

## Pleisztocén oroszlánok fog- és állkapocs-morfológiai jellegeinek kladisztikus analízise

HANKÓ ESZTER PIROSKA<sup>1</sup> és KORSÓS ZOLTÁN<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Magyar Természettudományi Múzeum, Föld-és Őslénytár,  
H–1083 Budapest, Ludovika tér 2. E–mail: [osliroda@nhmus.hu](mailto:osliroda@nhmus.hu)

<sup>2</sup>Magyar Természettudományi Múzeum, Állattár, H–1088 Budapest, Baross u. 13.

**Összefoglalás.** Három, Magyarországon a pleisztocénben élt *Panthera*-taxon: *Panthera leo fossilis*, *Panthera leo spelaea* és a *Panthera onca gombaszoegensis* (korábban *Leo gombaszoegensis*) szisztematikai helyének tisztázására tettünk kísérletet összesen 71 fog- és állkapocsjelleg morfológiai adatainak kladisztikus analízisével. A kapott két legparszimókusabb törzsfá szerint a *Leo gombaszoegensis* az analízisbe szintén bevont jaguárhoz (*Panthera onca*) áll legközelebb, akár önálló faji, akár az általunk előnyben részesített alfaji (*P. o. gombaszoegensis*) rangon. A két *Panthera leo* alfaj viszonya mindkét törzsfában azonosnak mutatkozott, azaz a barlangi oroszlán (*P. l. spelaea*) közelebb áll a mai, récents oroszlánhoz, mint a korábban feltételezett őséhez (*P. l. fossilis*). Ez azt bizonyítja, hogy az afrikai oroszlánok megjelenése az európai kontinensen nem egyetlen, meghatározott időre korlátozott esemény lehetett, hanem a megfelelő éghajlati körülmények mellett többszöri átterjedés eredménye.

**Kulcsszavak:** *Panthera*, törzsfá, fogmorfológia, Hennig86.

### Bevezetés

A hazai pleisztocén emlősöknek kevés kivétellel valamennyi csoportját tanulmányozták és feldolgozták már, a fosszilis macskafélékkel azonban alig foglalkoztak. KRETZOI (1929) „Felida tanulmányok” című munkájában megfogalmazta a macskafélék rendszertanának alapvető szempontjait, de részletes morfológiai összehasonlító vizsgálatokat nem folytatott. JÁNOSSY (1969) az oroszlánfélék kéz- és lábközépcsontjaira, illetve szemfogaira alapozta összehasonlító vizsgálatait, azonban a különböző fajok elkülönítése ezzel a módszerrel nem volt egyértelmű. Cikkünkben három, a pleisztocén korban élt *Panthera*-alfaj rokonsági kapcsolatait, rendszertani helyzetüket kívántuk tisztázni kladisztikus analízis segítségével. A recens oroszlánokat (*Panthera leo*) – az újabb nézőponttól eltérően – korábban a *Leo* (OKEN, 1816) genuszba sorolták, megkülönböztetve a *P. tigris*, *P. pardus* és *P. onca* fajok alkotta *Panthera* genusztól. Ezek közül a *Leo gombaszoegensis* (KRETZOI, 1938) néven ismert, nagy termetű macskafélét illetően HEMMER (1971) először elvetette a közte és az oroszlán közötti közvetlen rokonságot, és mint *Panthera gombaszoegensis*-t említi. Külön fajként való kezelését jelenleg is preferálja O'REAGAN (2003), míg HEMMER (2001) újabban *Panthera onca gombaszoegensis* néven a jaguár egyik alfajának tekinti, mely az eurázsiai fosszilis jaguárok egyik fiatalabb csoportját alkotja. A *Felis arvernensis*-ként azonosított, az olaszországi Valdarno és Olivola lelőhelyekről származó macskafélére SCHAUB

(1949) a korábbi besorolást elvetve külön taxont állított fel *Panthera toscana* néven. FICCARELLI & TORRE (1968) megállapította, hogy a *Panthera toscana* koponyamorfológiai bélyegei alapján szorosabban kapcsolható a *P. tigris*, *onca*, *pardus* fajcsoportozáshoz, mint a *Panthera leo*-hoz vagy az akkoriban még érvényes *Leo* genuszhoz. A későbbiekben a „toszkán oroszlánt” HEMMER (2001) a fosszilis eurázsiai jaguárok idősebb képviselőjének tekinti és *Panthera onca toscana* néven említi.

A Kárpát-medence területéről – de Európából is – a pleisztocén korból kronológiailag is viszonylag jól elhatárolhatóan két fosszilis oroszlánféle ismert. A korábban Magyarországon *Leo spelaeus wurmi* néven említett *Panthera leo fossilis* a középső-pleisztocént jelöli, míg a *Panthera leo spelaea* a felső-pleisztocén jellegzetes barlangi oroszlánja. Egyes szerzők (SCHÜTT 1969, SALA 1990, BONA 2006) a két típust a *Panthera leo* alfajainak tekintik, míg mások (BARYSHNIKOV & BOESKOROV 2001) szerint a „*fossilis*” és a „*spelaea*” csoport tagjai egymástól és a recens oroszlántól elkülönült fajként kezelendők, ezért *Panthera fossilis* és *Panthera spelaea* néven említik őket. A kladisztikus analízis során kapott törzsfa segítségével pontosítani tudjuk a két fosszilis oroszlánalfaj egymással és a recens oroszlánnal való filogenetikai kapcsolatát, valamint a fejlődéstörténetük ősszállatföldrajzi vonatkozásait.

### Anyag és módszer

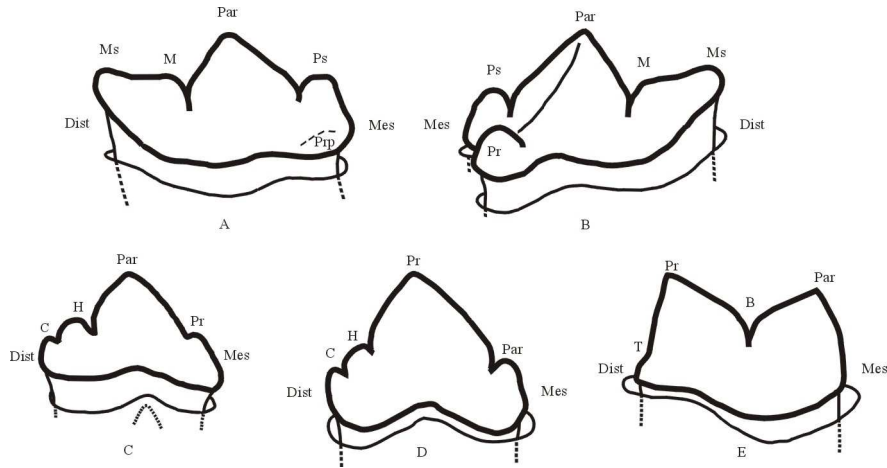
A vizsgált három taxon átlagos fog- és állkapocsméretei (mm-ben), valamint elterjedésük a következő (a méretfelvételi pontokat ld. részletesen HANKÓ (2007) munkájában):

*Panthera onca gombaszoeensis* (KRETZOI, 1938): Méretek: P<sup>4</sup>: 31,25; P<sup>3</sup>: 21; P<sub>3</sub>: 17,75; P<sub>4</sub>: 22; M<sub>1</sub>: 21,5; mandibula: 96. Elterjedés: Spanyolország, Franciaország, Németország, Ausztria, Csehország, Szlovákia, Magyarország, Románia, Oroszország, Görögország, Örményország.

*Panthera leo fossilis* (REICHENAU, 1906): Méretek: P<sup>4</sup>: 37,75; P<sup>3</sup>: 21,5; P<sub>4</sub>: 28,75; M<sub>1</sub>: 29,75; mandibula: 144,5. Elterjedés: Spanyolország, Németország, Olaszország, Oroszország, Görögország.

*Panthera leo spelaea* (GOLDFUSS, 1810): Méretek: P<sup>4</sup>: 35,25; P<sup>3</sup>: 26,25; P<sub>3</sub>: 17,5; P<sub>4</sub>: 25,25; M<sub>1</sub>: 28,5; mandibula: 120. Elterjedés: Eurázsia északi területe.

A jelen vizsgálat alapját képező fosszilis példányok maradványai (10 állkapocs, 2 koponya és 150 fog) a Magyar Állami Földtani Intézet, valamint a Magyar Természettudományi Múzeum Föld- és Őslénytárának tulajdonát képezik. Az összehasonlító vizsgálatokhoz 18 recens oroszlán- és 5 jaguárkoponyát a Magyar Természettudományi Múzeum Emlősgyűjteménye bocsátott rendelkezésre, további 5 oroszlán- és 2 jaguárkoponyát, pedig a Bécsi Természettudományi Múzeumban tanulmányoztunk. Az általunk vizsgált fosszilis fajok taxonómiai elkülönítése a fogak, a mandibula és a koponyamorfológia alapján lehetséges. Fosszilis koponyák hiányában a fog- és állkapocsjellegekre alapoztuk vizsgálatunkat. A fogmorfológiai terminológia használatában (1. ábra), illetve a karakterek összeállításában SCHMID (1940), SCHÜTT (1969), VAUGHN et al. (2000) és ZBORAY (2001) munkáira támaszkodtunk.






**1. ábra.** Fogmorfológia. P<sup>3</sup> és P<sup>4</sup>: harmadik és negyedik felső előőrlo, P<sub>4</sub>: negyedik alsó előőrlo, M<sub>1</sub>: első alsó őrlő. **A.** P<sup>4</sup> buccalis nézet (dist= distalis, M= metaconus, Mes= mesialis, Ms= metastylus, Par= paraconus, Prp= preparastylus, Ps= parastylus,); **B.** P<sup>4</sup> palatinális nézet (Pr= protoconus); **C.** P<sup>3</sup> buccalis nézet (H= hypoconus); **D.** P<sub>4</sub> buccalis nézet (C= cingulum); **E.** M<sub>1</sub> buccalis nézet (B= bemetszés, T= talonid).

**Figure 1.** Tooth morphology. P<sup>3</sup> and P<sup>4</sup>: third and fourth upper premolars, P<sub>4</sub> fourth lower premolar, M<sub>1</sub> first lower molar **A.** P<sup>4</sup> buccal view (dist= distal, M= metacone, Mes= mesial, Ms= metastyle, Par= paracone, Prp= preparastyle, Ps= parastyle); **B.** P<sup>4</sup> palatal view (Pr= protocone); **C.** P<sup>3</sup> buccal view (H= hypocon); **D.** P<sub>4</sub> buccal view (C= cingulum); **E.** M<sub>1</sub> buccal view (B= incisor, T= talonid).

A magyarországi gyűjteményekben megtalálható tételek között több maradvány szlovákiai és romániai lelőhelyről származik (2. ábra). A taxonok sztratigráfiai és kronológiai elterjedését a 1. táblázat mutatja.

Az összehasonlító morfológiai vizsgálatok során a kladsztikus analízist kizárólag a fogak és az állkapocs jellegeire alapoztuk. Összesen 71, részben mérésekkel megállapított, kvalitatív karaktert állítottunk össze (2. táblázat). Kulcsoportnak a foltos hiénát (*Crocota crocuta*) választottuk. A Felidae családra jellemző fogmorfológia viszonylag jól megfeleltethető a Hyaenidae család fogjellegeinek; a két család rokoni kapcsolatát a közös Feliformia (=Aeluroidea) alrendbe való tartozásuk is jelzi. (Az alrend további családja még a Herpestidae és a Viverridae.) A jellegek többsége bináris, azaz két állapotú volt, míg a 18., a 20., a 26. és az 57. karakterek több állapotú jellegek. A jellegállapotokat minden karakter esetében rendezettnek és polarizáltunk tekintettük. Az adatmátrixban (3. táblázat) az „x” jelek mutatják, hogy az adott jelleg az adott taxonnál nem vizsgálható, nem mérhető vagy nem értelmezhető. A 71. karakter a *P. l. fossilis* és a *P. l. spelaea* esetében vizsgálható volt, de nem adott érdemleges eredményt, továbbá ez a vizsgálat csak a „*gombaszöegensis*” problémakörnél bírt jelentőséggel. A mátrix első oszlopa a 0. karakteroszlop (ún. „kamutulajdonosság” KORSÓS 1999), amelynek megadása a Hennig86 program használatakor általánosan szokásos, hogy a tulajdonosságok számozása a kézenfekvő 1-estől induljon. A kamutulajdonosság állapota mindegyik taxonnál 0, és jelenléte nem befolyásolja az analízis eredményét.

A kladisztikus analízishez a Hennig86 számítógépes programot használtuk (FARRIS 1988, LIPSCOMB 1994), amelyet egy Intel Pentium 1,1 GHz-es processzorra ellátott Fujitsu-Siemens személyi számítógépen, Windows XP környezetben, DOS-os felhasználói felületet emulálva futtattunk. A 6 x 72-es mátrix analízisét (tekintettel a viszonylag alacsony taxonszámra és a jónéhány, az analízis szempontjából nem informatív karakterre) a program „ie” (= *implicit enumeration*) parancsával végeztük. Ez az egzakt algoritmus minden lehetséges legrövidebb, legparszimónusabb törzsfát megtalál. Az egyes tulajdonságok súlya minden esetben az alapértelmezett 1 volt. A kapott törzsfákat az *xsteps* utasítással elemeztük. A futtatott analízist logfájlban rögzítettük.

Taxonok	Kronológiai elterjedés	Lelőhelyek
<i>Panthera leo spelaea</i> 	Würm glaciális- Eem interglaciális	1. Tokod-Nagyberek 2. Szelim-barlang 3. Igric/Pestere-barlang 4. Istállóskői-barlang 5. Kiskunfélegyháza 6. Három-kúti-barlang 7. Kiskevélyi-barlang
<i>Panthera leo fossilis</i> 	Riss glaciális- Holstein interglaciális	1. Vértesszőlős 2. Paks 3. Szuhogy-Csorbakő 4. Solymár
<i>Panthera onca gombaszoegensis</i> 	Riss glaciális- Cromer interglaciális	1. Püspökfürdő/Betfia 2. Gombaszög/Gombasek 3. Vértesszőlős 4. Kövesvárad 5. Uppony I.

2. ábra. A vizsgált fosszilis taxonok időbeli elterjedése és a magyarországi gyűjteményekben található maradványok lelőhelyei.

Figure 2. Chronological distribution of fossil taxa and localities of the specimens from Hungarian collections.

**1. táblázat.** A vizsgált fosszilis taxonok kronológiai és rétegtani elterjedése.  
**Table 1.** Chronological and stratigraphical spreading of the examined fossil taxa.

Kor (ezer év)	600	500	400	300	200	100	
Krono- sztratigráfia	középső-pleisztocén					késő- pleisztocén	Flandriai holocén
Eljegesedési periódusok	Günz ←	Cromer	Mindel	Holstein	Riss	Em	Würm
Taxonok	<i>P. onca gombaszoegensis</i>			<i>P. leo fossilis</i>		<i>P. leo spelaea</i>	

**2. táblázat.** A 71 fog- és állkapocsjelleg lehetséges állapotai. Általában a 0 a pleziomorf, az ettől eltérő pedig a feltételezett apomorf állapot.

**Table 2.** Possible states of 71 teeth and skull morphological characters. 0 stands for the plesiomorphic, all others are apomorphic states.

1.	Az I <sup>1</sup> -en a kúpok száma három – 0, vagy kettő – 1
2.	Az I <sup>1</sup> -en a kúpok száma labiálisan egy – 0, vagy más – 1
3.	Az I <sup>1</sup> -en a kúpok száma palatinalisan kettő – 0, vagy más – 1
4.	Az I <sup>2</sup> -n a kúpok száma három – 0, vagy kettő – 1
5.	Az I <sup>2</sup> -n a kúpok száma labiálisan egy – 0, vagy más – 1
6.	Az I <sup>2</sup> -n a kúpok száma palatinalisan kettő – 0, vagy más – 1
7.	Az I <sup>3</sup> -on a kúpok száma egy – 0, vagy kettő – 1
8.	Az I <sup>3</sup> -on van cingulum – 0, vagy nincs cingulum – 1
9.	A C <sup>sup</sup> -on nincs vércsatorna – 0, vagy van – 1
10.	A P <sup>3</sup> -on a paraconus alatt palatinalisan a korona egy nyúlványt képezhet – 1, vagy általában nem képez nyúlványt – 0
11.	A P <sup>3</sup> -on a protoconus általában fejlett – 1, vagy általában fejletlen – 0
12.	A P <sup>3</sup> -on a protoconus lingualisan enyhén dől – 0, vagy erősen dől – 1
13.	A P <sup>3</sup> -on paraconus fejletlen – 0, vagy fejlett – 1
14.	A P <sup>3</sup> -on a korona a fog buccalis és palatinalis oldalán ívet nem képez occlusalis irányba – 0, vagy többnyire ívet képez – 1
15.	A P <sup>3</sup> -on a hypoconus megvan – 0, vagy hiányzik – 1
16.	P <sup>3</sup> -on a hypoconus fejletlen – 1, vagy fejlett – 0
17.	A P <sup>3</sup> -on a cingulum hiányzik – 0, vagy megvan – 1
18.	A P <sup>4</sup> -en a protoconus koronaalapja nem csökevényes – 0, vagy közepesen csökevényes – 1, vagy csökevényes 2
19.	A P <sup>4</sup> -en a protoconus megvan – 0, vagy hiányozhat – 1
20.	A P <sup>4</sup> -en a protoconus erősen fejlett – 0, vagy közepesen fejlett – 1, vagy gyengén fejlett 2
21.	A P <sup>4</sup> -en a paraconustól a protoconusig lefutó zománcvonulat fejletlen – 0, vagy fejlett – 1
22.	A P <sup>4</sup> -en a parastylus erősen fejlett – 0, vagy gyengén fejlett – 1
23.	A P <sup>4</sup> -en a paraconus erősen fejlett – 0, vagy gyengén fejlett – 1
24.	A P <sup>4</sup> -en a metaconus fejlett – 0, vagy fejletlen – 1
25.	A P <sup>4</sup> -en a metastylus a metaconus fölé nyúlik – 0, vagy a metaconus a metastylus fölé nyúlik – 1
26.	A P <sup>4</sup> -en a preparastylus megvan – 0, vagy hiányozhat – 1, vagy rendszerint hiányzik 2
27.	A P <sup>4</sup> -en a preparastylus általában fejlett – 0, vagy általában fejletlen – 1

## 2. táblázat folytatása.

Table 2. continued.

28.	A P <sup>1</sup> -en a paraconus és metastylus alatt a buccalis oldalon a korona általában nem szélesedik ki – 0, vagy általában kiszélesedik – 1
29.	Az I <sub>1</sub> -en a kúpok szám kettő – 0, vagy más – 1
30.	Az I <sub>1</sub> -en cingulum van – 0, vagy nincs – 1
31.	Az I <sub>2</sub> -n a kúpok száma egy – 0 kettő – 1
32.	Az I <sub>2</sub> -n cingulum van – 0, vagy nincs – 1
33.	Az I <sub>3</sub> -on a kúpok száma kettő – 0, vagy egy – 1
34.	Az I <sub>3</sub> -on cingulum van – 0, vagy nincs – 1
35.	A C <sub>ant</sub> -on vércsatorna nincs – 0, vagy van – 1
36.	A P <sub>3</sub> -on paraconid vagy maradványa van – 0, vagy hiányozhat – 1
37.	A P <sub>3</sub> -on a protoconid fejlett – 0, vagy fejletlen – 1
38.	A P <sub>3</sub> -on a hypoconid van – 0, vagy hiányzik – 1
39.	A P <sub>3</sub> -on cingulum vagy metaconid van – 0, vagy nincs – 1
40.	A P <sub>3</sub> koronájának kerülete kör alakú – 1, vagy hosszúkás – 0
41.	A P <sub>4</sub> -en a paraconid erősen fejlett – 0, vagy közepesen fejlett – 1
42.	A P <sub>4</sub> -en a protoconid általában egyenes – 0, vagy általában distálisan enyhén dől – 1
43.	A P <sub>4</sub> -en a hypoconid erősen fejlett – 0, vagy közepesen fejlett – 1
44.	A P <sub>4</sub> -en a metaconid maradvány látható – 0, vagy hiányzik – 1
45.	A P <sub>4</sub> -en van cingulum – 0, vagy nincs – 1
46.	Az M <sub>1</sub> -en a paraconid fejletlen – 1, vagy fejlett –
47.	Az M <sub>1</sub> -en a paraconid csúcsa mesialisan nem tolódik el – 0, vagy eltolódik – 1
48.	Az M <sub>1</sub> -en paraconidjának mesialis éle többnyire egyenes – 0, vagy alja nem egyenes, hanem domború – 1
49.	Az M <sub>1</sub> -en a protoconid magasabbra nyúlik (de nem abszolút értelemben magasabb) a paraconidnál – 0, vagy a paraconid magasabb a protoconidnál – 1
50.	Az M <sub>1</sub> -en a protoconid egyenes – 0, vagy distálisan dőlt – 1
51.	Az M <sub>1</sub> -en a talonid maradványa többnyire megvan – 0, vagy többnyire nincs – 1
52.	Az M <sub>1</sub> -en a talonid-maradvány fejlett – 0, vagy fejletlen – 1
53.	Az M <sub>1</sub> lingualis oldalán általában a zománc megvastagszik – 1, vagy nem – 0
54.	Az M <sub>1</sub> buccalis oldalán distálisan a zománcalap ívet képezve felhúzódik a kúp irányába – 1, vagy többnyire nem húzódik fel – 0
55.	Az ív fejletlen – 0, vagy fejlett – 1
56.	A symphysis mandibulae horizontálisan többnyire a diastema közepénél végződik – 0, vagy a diastema végén, esetleg azon túl végződik – 1
57.	A diastema rövid – 0, vagy közepes – 1, vagy hosszú 2
58.	A fossa masseterica az M <sub>1</sub> protoconidjáig terjed – 0, vagy benyúlik a paraconid alá – 1
59.	A foramen mentale száma egy fajon belül változik – 0, vagy nem változik – 1
60.	Az incisivusok száma a maxillában három – 0, vagy ettől eltérő számú – 1
61.	Az incisivusok száma a mandibulában három – 0, vagy más – 1
62.	A caninusok száma a maxillában kettő – 0, vagy más – 1
63.	A caninusok száma a mandibulában kettő – 0, vagy más – 1
64.	A premolárisok száma a maxillában négy – 0, vagy három – 1
65.	A premolárisok száma a mandibulában három – 0, vagy kettő – 1
66.	A molárisok száma a maxillában nincs – 1, vagy egy van – 0
67.	A molárisok száma a mandibulában egy – 0, vagy más – 1
68.	A P <sup>3</sup> -on protostylus van – 0, vagy nincs – 1
69.	A P <sup>4</sup> esetében a palatinális oldalon a korona meredek ívet képez occlusalis irányba – 0, vagy egyenletesen halad a kúpok irányába – 1, vagy jellegzetesen hullámosan ívelt – 2
70.	A P <sub>4</sub> -en a cingulum erősen fejlett – 0, vagy gyengén fejlett – 1
71.	A corpus mandibulae a P <sub>3</sub> előtt és az M <sub>1</sub> mögött egyforma – 0, vagy az M <sub>1</sub> mögött magasabb, mint a P <sub>3</sub> előtt – 1

## Eredmények

A taxonok morfológiai elemzése során kapott eredmények HANKÓ (2007) dolgozatában található. Ebben a tanulmányban kizárólag a kladisztikus analízis eredményeit ismertetjük. Első lépésként kizártuk az irreleváns bélyegeket, tehát a 2, 5, 13, 14, 15, 22, 23, 24, 29, 30, 32, 37, 38, 46, 51, 58, 60, 61, 62, 63, 67 számúakat, melyek azonos állapotok (vagy nem értelmezhető helyzetük) miatt nem tesznek különbséget a belcsoport és a külcsoport között. Ezzel ugyanakkor alátámasztják az összes vizsgált taxon közös filogenetikai eredetét, a Feliformia alrendhez való tartozást. Rajtuk túlmenően a 9, 16, 17, 21, 25, 35, 39, 40, 43, 45, 47, 49, 53, 54, 64, 65, 66 számú karakterek a kérdéses belcsoportra (azaz az öt vizsgált taxonra) nézve ugyanolyan állapotot mutatnak, így a köztük lévő filogenetikus viszony tisztázására nem alkalmasak, viszont bizonyítják a belcsoport alfajainak monofiletikus származását és elkülönülését a *Crocuta* genusztól. A 70- és 71-es számú karaktereket erősen specializált állapotuk miatt zártuk ki a kladisztikus analízisből; ezek a tulajdonságok a külcsoportunknál nem a pleziomorf állapotot tükrözik.

**3. táblázat.** A kladisztikus analízishez felhasznált 6 x 72-es taxon–karaktermátrix. A 0. karakter az ún. „kamu tulajdonság”

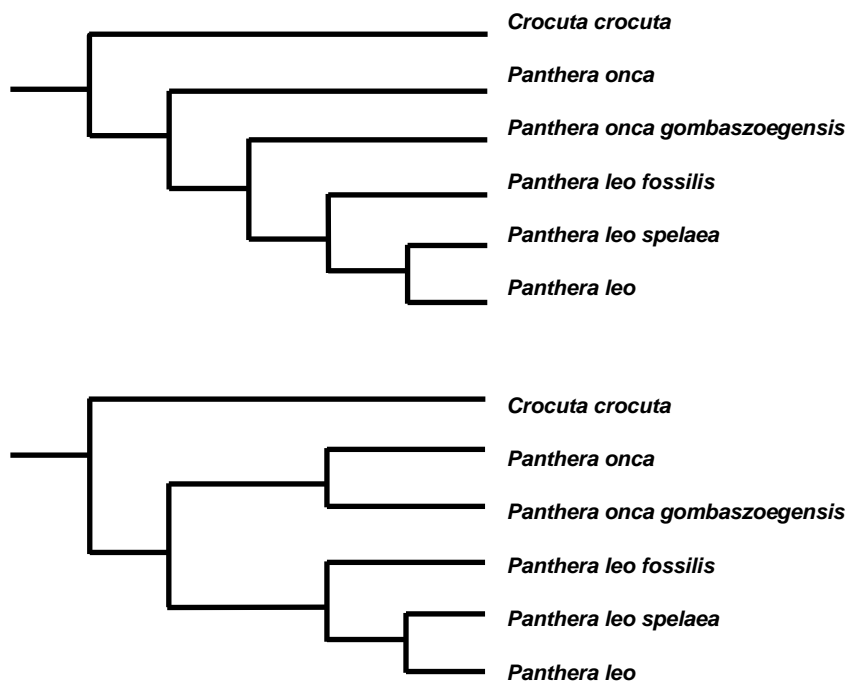
**Table 3.** 6 x 72 taxon–character matrix used for the cladistic analysis. Character 0 is the „dummy character”.

Taxon	Karakter	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
<i>Panthera onca gombaszoegensis</i>		0	0	0	0	x	x	x	x	x	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0
<i>Panthera leo fossilis</i>		0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0
<i>Panthera leo spelaea</i>		0	x	x	x	x	x	x	x	x	1	0	0	1	1	1	0	0	1	2	1	2	1	0	0
<i>Panthera leo</i>		0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	2	1	2	1	0	0
<i>Panthera onca</i>		0	1	0	1	1	0	1	1	x	1	1	1	0	1	1	0	0	1	2	0	0	1	0	0
<i>Crocuta crocuta</i>		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	x	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0

Taxon	Karakter	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47
<i>Panthera onca gombaszoegensis</i>		0	0	1	0	0	x	x	x	x	x	x	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0
<i>Panthera leo fossilis</i>		0	0	1	1	1	0	1	x	x	0	1	1	x	x	x	x	x	1	1	1	1	1	0	0
<i>Panthera leo spelaea</i>		0	0	2	x	1	x	x	x	x	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0
<i>Panthera leo</i>		0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0
<i>Panthera onca</i>		0	0	0	0	0	0	1	x	x	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Crocuta crocuta</i>		0	1	2	x	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1

Taxon	Karakter	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71
<i>Panthera onca gombaszoegensis</i>		0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	x	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	2	0
<i>Panthera leo fossilis</i>		1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	x	1	1	1	1	x
<i>Panthera leo spelaea</i>		1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	x	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1
<i>Panthera leo</i>		1	0	1	0	1	1	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1
<i>Panthera onca</i>		0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0
<i>Crocuta crocuta</i>		1	1	1	0	1	0	0	x	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	x	x

A bevezetésben megfogalmazott két problémára a kladisztikus vizsgálat az alábbi válszokat adta. Összesen két egyenértékű, abszolút értelemben legrövidebb (legparsimonusabb), 61 állapotváltozás hosszúságú, de topológiájában eltérő törzsfát kaptunk (3–4. ábra). Konzisztencia- (88 %) és retenciós indexeik (70 %) alapján is megegyezett mindkét törzsfa statisztikája. Az első törzsfa ugyanakkor a „*gombaszoegensis*”-t mint önálló fajt különválasztotta, míg a második törzsfa ugyanezt a taxont a *Panthera onca* egyik alfajaként mutatja. (A faji–alfaji rangot a többi taxon viszonylatában lehet definiálni.) A második, az őroszlánokat illető kérdés tekintetében a két törzsfa ugyanazt az eredményt hozta, azaz a *Panthera leo fossilis* kladisztikusan távolabb, míg a *Panthera leo spelaea* közelebb áll a recens oroszlánhoz.



**3-4. ábra.** A Hennig86 program „*ie*” parancsa által adott, két legrövidebb törzsfa. Hosszuk egyaránt 61, konzisztencia-indexük 88 %, retenciós indexük 70 %.

**Figures 3-4.** The two most parsimonous trees resulted from the Hennig86 cladistic analysis, with command „*ie*”. Length 61, consistency index 88 %, retention index 70 %.

A két egyformán valószínű, de különböző topológiájú törzsfa közül az Értékelésben megfogalmazott érvek (azaz a biológiai adatok) alapján a másodikat tartjuk a tényleges evolúciós viszonyokat jobban megközelítőnek. Az 5. ábrán ez a törzsfa látható; rajta külön feltüntettük az egyes végtaxonok apomorfiáit, valamint az összetartozó kládokat alátámasztó szünapomorfiákat. Ezek az egyes taxonokra nézve az alábbiak:



Apomorfiák:

*Crocuta crocuta*: 16, 25, 40, 45, 47, 49, 64, 65

*Panthera onca*: 1, 3, 10, 11

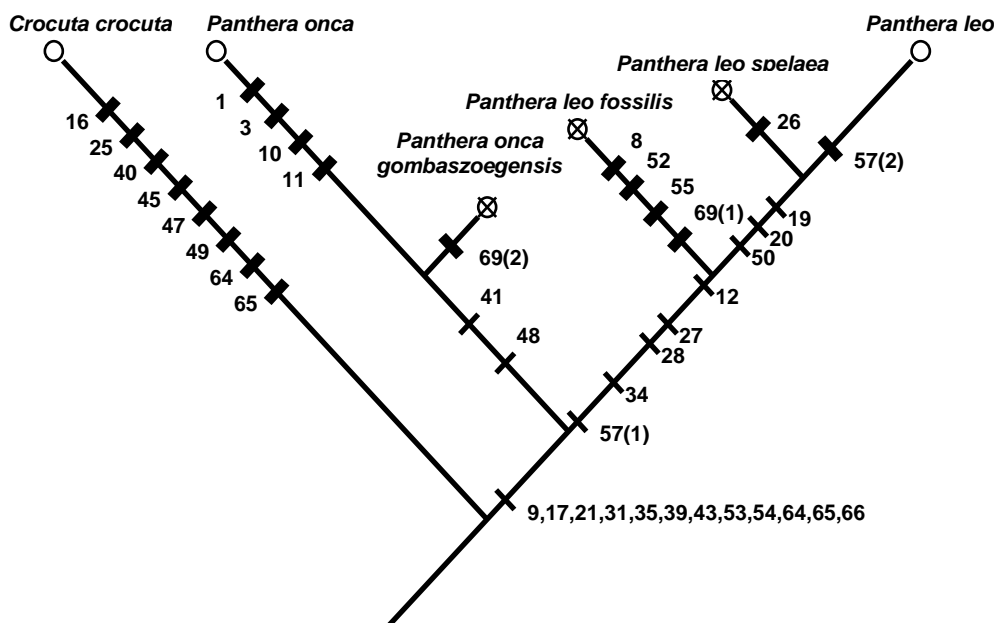
*Panthera onca gombaszoegensis*: 69(2)

*Panthera leo fossilis*: 8, 52, 55, 69(1)

*Panthera leo spelaea*: 26

*Panthera leo*: 57(2)

A belcsoport öt *Panthera*-taxonjának közös származását a külcsoporttal szemben alátámasztó szünapomorfiák: 9, 17, 21, 31, 35, 39, 43, 53, 54, 64, 65, 66. A *Panthera onca* és a *P. o. gombaszoegensis* közös származását alátámasztó szünapomorfiák: 41, 48. A három *Panthera leo* alfaj közös származását alátámasztó szünapomorfiák: 12, 27, 28, 34, 57(1). A *Panthera leo spelaea* és a *P. leo* közös származását alátámasztó szünapomorfiák: 19, 20, 50.



5. ábra. Az előnyben részesített törzsfá a szünapomorfiák és autapomorfiák feltüntetésével.

Figure 5. Preferred tree together with the apomorphies and synapomorphies.

## Értékelés

A fog- és állkapocsjellegeken alapuló kladisztikus analízis két törzsfát eredményezett, amelyek eltérően mutatják a „*gombaszoegensis*” taxonómiai pozícióját. Az első törzsfá (3. ábra) alapján a „*gombaszoegensis*” mint önálló faj jelenik meg. Az 1, 3, 10, 11, 26, 42, 68 számú karakterek támasztják alá azt a nézetet, amely szerint a „*gombaszoegensis*” a

*Panthera* genusz olyan ősi típusa, amely egyaránt hordozza a genuszon belül később elkülönült, legalább két faj morfológiai sajátosságait. A második törzsfán (4. ábra) a „*gombaszoegensis*” a *Panthera onca* alatt helyezkedik el. A jaguárral való alfaji szintű rokonságot támasztja alá 11 karakter (12, 19, 27, 28, 41, 48, 50, 56, 57, 70, 71), amelyek közül a 41. és a 48. jelleg szünapomorfa. Véleményünk szerint a második törzsfá jobban tükrözi a „*gombaszoegensis*” származástani kapcsolatait, ezért a rendelkezésre álló fog- és mandibulamaradványok alapján indokolt lehet a *Panthera onca gombaszoegensis* név használata. Ebben a kérdésben álláspontunk megegyezik HEMMERÉVEL (2001).

A fosszilis eurázsiai oroszlánok származástani kapcsolatait tekintve a két törzsfá ugyanazt az eredményt adja. Eszerint a barlangi oroszlán (*Panthera leo spelaea*) morfológiailag közelebb, míg a geológiai értelemben idősebb *P. l. fossilis* távolabb áll a recens oroszlántól. A P<sup>4</sup> (18, 19, 20, 69 karakterek) és az M<sub>1</sub> (50, 52, 55 karakterek) felépítése indokolja az eddigi általános nézet felülvizsgálatát. Az legidősebb *Panthera* maradványok Afrikából, kb. 3 millió éves rétegekből kerültek elő Laetoli (Tanzánia) közelében. Ezt követően a *Panthera*-k az afrikai őshazából áterjedtek Euráziába, ahol első képviselőjük az olaszországi Valdarno és Olivola lelőhelyről ismert *Panthera onca toscana*. Később, a magyarországi Cromer interglaciálisból ismert a *Panthera onca gombaszoegensis*, amelynek megjelenése a *Panthera*-k újabb migrációs hullámát jelzi; emellett, esetleges keveredése az európai „toszán nagymacskák” populációjával is elképzelhető. HEMMER (2001) szerint a „*toscana*” az idősebb, a „*gombaszoegensis*” a fiatalabb képviselője a fosszilis eurázsiai jaguároknak. A „*gombaszoegensis*” a Riss glaciális elején tűnt el a magyarországi lelőhelyekről, melynek hátterében klimatikus és ökológiai hatások állhattak. A középső-pleisztocénben a Holstein interglaciálisból ismert a *Panthera leo fossilis*, amely a hasonló ökológiai niche-ért folyó versengés folytán kiszoríthatta a jóval kisebb termetű „*gombaszoegensis*”-t. Bár az untermassfeldi és az akhkalaki (Transz-Kaukázus) lelőhelyekről ismert *P. o. gombaszoegensis* esetében kimutatható a vizes élőhelyek preferenciája (HEMMER et al. 2001) – ezt pl. a jaguárnak a *Lutra* és *Hippopotamus* genuszokkal való együttes előfordulása is jelzi –, magyarországi lelőhelyekről ez még nem nyert bizonyítást. Mindenesetre a Vértesszőlős II. lelőhely leletanyaga bizonyítja, hogy a „*gombaszoegensis*” és a „*fossilis*” kortársai voltak egymásnak, és feltételezhetően versengtek az élőhelyért.

A bevezetésben már említett két nagy testű oroszlánféle („*fossilis*” és „*spelaea*”) önálló fajként vagy a *Panthera leo* alfajaként való kezelésével kapcsolatban sokáig csak morfológiai vizsgálatokra volt lehetőség. GROISS (1996) a barlangi oroszlánt a recens tigrissel (*Panthera tigris*) sorolta egy fajba, a *Panthera leo spelaea* genetikai vizsgálata azonban kimutatta (BURGER et al. 2004), hogy ez az állat valamennyi recens *Panthera* közül az oroszlánhoz áll a legközelebb. BURGER et al. (2004) azonban azt is hangsúlyozzák, hogy az általuk vizsgált genetikai mintázat önmagában nem dönti el a „*spelaea*” fajként vagy alfajként való kezelését. Genetikai analízis a *Panthera leo fossilis* esetében egyelőre nem történt, így a „*fossilis*” és a barlangi oroszlán közötti genetikai távolság nem ismert. A *P. l. fossilis* maradványai a Riss közepéig találhatók meg magyarországi rétegekben. Az Eem interglaciálisból, Tokod-Nagyberek lelőhelyéről került elő a *Panthera leo spelaea* legidősebb maradványa. Ez az alak egészen a Würm utolsó stadiálisáig, kb. 18-20 ezer évvel ezelőttig mutatható ki a Kárpát-medencében, illetve Európában. Tehát az első, már valódi oroszlánoknak tekinthető állatok 700 ezer éve (SALA 1990), más szerzők szerint (HEMMER 2003) nem előbb mint a Cromer III-IV. szakaszában (600–550 ezer évvel ezelőtt)

jelentek meg Európában. HEMMER (1974) a „*fossilis*” leszármazottainak tekinti a késő-pleisztocénban élt barlangi oroszlánokat. Azonban a „*spelaea*” fogmorfológiája ( $M_1$ ,  $P^4$ ) lényegesen nagyobb hasonlóságot mutat a recens afrikai oroszlán, a *Panthera leo* fogfelépítésével, míg a „*fossilis*” fogfelépítésétől eltér. Jelentős különbség mutatkozik a koponya temporális régiójának alakulásában (FREUDENBERG 1914) is. A „*fossilis*” esetében e terület beszűkülése és ennek következtében az agytérfogat viszonylagos csökkenése mutatkozik, ami viszont nem tapasztalható sem a barlangi, sem a recens oroszlánnál. Továbbá a magyarországi leletanyag alapján a két alfaj rétegtani elterjedése közötti „időhézag” (1. táblázat) azt sejteti, hogy két, egymástól származástaniilag elkülönült taxonról van szó. Ebből a tényből kiindulva feltételezhető, hogy a „*spelaea*”-k egy későbbi hullámban, az Eem interglaciális idején migráltak Euráziába, és a „*fossilis*”-tól különálló fejlődési vonalat képviselnek. Az afrikai oroszlán fejlődési vonalától való későbbi leválás eredményezheti a nagyfokú hasonlóságot a barlangi oroszlánok és a recens oroszlánok között. A recens oroszlán elterjedési areája a holocénban kiterjedt volt Európában (SOMMER & BENECKE 2006), még a történelmi időkben is, amelyet később, az emberi jelenlét mint korlátozó tényező jelentősen befolyásolhatott. Valószínű tehát, hogy a vándorlási tendencia a pleisztocénban is hasonló volt, így az oroszlánok diszperziója Afrikából Euráziába nem korlátozódik egy vagy két hullámra, hanem a klimatikusan kedvezőbb időszakokban, pl. az interstadiálisokban többször megismétlődhetett.

**Köszönetnyilvánítás.** Köszönjük Dr. VÖRÖS ATTILÁNAK és Dr. GASPARIK MIHÁLYNAK a kéziratral kapcsolatos kritikai észrevételeiket.

## Irodalom

- BARYSHNIKOV, G. & BOESKOROV, G. (2001): The pleistocene cave lion, *Panthera spelaea* (Carnivora, Felidae) from Yakutia, Russia. *Cranium* 18(1): 9–24.
- BONA, F. (2006): Systematic position of a complete lion-like cat skull from the Eemian ossiferous rubble near Zandobbio (Bergamo, North Italy). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* 112(1): 157–166.
- BURGER, J., ROSENDAHL, W., LOREILLE, O., HEMMER, H., ERIKSSON, T., GÖTHERSTRÖM, A., HILLER, J., COLLINS, M. J., WESS, T. & ALT, K. W. (2004): Molecular phylogeny of the extinct cave lion *Panthera leo spelaea*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 30: 841–849.
- FARRIS, J. S. (1988): *HENNIG. Hennig86 Reference. Version 1.5*. Naturhistoriska Museet, Stockholm, 18 pp.
- FICCARELLI, G. & TORRE, D. (1968): Upper Villafranchian panthers of Tuscany. *Palaeontographica Italica* 64: 173–184.
- FREUDENBERG, W. (1914): Die Säugetiere des alteren Quarters von Mitteleuropa. *Geologische-Paleontologische Abhandlungen* 16: 455–670.
- GOLDFUSS, G. (1810): *Die Umgebungen von Muggendorf. Ein Taschenbuch für Freunde der Natur und Alterthumskunde*. Erlangen, 351 pp.
- GROISS, J. TH. (1996): Der Höhlentiger *Panthera tigris spelaea* (Goldfuss). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen (Monatsheft)* 7: 399–414.

- HANKÓ, E. P. (2007) (in press): A revision of three Pleistocene subspecies of *Panthera*, based on mandible and teeth remains stored in Hungarian collections. *Fragmenta Palaeontologica Hungarica* 24–25.
- HEMMER, H. (1971): Zur Charakterisierung und stratigraphischen Bedeutung von *Panthera gombaszoegensis* (Kretzoi, 1938). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen (Monatsheft)* 1971(12): 701–711.
- HEMMER, H. (1974): Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Pantherkatzen (Pantherinae). Teil III. *Veröffentlichungen der Zoologischen Staatssammlung München* 17: 167–280.
- HEMMER, H. (2001): Die Feliden aus dem Epivillafranchium von Untermassfeld. In: KAHLKE, R.-D. (ed.): Das Pleistozän von Untermassfeld bei Meiningen (Thüringen). Teil 3. *Monographien des Römisch-Germanischen Zentralmuseums* 40(3): 699–782.
- HEMMER, H., KAHLKE, R. D. & VEKUA A. K. (2001): The jaguar – *Panthera onca gombaszoegensis* (Kretzoi, 1938) (Carnivora: Felidae) in the late Lower Pleistocene of Akhalkalaki (South Georgia; Transcaucasia) and its evolutionary and ecological significance. *Geobios* 34(4):475–486.
- HEMMER, H. (2003): Pleistozäne Katzen Europas – Eine Übersicht. *Cranium* 20(2): 6–22.
- JÁNOSY, D. (1969): Stratigraphische Auswertung der europäischen mittelpleistozänen Wirbeltierfauna. Teile I.–II. *Berichte der Deutschen Gesellschaft für Geologische Wissenschaften. Reihe A, Geologie und Paläontologie* 14(4–5): 367–438, 573–643.
- KORSÓS, Z. (1999): *Zooszisztematikai gyakorlatok. A fenetikus és kladsztikus osztályozás alapjai.* Egyetemi jegyzet, Állatorvos-tudományi Egyetem, Budapest, 144 pp.
- KRETZOI, M. (1938): Die Raubtiere von Gombaszög nebst einer Übersicht der Gesamtfaua. *Annales Musei Nationalis Hungarici, Pars Mineralogica, Geologica, Palaeontologica* 31: 87–157.
- KRETZOI, M. (1929): Felida-tanulmányok. Budapest, 22 pp.
- LIPSCOMB, D. (1994): *Cladistic analysis using Hennig86.* George Washington University, Washington D. C., 122 pp.
- O'REGAN, H. J. (2003): *Reidentifications and synonymies of European mammals.* The Paleontology Database, <http://paleodb.org/cgi-bin/bridge.pl>
- V. REICHENAU, W. (1906): Beiträge zur näheren Kenntniss der Carnivoren aus den Sanden von Mauer und Mosbach. *Abhandlungen Grossherzoglichen Hess. Geologischen Landesanstalt* 4: 189–313.
- SALA, B. (1990): *Panthera leo fossilis* (v. Reichenau, 1906) (Felidae) de Isernia La Pineta (Pleistocene moyen Inférieur d'Italie). *Geobios* 23(2): 189–194.
- SCHAUB, S. (1949): Révision de quelques carnassiers villafranciens du Niveau des Etouaires (Montagne de Perrier, Puy-de Dome). *Eclogae Geologiae Helv.* 42(2): 492–506.
- SCHMID, E. (1940): Variationsstatistische Untersuchungen am Gebiss pleistozäner und rezenter Leoparden und anderer Feliden. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 15(1): 1–178.
- SCHÜTT, G. (1969): Untersuchungen am Gebiss von *Panthera leo fossilis* (v. Reichenau 1906) und *Panthera leo spelaea* (Goldfuss 1810). *Neues Jahrbuch Geologischen und Paleontologischen Abhandlungen* 134(2): 192–220.
- SOMMER, R. S. & BENECKE, N. (2006): Late Pleistocene and Holocene development of the felid fauna (Felidae) of Europe: a review. *Journal of Zoology* 269: 7–19.
- VAUGHN T. A., RYAN, J. & CZAPLEWSKI, M. N. J. (2000): *Mammalogy*. 4. Edition, Sanders College Publishing, USA, 565 pp.
- ZBORAY, G. (2001): *Összehasonlító anatómiai praktikum II.* Nemzeti Tankönyvkiadó, Budapest, 444 pp.

## A cladistic analysis of the teeth and mandible morphological characters of Pleistocene lions from Hungary

ESZTER HANKÓ<sup>1</sup> and ZOLTÁN KORSÓS<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Department of Geology and Paleontology, Hungarian Natural History Museum,  
Ludovika tér 2–6, 1083 Budapest, Hungary E-mail: [osliroda@nhmus.hu](mailto:osliroda@nhmus.hu)

<sup>2</sup>Department of Zoology, Hungarian Natural History Museum, Baross u. 13, 1088 Budapest, Hungary

ÁLLATTANI KÖZLEMÉNYEK (2007) 92(1): 39–51.

**Abstract.** Systematic position of three Hungarian Pleistocene fossile lion taxa *Panthera leo fossilis*, *P. l. spelaea* and *P. onca gombaszoegensis* (originally *Leo gombaszoegensis*) were clarified by the cladistic analysis of 71 teeth and skull morphological characters. The two most parsimonious trees, using the computer program Hennig86, showed that *Leo gombaszoegensis* stands closer to the Jaguar (*Panthera onca*), also in the ingroup, either at separate specific, or at subspecific (*P. o. gombaszoegensis*) level preferred here. The position of the two *Panthera leo* subspecies were the same in both trees, i. e. the Cave Lion (*P. l. spelaea*) has a closer relationship to the recent African Lion than to its previously hypothesized ancestor (*P. l. fossilis*). This result seems to prove that the expansion of the ancient lions from Africa to Europe was not only a single event, but rather a series of dispersion phases in times of favourable climatic conditions.

**Keywords:** *Panthera*, cladogram, teeth morphology, Hennig86.