Galobart, À. (1999). Neck function and predatory behavior in the scimitar toothed cat Homotherium latidens (Owen). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19(4), 771–784. <https://doi.org/10.1080/02724634.1999.10011190>
- Anton, M., López, G., & Santamaria, R. (2004). Carnivore Trackways from the Miocene Site of Salinas de Añana (Alava, Spain). *Ichnos*, 11(3–4), 371–384. <https://doi.org/10.1080/10420940490444951>
- Antón, M., Galobart, A., & Turner, A. (2005). Co-existence of scimitar-toothed cats, lions and hominins in the European Pleistocene. Implications of the post-cranial anatomy of Homotherium latidens (Owen) for comparative palaeoecology. *Quaternary Science Reviews*, 24(10–11), 1287–1301. doi: 10.1016/j.quascirev.2004.09.008
- Antón, M., Salesa, M. J., Francisco Pastor, J., Sánchez, I. M., Fraile, S., & Morales, J. (2004). Implications of the mastoid anatomy of larger extant felids for the evolution and predatory behaviour of sabretoothed cats (Mammalia, Carnivora, Felidae), *Zoological Journal of the Linnean Society*, Volume 140, Issue 2, 207–221, <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2003.00093.x>

- Antón, M., Salesa, M. J., Turner, A., Galobart, Á., & Pastor, J. F. (2009). Soft tissue reconstruction of *Homotherium latidens* (Mammalia, Carnivora, Felidae). Implications for the possibility of representations in Palaeolithic art. *Geobios*, 42(5), 541–551. doi: 10.1016/j.geobios.2009.02.003
- Austen, R.A.C., (1842). XXVIII.—On the Geology of the South-east of Devonshire. Transactions of the Geological Society of London. Series 2, Volume 6, 433 – 489. <https://doi.org/10.1144/transgslb.6.2.433>
- Ballesio, R. (1963). Monographie d'un *Machairodus* du gisement villafranchien de Senèze: *Homotherium crenatidens* FABRINI. - *Travaux du laboratoire de Géologie de la faculté des sciences de Lyon*, N.S. 9: 1-129.
- Barnett, R. (2014). An inventory of British remains of *Homotherium* (Mammalia, Carnivora, Felidae), with special reference to the material from Kent's Cavern. *Geobios*, 47(1–2), 19–29. doi: 10.1016/j.geobios.2013.12.004
- Barnett, R., Westbury, M. V., Sandoval-Velasco, M., Vieira, F. G., Jeon, S., Zazula, G., Martin, M. D., Ho, S. Y. W., Mather, N., Gopalakrishnan, S., Ramos-Madrigal, J., de Manuel, M., Zepeda-Mendoza, M. L., Antunes, A., Baez, A. C., De Cahsan, B., Larson, G., O'Brien, S. J., Eizirik, E., & Gilbert, M. T. P. (2020). Genomic Adaptations and Evolutionary History of the Extinct Scimitar-Toothed Cat, *Homotherium latidens*. *Current Biology*, 30(24), 5018-5025.e5. doi: 10.1016/j.cub.2020.09.051
- Basilici G., Faraone A.G. & Gentili S. (1991). Un nuovo reperto di *Macaca* nelle breccie ossifere pleistoceniche di Monte Peglia (Terni, Italia Centrale). *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, 30: 251-254.
- Bullington, J., Nordemar, R., Nordemar, K. and Sjöström-Flanagan, C. (2003), Meaning out of chaos: a way to understand chronic pain. *Scandinavian Journal of Caring Sciences*, 17: 325-331. <https://doi.org/10.1046/j.0283-9318.2003.00244.x>
- Casares-Hidalgo, C., Pérez-Ramos, A., Forner-Gumbau, M., Pastor, F. J., & Figueirido, B. (2019). Taking a look into the orbit of mammalian carnivorans. *Journal of Anatomy*, 234(5), 622–636. doi: 10.1111/joa.12953
- Chiu, J. C., Ko, H. W., & Edery, I. (2011). NEMO/NLK phosphorylates PERIOD to initiate a time-delay phosphorylation circuit that sets circadian clock speed. *Cell*, 145(3), 357–370. doi: 10.1016/j.cell.2011.04.002
- Conard, N. J., Hassmann, H., Felix Hillgruber - Jordi Serangeli, K., & Terberger, T. (2022). *The Homotherium Finds from Schöningen 13II-4: Man and Big Cats of the Ice Age. Contributions of the scientific workshop at the paläon (Schöningen) from 05.06 to 07.06.2015, Heidelberg: Propylaeum* doi: 10.11588/propylaeum.1006.c13518

- Dawkins, B. & Sanford, W. A. (1866). A monograph of the British Pleistocene Mammalia. Vol. 1. - British Pleistocene Felidae. London, Printed for the Palaeontographical Society. doi.org/10.5962/bhl.title.61788
- Domingo, L., Rodríguez-Gómez, G., Libano, I., & Gómez-Olivencia, A. (2017). New insights into the Middle Pleistocene paleoecology and paleoenvironment of the Northern Iberian Peninsula (Punta Lucero Quarry site, Biscay): A combined approach using mammalian stable isotope analysis and trophic resource availability modeling. *Quaternary Science Reviews*, 169, 243–262. doi: 10.1016/j.quascirev.2017.06.008
- Duong, H. A., Robles, M. S., Knutti, D., & Weitz, C. J. (2011). A molecular mechanism for circadian clock negative feedback. *Science*, 332(6036), 1436–1439. doi: 10.1126/science.1196766
- Fábián Sz. Á., Schweitzer F., Varga G. (2005). A Pécsi-víz völgyének kialakulása és kora. In: DÖVÉNYI Z.–SCHWEITZER F. (szerk.): A földrajz dimenziói. MTA FKI, Budapest. pp. 461–472.
- Fabrini, E. 1890. *Machairodus* (Meganthereon) del Val d'Arno superiore. Bolletino de Reale Comitato Geologico d'Italia, ser. 3, 1:121-144 and 161-177.
- Figueirido, B., Lautenschlager, S., Pérez-Ramos, A., & Van Valkenburgh, B. (2018). Distinct Predatory Behaviors in Scimitar- and Dirk-Toothed Sabertooth Cats. *Current Biology*, 28(20), 3260-3266.e3. doi: 10.1016/j.cub.2018.08.012
- Freudenthal, M. (1971). Neogene vertebrates from Gargano. In Italy. Scripta Geol (Vol. 3).
- Ghezzo, E., Berté, D. F., & Sala, B. (2014). The revaluation of Galerian Canidae, Felidae and Mustelidae of the Cerè Cave (Verona, Northeastern Italy). *Quaternary International*, 339–340, 76–89. doi: 10.1016/j.quaint.2012.12.031
- Gómez-Olivencia, A., Sala, N., Arceredillo, D., García, N., Martínez-Pillado, V., Rios-Garaizar, J., Garate, D., Solar, G., & Libano, I. (2015). The Punta Lucero Quarry site (Zierbena, Bizkaia): A window into the Middle Pleistocene in the Northern Iberian Peninsula. *Quaternary Science Reviews*, 121, 52–74. doi: 10.1016/j.quascirev.2015.05.001
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., & Ryan, P. D. (2001). PAST—Palaeontological statistics. *Palaeontologia Electronica*, 4(1), 1–9.
- Hemmer, H. (1999). The evolutionary systematics of living Felidae: Present status and current problems. In *The Biology of the Carnivorous Mammals* (pp. 115-142). Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-4757-4716-4_9
- Janssens, L. A. A., Verheijen, I. K. A., Serangeli, J., & van Kolfschoten, T. (2019). Shoulder osteoarthritis in a European saber-toothed cat (*Homotherium latidens*) from the Lower Palaeolithic site of Schöningen (Germany). *International Journal of Paleopathology*, 24, 279–285. doi: 10.1016/j.ijpp.2018.06.002

- Jiangzuo, Q., Zhao, H., & Chen, X. (2022). The first complete cranium of *Homotherium* (Machairodontinae, Felidae) from the Nihewan Basin (northern China). *Anatomical Record*. doi: 10.1002/ar.25029
- Johansson, C., Willeit, M., Smedh, C., Ekholm, J., Paunio, T., Kieseppä, T., Lichtermann, D., Praschak-Rieder, N., Neumeister, A., Nilsson, L. G., Kasper, S., Peltonen, L., Adolfsson, R., Schalling, M., & Partonen, T. (2003). Circadian clock-related polymorphisms in seasonal affective disorder and their relevance to diurnal preference. *Neuropsychopharmacology*, 28(4), 734–739. doi: 10.1038/sj.npp.1300121
- Joly, K., Gurarie, E., Sorum, M. S., Kaczensky, P., Cameron, M. D., Jakes, A. F., Borg, B. L., Nandintsetseg, D., Hopcraft, J. G. C., Buuveibaatar, B., Jones, P. F., Mueller, T., Walzer, C., Olson, K. A., Payne, J. C., Yadamsuren, A., & Hebblewhite, M. (2019). Longest terrestrial migrations and movements around the world. *Scientific Reports*, 9(1). doi: 10.1038/s41598-019-51884-5
- Kurtén, B. (1968). *Pleistocene Mammals of Europe* (1st ed.). Routledge.
<https://doi.org/10.4324/9781315126470>
- Kurtén, B. (1971). *The Age of Mammals*. Columbia University Press. ISBN-13: 978-0231036474
- Kurtén, B., & Anderson, E. (1980). *Pleistocene Mammals of North America*. Columbia University Press. ISBN: 9780231037334
- Lewis, M., Pacher, M., & Turner, A. (2010). The larger Carnivora of the West Runton Freshwater Bed. *Quaternary International*, 228(1–2), 116–135. doi: 10.1016/j.quaint.2010.06.022
- Li, G., Figueiró, H. V., Eizirik, E., Murphy, W. J., & Yoder, A. (2019). Recombination-Aware Phylogenomics Reveals the Structured Genomic Landscape of Hybridizing Cat Species. *Molecular Biology and Evolution*, 36(10), 2111–2126. doi: 10.1093/molbev/msz139
- Lopatin, A. V., Sotnikova, M. V., Klimovsky, A. I., Lavrov, A. V., Protopopov, A. V., Gimranov, D. O., & Parkhomchuk, E. V. (2024). Mummy of a juvenile sabre-toothed cat *Homotherium latidens* from the Upper Pleistocene of Siberia. *Scientific Reports*, 14(1). doi: 10.1038/s41598-024-79546-1
- McFarlane, D. A., & Lundberg, J. (2013). On the occurrence of the scimitar-toothed cat, *Homotherium latidens* (Carnivora; Felidae), at Kents Cavern, England. *Journal of Archaeological Science*, 40(4), 1629–1635. doi: 10.1016/j.jas.2012.10.032
- Mol, D. & Langeveld, B. W. (2022). On Remains of *Homotherium* from the Bottom of the North Sea between the British Isles and the Netherlands and their Stratigraphical Age, in Conard, Nicholas J. et al. (Eds.): *The Homotherium Finds from Schöningen 13II-4: Man and Big Cats of the Ice Age. Contributions of the scientific workshop at*

- the paläon (Schöningen) from 05.06 to 07.06.2015, Heidelberg: Propylaeum, 2022 (Forschungen zur Urgeschichte aus dem Tagebau Schöningen, Band 4), S. 35–51. <https://doi.org/10.11588/propylaeum.1006.c13520>
- Naples, V. L., Marin, L. D., & Babiarz, J. P. (2011). The other saber-tooths: Scimitar-tooth cats of the Western Hemisphere. The Johns Hopkins University Press. ISBN 13: 978-0801896644.
- Nordin, A., Larsson, E., Thornell, L. E., & Holmberg, M. (2011). Tissue-specific splicing of ISCU results in a skeletal muscle phenotype in myopathy with lactic acidosis, while complete loss of ISCU results in early embryonic death in mice. *Human Genetics*, 129(4), 371–378. doi: 10.1007/s00439-010-0931-3
- Owen, R., (1846). A history of British Fossil Mammals and Birds. John Van Voorst, London and Cambridge University Press, Online publication date: May 2012. <https://doi.org/10.1017/CBO9781139104029>
- Paijmans, J. L. A., Barnett, R., Gilbert, M. T. P., Zepeda-Mendoza, M. L., Reumer, J. W. F., de Vos, J., Zazula, G., Nagel, D., Baryshnikov, G. F., Leonard, J. A., Rohland, N., Westbury, M. V., Barlow, A., & Hofreiter, M. (2017). Evolutionary History of Saber-Toothed Cats Based on Ancient Mitogenomics. *Current Biology*, 27(21), 3330–3336.e5. doi: 10.1016/j.cub.2017.09.033
- Patel, N., Aldahmesh, M. A., Alkuraya, H., Anazi, S., Alsharif, H., Khan, A. O., Sunker, A., Al-mohsen, S., Abboud, E. B., Nowilaty, S. R., Alowain, M., Al-Zaidan, H., Al-Saud, B., Alasmari, A., Abdel-Salam, G. M. H., Abouelhoda, M., Abdulwahab, F. M., Ibrahim, N., Naim, E., ... Alkuraya, F. S. (2016). Expanding the clinical, allelic, and locus heterogeneity of retinal dystrophies. *Genetics in Medicine*, 18(6), 554–562. doi: 10.1038/gim.2015.127
- Pavia, M., Zunino, M., Coltorti, M., Angelone, C., Arzarello, M., Bagnus, C., Bellucci, L., Colombero, S., Marcolini, F., Peretto, C., Petronio, C., Petrucci, M., Pieruccini, P., Sardella, R., Tema, E., Villier, B., & Pavia, G. (2012). Stratigraphical and palaeontological data from the Early Pleistocene Pirro 10 site of Pirro Nord (Puglia, south eastern Italy). *Quaternary International*, 267, 40–55. doi: 10.1016/j.quaint.2010.12.019
- Pengelly, W., (1868). The literature of Kent's Cavern, Torquay, prior to 1859. , 3 vols, Transactions of the Devonshire Association for the Advancement of Science, Literature, and Art 397.
- Pengelly, W., (1869). On the alleged occurrence of Hippopotamus major and Machairodus latidens in Kent's Cavern. Transactions of the Devonshire Association 3, 483-494.
- Petrucci M., Cipullo A., Martínez-Navarro B., Rook L. & Sardella R. (2013) The Late Villafranchian (Early Pleistocene) carnivores (Carnivora, Mammalia) from Pirro Nord (Italy). – *Palaeontographica Abt. A*: 298(1–6): 113–145.

- Rawn-Schatzinger, V. (1992). The Scimitar Cat, *Homotherium Serum Cope* : Osteology, Functional Morphology, and Predatory Behavior. Illinois State Museum, p. 80.
- Reumer, J. W. F., Rook, L., Van Der Borg, K., Post, K., Mol, D., & De Vos, J. (2003). Late pleistocene survival of the saber-toothed cat *Homotherium* in Northwestern Europe. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23(1), 260–262. doi: 10.1671/0272-4634(2003)23[260:LPSOTS]2.0.CO;2
- Rodrigues-Oliveira, I. H., Batista da Silva, I., Rocha, R. R., Soares, R. A. S., Menegidio, F. B., Garcia, C., ... Kavalco, K. F. (2024). When paleontology meets genomics: complete mitochondrial genomes of two saber-toothed cats' species (Felidae: Machairodontinae). *Mitochondrial DNA Part A*, 1–9.
<https://doi.org/10.1080/24701394.2024.2439433>
- Rodríguez-Gómez, G., Rodríguez, J., Martín-González, J. A., & Mateos, A. (2017). Carnivores and humans during the Early and Middle Pleistocene at Sierra de Atapuerca. *Quaternary International*, 433, 402–414. doi: 10.1016/j.quaint.2015.12.082
- Rohlf, F. J. (2004). *TpsDig*. Department of Ecology and Evolution, State University of New York.
- Sardella, R., & Iurino, D. A. (2012). Il felino dai denti a sciabola *homotherium* (Felidae, Mammalia) del tardo Pleistocene Inferiore di Monte Peglia (Umbria, Italia centrale). *Bollettino Della Societa Paleontologica Italiana*, 51(1), 15–22. doi: 10.4435/BSPI.2012.03
- Sardella, R., Bellucci, L., Bona, F., Cherin, M., Iurino, D. A., & Rook, L. (2018). Before and after the earliest *Homo* dispersal in Europe: Evidence from the early Pleistocene sites of the Italian Peninsula. *Comptes Rendus - Palevol*, 17(4–5), 287–295. doi: 10.1016/j.crpv.2017.11.001
- Schaller, G. B. (1972). The Serengeti lion: A study of predator-prey relations (1st edition). University of Chicago Press. ISBN-13: 978-0226736396
- Serangeli, J., Van Kolfschoten, T., Starkovich, B. M., & Verheijen, I. (2014). The European saber-toothed cat (*Homotherium latidens*) found in the “Spear Horizon” at Schöningen (Germany). *Journal of Human Evolution*, 89, 172–180. doi: 10.1016/j.jhevol.2015.08.005
- Shelbourne, C. D., & Lautenschlager, S. (2024). Morphological diversity of saber-tooth upper canines and its functional implications. *The Anatomical Record*, 1–15.
<https://doi.org/10.1002/ar.25458>
- Shelbourne, C. D., & Lautenschlager, S. (2024). Morphological diversity of saber-tooth upper canines and its functional implications. *The Anatomical Record*, 1–15.
<https://doi.org/10.1002/ar.25458>

- Sotnikova, M., & Titov, V. (2009). Carnivora of the Tamanian faunal unit (the Azov Sea area). *Quaternary International*, 201(1–2), 43–52. doi: 10.1016/j.quaint.2008.05.019
- Stevens, E., Carss, K. J., Cirak, S., Foley, A. R., Torelli, S., Willer, T., Tambunan, D. E., Yau, S., Brodd, L., Sewry, C. A., Feng, L., Haliloglu, G., Orhan, D., Dobyns, W. B., Enns, G. M., Manning, M., Krause, A., Salih, M. A., Walsh, C. A., ... Muntoni, F. (2013). Mutations in B3GALNT2 cause congenital muscular dystrophy and hypoglycosylation of α -dystroglycan. *American Journal of Human Genetics*, 92(3), 354–365. doi: 10.1016/j.ajhg.2013.01.016
- Stuart, A. J. & Lister, A. M. (2001). The mammalian faunas of Pakefield/Kessingland and Corton, Suffolk, UK: evidence for a new temperate episode in the British early Middle Pleistocene. *Quaternary Science Reviews*, 20, (16–17), 1677–1692. [https://doi.org/10.1016/S0277-3791\(01\)00034-8](https://doi.org/10.1016/S0277-3791(01)00034-8)
- Sunquist, M.E., Sunquist, F.C. (1989). Ecological Constraints on Predation by Large Felids. In: Gittleman, J.L. (eds) *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution*. Springer, Boston, MA. https://doi.org/10.1007/978-1-4757-4716-4_11
- Szabó P. Z. (1964). A Dráva alföldi jellegű síkságának alaktana. *Földrajzi Értesítő* 13. (3.) 261–272.
- Teaford, M.F. (1985). Molar microwear and diet in the genus *Cebus*. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 66: 363–370. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330660403>
- Teaford, M.F. (1988). Scanning electron microscope diagnosis of wear patterns versus artifacts on fossil teeth. *Scanning Microscopy*, 2(2), 1167–75.
- Tong, H., Zhang, B., Chen, X., Jiangzuo, Q., Liu, J., & Wang, X. (2023). New carnivoran remains from the Early Pleistocene Shanshenmiaozui site in Nihewan Basin, northern China. *Quaternary International*, 658, 60–79. doi: 10.1016/j.quaint.2023.04.003
- Turco, M., Biscontin, A., Corrias, M., Caccin, L., Bano, M., Chiaromanni, F., Salamanca, M., Mattei, D., Salvoro, C., Mazzotta, G., De Pittà, C., Middleton, B., Skene, D. J., Montagnese, S., & Costa, R. (2017). Diurnal preference, mood and the response to morning light in relation to polymorphisms in the human clock gene PER3. *Scientific Reports*, 7(1). doi: 10.1038/s41598-017-06769-w
- Turner, A., & Antón, M. (2004). *Evolving Eden: An Illustrated Guide to the Evolution of the African Large Mammal Fauna*. Columbia University Press. ISBN: 9780231119450
- Van Valkenburgh, B., Teaford, M. F., & Walker, A. (1990). Molar microwear and diet in large carnivores: inferences concerning diet in the sabretooth cat, *Smilodon fatalis*. *Journal of Zoology*, 222: 319–340. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1990.tb05680.x>
- Varga, G., Kovács, J., Radvánszky, B. & Kovács, I.P. (2010). A kozármislenyi feltárás faunaleletei. *Földrajzi Közlemények* (Vol. 134, Issue 3).267–280

- Viseras, C., Soria, J. M., Durán, J. J., Pla, S., Garrido, G., García-García, F., & Arribas, A. (2006). A large-mammal site in a meandering fluvial context (Fonelas P-1, Late Pliocene, Guadix Basin, Spain). Sedimentological keys for its paleoenvironmental reconstruction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 242(3–4), 139–168. doi: 10.1016/j.palaeo.2006.05.013
- Werdelin, L., & Sanders, W. J. (2010). *Cenozoic Mammals of Africa*. University of California Press. ISBN: 9780520257214
- Werdelin, L., & Sardella, R. (2006). The “Homotherium” from Langebaanweg, South Africa and the origin of Homotherium. *Palaeontographica Abteilung A*, 277(1–6), 123–130. doi: 10.1127/pala/277/2006/123
- Werdelin, L., Drăgușin, V., Robu, M., Petculescu, A., Popescu, A., Curran, S., & Terhune, C. E. (2023). Carnivora from the early pleistocene of Grăunceanu (Olteț River Valley, Dacian Basin, Romania). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 129(3), 457–476. doi: 10.54103/2039-4942/20015
- Yamaguchi, N., Cooper, A., Werdelin, L., & Macdonald, D. W. (2004). Evolution of the mane and group-living in the lion (*Panthera leo*): A review. In *Journal of Zoology* (Vol. 263, Issue 4, pp. 329–342). doi: 10.1017/S0952836904005242

10. Melléklet (nyers adatoka GMM vizsgálatokhoz)

tpsRelw (C) 2021, F. James Rohlf

Program version: 1.75, Date/time: 2024. 12. 30. 15:20:33

Data file: C:\Users\HáriB\Downloads\12.TPS

There are 2 specimens

..... Compute consensus

Scale: Alignment scaling method = unit centroid size

Projection: Alignment projection method = orthogonal

Reference will not be aligned to its PCA axes.

.....GPA iterations

iter	change
1	0.40860503
2	0.00000000

Consensus configuration:

1	0.31497	0.06638
2	0.28649	0.06807
3	0.24676	0.07008
4	0.20366	0.06713
5	0.14791	0.06007
6	0.10752	0.05042
7	0.05991	0.03743
8	0.00447	0.02238
9	-0.03838	0.00600
10	-0.07341	-0.00983
11	-0.10542	-0.02522
12	-0.13017	-0.03548
13	-0.15942	-0.05049
14	-0.18121	-0.05991
15	-0.18721	-0.05969
16	-0.19121	-0.05989
17	-0.18922	-0.05559
18	-0.18610	-0.05316
19	-0.18072	-0.05028
20	-0.17732	-0.04945
21	-0.16768	-0.04696
22	-0.15816	-0.04785

23	-0.14885	-0.05319
24	-0.10959	-0.04330
25	-0.07050	-0.02629
26	-0.02991	-0.01165
27	0.00803	0.00365
28	0.04328	0.01203
29	0.08630	0.02529
30	0.12664	0.03686
31	0.16471	0.04847
32	0.19380	0.05134
33	0.23046	0.05659
34	0.25956	0.05604

Variances at each landmark for aligned specimens:

i	S2x	S2y	S2
1	0.00114812	0.02091913	0.02206725
2	0.00105537	0.02013520	0.02119057
3	0.00123422	0.01920757	0.02044179
4	0.00109327	0.01829699	0.01939025
5	0.00167267	0.01891566	0.02058833
6	0.00271250	0.01899541	0.02170792
7	0.00294038	0.01880604	0.02174642
8	0.00513936	0.01900109	0.02414045
9	0.00612502	0.01903835	0.02516337
10	0.00680409	0.01924716	0.02605125
11	0.00845806	0.01907931	0.02753737
12	0.00951471	0.01795893	0.02747364
13	0.01016945	0.01598061	0.02615006

14	0.00936065	0.01341115	0.02277180
15	0.00697130	0.00914523	0.01611653
16	0.00343012	0.00407437	0.00750449
17	0.00096645	0.00105362	0.00202007
18	0.00000006	0.00000001	0.00000007
19	0.00050531	0.00075581	0.00126112
20	0.00243089	0.00337946	0.00581035
21	0.00557517	0.00723216	0.01280733
22	0.00912497	0.01214195	0.02126693
23	0.01470559	0.01995530	0.03466089
24	0.01081947	0.02211406	0.03293353
25	0.00890692	0.02391429	0.03282121
26	0.00674503	0.02456562	0.03131064
27	0.00586409	0.02588188	0.03174597
28	0.00521309	0.02613463	0.03134772
29	0.00394290	0.02492685	0.02886975
30	0.00287387	0.02319092	0.02606479
31	0.00203646	0.02123591	0.02327237
32	0.00227360	0.02164816	0.02392177
33	0.00174019	0.02020812	0.02194830
34	0.00097629	0.02065044	0.02162673

PC értékek a PAST 5.0.2. programmal számolva

PC	Eigenvalue	% variance
1	0.501987	99.656
2	0.30426	0.34406