

## A Kárpát-medence felső-pliocén és kvarter emlősfauna közösségeinek paleoökológiai vizsgálata

PAZONYI Piroska

MTM-MTA Paleontológiai Kutatócsoport, 1431 Budapest Pf. 137. (pazonyi@nhmus.hu)

### *Palaeoecological investigations of Upper Pliocene and Quaternary mammalian communities in the Carpathian Basin*

#### Abstract

The principal aims of this article involve the investigation of some ecological parameters of Late Neogene mammalian communities, this includes following the changes of climate and vegetation in the area on the basis of these parameters. This study uses mammalian faunal data from 156 layers of 64 Upper Pliocene, Pleistocene and Holocene localities from the Carpathian Basin.

Some of the applied methods are based directly on the species composition of mammalian faunas (cluster analysis, similarity study, longevity studies and investigation of evolutionary lineages). These methods helped in the documentation of the primary, secondary and tertiary events in the mammalian fauna. The other group of applied methods consists of taxon-free processes and these are based on the ecological parameters of mammalian species and communities (body size, trophic preferences, number of species). The distribution of ecotypes in a fauna (ecological variables) is essentially determined by the climate and vegetation. Ecological variables (distribution of body-size and the trophic preferences, diversity index) together define the ecological unit which is characteristic to the community. In the Carpathian Basin 10 ecological units are distinguished and interpreted in the studied period.

*Keywords: Upper Pliocene, Quaternary, mammals, palaeoecology, taxon-free method*

#### Összefoglalás

A dolgozat fő célja a késő-neogén emlősfauna-közösségek néhány ökológiai paraméterének vizsgálata és ezek alapján a terület éghajlati és vegetációs változásainak nyomonkövetése volt. A munka során a Kárpát-medence területéről 64 felső-pliocén, pleisztocén és holocén lelőhely 156 rétegének emlősfauna-adatai kerültek felhasználásra.

Az alkalmazott módszerek egy része közvetlenül a fajösszetétel alapján (klaszteranalízis, hasonlóság vizsgálat, fajlét vizsgálatok, evolúciós vonalak vizsgálata). Ezekkel a módszerekkel sikerült kimutatni az emlősfaunában végbement jellegzetes első-, másod- és harmadrendű eseményeket. A módszerek másik csoportjába a taxon-független vizsgálat tartozik, amely a fajok, illetve közösségek különböző ökológiai jellegein (testtömeg, táplálkozási preferencia, fajszám) alapul. Az ökológiai jellegek (ökotípusok) eloszlását az adott faunán belül (ökológiai változók) alapvetően a klíma és a növényzet határozza meg. A három ökológiai változó (testtömeg, táplálkozási preferencia eloszlás, diverzitási index) együttesen jellemzi az ökológiai egységet. A vizsgált időintervallumban tíz ökológiai egységet lehetett megkülönböztetni és értelmezni a Kárpát-medence területén.

*Tárgyszavak: kvarter, emlősök, paleoökológia, taxon-független módszer*

#### Bevezetés

A több mint 150 éves múltira visszatekintő magyar kvarter ősgérintes kutatások Euráziában egyedülálló módon sok lelőhelyet tártak fel. Ennek eredményeként a kutatók ismeretlen taxonok és faunák sokaságát ismerték meg, valamint a nemzetközi szinten használatos biokronológiai–biosztratigráfiai rendszereket dolgoztak ki. A rendkívül gazdag anyag lehetővé tette a faunák paleoökológiai érté-

kelését is, de mindeddig ez csak egyes faunákra, illetve egyes időszakokra készült el, a teljes kvarter anyag meg-alapozott vizsgálatokon nyugvó paleoökológiai értékelése hiányzott.

A szárazföldi emlősök modern paleoökológiai kutatási irányzatai a fosszilis közösségek ökológiai jellegeinek (pl. testtömeg, táplálkozási preferencia, fajszám) vizsgálatán alapulnak. Ezt a taxon-független (taxon-free) módszert alapvetően az afrikai és ázsiai fosszilis nagyemlősökre dol-

gozták ki (DAMUTH 1992), emiatt Kárpát-medencei alkalmazásához szükség volt a módszerek részleges átdolgozására (PAZONYI 2004, 2006). Ezt a munkát több mint 10 éve, még hallgató koromban kezdtem el, amikor kidolgoztam azokat a táplálkozási preferencia csoportokat, amelyekbe a mérsékelt öv emlősei besorolhatók (PAZONYI 1999). A módszer azóta a klaszteranalízis egyre jelentősebb mértékű alkalmazásával sokat változott és finomodott (PAZONYI 2006).

A taxon-független vizsgálatot állatföldrajzi okok miatt Magyarország területe helyett az egész Kárpát-medencére, a faunák történeti kapcsolatai miatt pedig a szélesebb értelemben vett kvarteren túlmenően a késő-pliocénre is kiterjesztettem.

## Anyagok és adatbázisok

### A lelőhelyek

#### A lelőhelyek kiválasztása

A pleisztocén és a holocén a Kárpát-medence két, gerinces faunákban leggazdagabb időszaka. Több száz lelőhely ismert ebből az időintervallumból, de ezek közül csak néhány alkalmas kvantitatív paleoökológiai vizsgálatokra. A lelőhelyek kiválasztásánál három alapvető szempontot vettem figyelembe: (1) a sztratigráfiai helyzetet, (2) a fajszámot és (3) az antropogén hatásoktól való mentességet. A kevert faunákat és azokat a lelőhelyeket, ahol csak kis-, vagy csak nagyemlősök találhatók, szintén kizártam az elemzésből. Erre azért került sor, mert a módszerek egy részéhez teljes (kis- és nagyemlősöket egyaránt tartalmazó) faunákra volt szükség. A többi feltétellel ki lehetett zárni az elemzésből azokat a faunákat, amelyeknek bizonytalan a kora, túl kicsi a fajszáma (<18 faj), illetve ember által összehordott maradványokból áll.

#### A lelőhelyek kora

Az ökológiai közösségvizsgálat hitelességének egyik kulcsa a vizsgált faunák egymáshoz viszonyított (relatív), és évszámokban kifejezett (radiometrikus) korának meghatározása. A cikkben gyakorlati okok miatt évszámokhoz rögzített (*I. táblázat*) faunák kronológiai helyzetét sokféle módszer alkalmazásával, a jelenleg leginkább elfogadottnak tekintett álláspontok követésével határoztam meg. Néhány kritikus kronológiai helyzetű fauna értékeléséhez <sup>14</sup>C vizsgálatokat végeztem, ill. módszertani kontrollként egy eddig feldolgozatlan faunát értékeltem (PAZONYI & KORDOS 2004).

A tanulmányozott faunák sorrendjének és kronológiai korrelációjának alapjait Európa legrészletesebben megismert területén, a biokronológiai rendszerezésben évszázados múltra visszatekintő kutatások teremtették meg. A kezdeti monoglacialisista (KORMOS 1925, 1937) alapokat felváltó, faunahullámokra osztott biokronológiai rendszer (KREZTOI 1941, 1953; JÁNOSSY 1979) elsődlegesen meghatározta az európai szárazföldi gerinces faunák sorrendjét. A kis-

emlősökre, és azon belül is az arvicolidákra alapított pliocén–pleisztocén biosztratigráfia eurázsiai, esetenként holarktikus korrelációt tett lehetővé (FEJFAR & HEINRICH 1990, KORDOS 1994). A gerinces faunák szukcesszió vizsgálatát, és így kronológiai jelentőségét nagymértékben elősegítette néhány hosszabb időtávot felölelő folyamatos rétegsor (Villány 8, Somssich-hegy 2, Tar-kői-kőfülke, Sütőtő 6, Uppony Horváti-lik, Nagy-oldali-zsomboly) feldolgozása.

A gerinces faunák korának meghatározásakor a helyenként gazdag és részletesen feldolgozott malakológiai (FÜKÖH et al. 1995) és pollenleletek (MAGYARI 2002) a gerincesekétől eltérő tafonómiai folyamataik, különböző evolúciós sebességük, illetve eltérő felbontású adathalmazaik miatt közvetlenül csak esetenként szolgáltattak támpontot.

A késő-pleisztocén és a holocén faunák korrelációjában hagyományosan nagy szerepet játszanak a gerincesek maradványaival együtt előkerülő régészeti leletek, és az azokra alapított archaeosztratigráfiai rendszer. A korábbi korrelációk revíziója, valamint az elmúlt években végzett multidiszciplináris ásatások eredményei nagymértékben pontosították a lelőhelyek korbesorolását (KORDOS & RINGER 1991, RINGER & MESTER 2001).

A litosztratigráfiai egységekkel, különösen a rendkívül részletesen tanulmányozott hazai lösz, és löszszerű képződmények szintjeivel a gerinces faunákat csak néhány esetben lehetett korrelálni, miután plio–pleisztocén nyíltszíni feltárásainkból csak elvétve került elő ökológiai közösségvizsgálatra alkalmas ősmaradvány-együttes (KREZTOI & PÉCSI 1982). A karbonátos hegységeink peremén lerakódott édesvízi mészkövek ritkán tartalmaznak egyidős, biokronológiai értékű gerinces maradványokat (SCHEUER & SCHWEITZER 1979). A folyóvízi üledékekben felhalmozódott, és esetenként kronológiai szempontból kevert gerinces maradványokat (JÁNOSSY 1979) az ökológiai értékelésnél nagy óvatossággal kellett kezelni. A kvarter szekvencia-sztratigráfia új eredményei (NÁDOR et al. 2003) nem a lelőhelyek korának pontosításában, hanem az ökológiai közösségvizsgálatok következtetéseinek értelmezésében voltak jelentősek.

A Kárpát-medencei középső-, és különösen késő-pleisztocén–holocén faunánk kronológiai korrelációjában új, és megbízható támpontot nyújtott a tengeri izotópos klímagörbe és az arra alapított standardizált klimatosztratigráfiai rendszer (MIS — Marine Isotope Stages) (SHACKLETON et al. 1990, VOGELANG 1990, DEMENOCAL 1995). Ennek alapján a globális klimatikus szélsőségeket és a gerinces faunákban megmutakozó, klimatikus okokra visszavezethető változások csúcsait szinkronizálni lehetett (KORDOS & RINGER 1991, PAZONYI & KORDOS 2004). A késő-pleisztocén és holocén európai arvicolida faunákra kidolgozott „pocok hőmérő” (KREZTOI 1956, KORDOS 1978) adatait közvetlenül korrelálni lehetett a globális klímaveseményekkel. A sztyepp fajok Kárpát-medencei megjelenésének mértéke szintén klimatikus okokra visszavezethető, és jól korrelálható esemény (PAZONYI & KORDOS 2004).

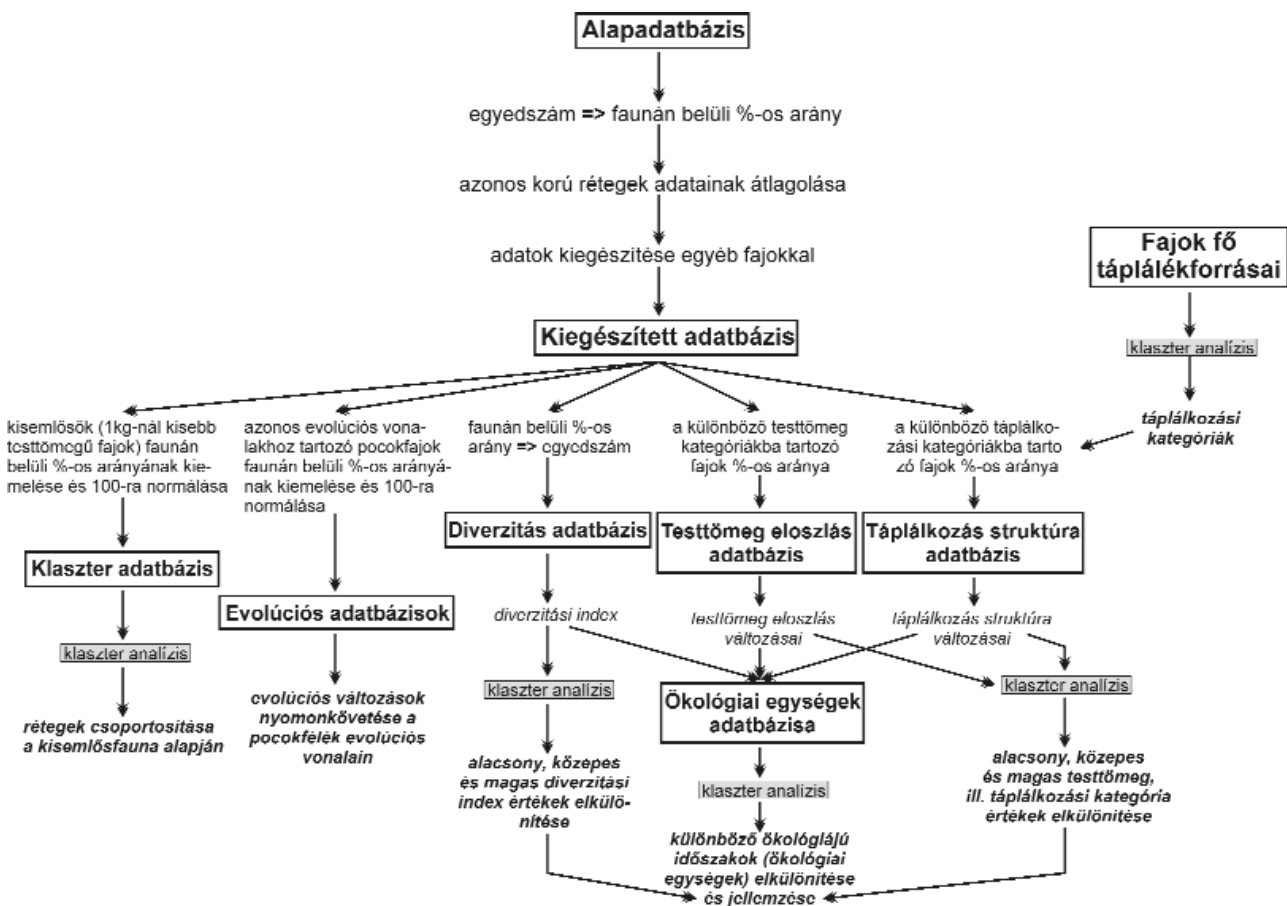


az azonos korú lelőhelyek emlősfajta-arányainak átlagolására. Ilyenkor az adott korhoz (kyr, B.P.) tartozó értékek százra normált számtani közepe szerepel az adatbázisban. Mivel a cél a Kárpát-medence teljes emlősfajta-arányának vizsgálata volt, olyan fajok is szerepelnek az adatok között, amelyek a vizsgált lelőhelyen tafonómiai, vagy egyéb okokból nem, de térben közeli, azonos korú lelőhelyeken megtalálhatók. Ezeknek az adatoknak az adatbázisba illesztése kétféle módon történt: (1) amennyiben olyan fajról volt szó, amelyik az adott időpont előtt és után szereplő lelőhelyen is megtalálható, a két arányérték átlaga került az adatbázisba, (2) azoknál a fajoknál, amelyek egyik felhasznált lelőhely anyagában sem szerepelnek, de a vizsgálatokra nem alkalmas azonos korú emlősfajta-arányban igen, az adatbázisba az adott korokhoz a legalacsonyabb (1 egyedszámnak megfelelő) arányérték került. Az adatbázis kiegészítései után minden kor arányértékeit százra normáltam. Az így kapott, ún. kiegészített adatbázis szolgált a hasonlóság- és a fajöltővizsgálatok alapjául (1. ábra).

A klaszteranalízis adatbázisa annyiban tér el a kiegészített adatbázistól, hogy csak a kisemlősök (1 kg-nál kisebb testtömegű fajok) faunán belüli százalékos arányát tartalmazza százra normálva. A klaszteranalízis adatbázisához hasonlóan készültek az evolúciós vonalak vizsgálatához használt adatbázisok is. Ebben az esetben az

azonos evolúciós vonalhoz tartozó pocokfajok adatait emeltem ki és normáltam százra a kiegészített adatbázisból. Minden evolúciós vonalhoz külön adatbázis készült.

Az ökológiai vizsgálatok adatbázisainak alapja szintén a kiegészített adatbázis volt, de az eddigiektől eltérően itt nem egy-egy csoportot emeltem ki, hanem a fajok különböző ökológiai jellemzői alapján csoportosítottam az adatokat. A diverzitási index kiszámításához használt adatbázis a fajok faunán belüli (nem százalékos!) arányát tartalmazza. Ez az adatbázis úgy készült, hogy a kiegészített adatbázisban szereplő százalékos értékeket vissza-számoltam egyedszámra, majd az egyes fajok egyed-számaikat elosztottam az adott fauna teljes egyed-számaival. A testtömegeloszlás és a táplálkozási struktúra meghatározásához használt adatbázisokban nem a fajok, hanem az egyes ökotípusok faunán belüli százalékos aránya szerepel. Minden fajhoz hozzárendelhető egy testtömeg-, illetve egy táplálkozási kategória. Az egyes testtömeg-, illetve táplálkozási kategóriába eső fajok arányainak összesítésével kapjuk meg azokat az adatbázisokat, amelyek a faunák testtömegeloszlását, illetve táplálkozási struktúráját mutatják. Míg a testtömeg-kategóriákat irodalomból vettem át, a táplálkozási kategóriákat a fajok fő táplálékforrásai alapján klaszteranalízis segítségével különítettem el. Az ehhez használt adatbázisban csak az van feltüntetve,



1. ábra. A különböző adatbázisok, és az ezekből végzett vizsgálatok összefoglalása

Figure 1. Summary of the databases and the examinations from these ones

hogyan fogyasztja-e az adott táplálékot (1), vagy sem (0).

Az ökológiai egységek elkülönítéséhez használt adatbázis 15 változót tartalmaz (6 táplálkozási egység, 8 testtömeg-kategória, diverzitási index). Ebből az adatbázisból klaszteranalízis segítségével az azonos ökológiai jellegekkel bíró faunák csoportosíthatók. Az ökológiai egységek jellemzéséhez további adatbázisokra volt szükség. Ezek az adatbázisok mindig csak egy adott változó értékeit (a testtömeg és táplálkozási kategóriáknál a százalékos arányt) tartalmazzák, így ezek alapján klaszteranalízis segítségével minden változóra meg lehetett adni egy alacsony, egy közepes és egy magas értéktartományt.

## Módszerek

A módszerek kiválasztásakor az volt a cél, hogy ne csak egyes csoportok, hanem a teljes emlősfauna vizsgálatára alkalmasak legyenek, megfelelő érzékenységgel mutassák ki a faunaösszetétel, illetve az ökológiai jellemzők változásait és matematikailag alá lehessen támasztani őket. A módszerek külön-külön is hasznos információkat szolgáltatnak, de csak együttes alkalmazásukkal kapunk teljes képet a végbement változásokról.

A módszerek két nagy csoportba oszthatók. Az egyik csoportba azok a módszerek tartoznak, amelyek közvetlenül a faunaösszetétel alapján alapulnak. Ebbe a csoportba sorolható a klaszteranalízis, a hasonlóság és a fajöltő vizsgálata, valamint az evolúciós vonalak vizsgálata.

A másik csoportba a taxonfüggetlen vizsgálat tartozik, amely a fajok, illetve közösségek különböző ökológiai jellegein (testtömeg, táplálkozási preferencia, fajszám) alapul. Az ökológiai jellegek (ökotípusok) eloszlását az adott faunán belül (ökológiai változók) alapvetően a klíma és a növényzet határozza meg. A három ökológiai változó (testtömegeloszlás, táplálkozási struktúra, diverzitási index) együttesen jellemzi az ökológiai egységet.

A két módszertani csoport szerepe eltérő. Míg az első csoportban lévő módszerek az emlősfauna változásainak kimutatására, időbeli egységek elkülönítésére és ezen egységek faunisztikai jellemzésére alkalmasak, addig a taxonfüggetlen vizsgálatok az így kapott egységek ökológiai jellemzését, az eltérő fajösszetételű, de azonos ökológiai jellegű időszakok felismerését teszik lehetővé (PAZONYI 2004).

### Fajösszetételen alapuló vizsgálati módszerek

#### Klaszteranalízis

A klaszteranalízis egy többváltozós matematikai módszer, melynek segítségével a faunák csoportokba rendezhetők faunisztikai, illetve ökológiai jellegeik alapján. A faunák közti hasonlóság változó, így a csoportok több szintje különíthető el. Legnagyobb távolság az elsőrendű csoportok között van, ahol a különböző csoportokba eső faunák jellemzői szinte teljesen eltérnek. Ezeket a

csoportokat tovább oszthatjuk másod-, harmad-, negyedrrendű stb. csoportokra. Minél alacsonyabb rendű egy csoport annál nagyobb a hasonlóság az egyes csoportok jellemzői között, ezért nagyon alacsonyrendű csoportok használata értelmetlen. Általában három, maximum négy szintet érdemes elkülöníteni. Klaszteranalízist több számítógépes programmal, többféle algoritmus alapján végezhetünk. Jelen munkában az összes klaszteranalízis PAST software-rel, a Ward-féle algoritmus alapján készült.

A klaszteranalízis önálló vizsgálati módszerként, valamint a taxonfüggetlen vizsgálatok részeként egyaránt hasznos eredményeket adott. A klaszteranalízis adatbázisa, csak a kisemlősfaunát (1 kg-nál kisebb testtömegű fajok) tartalmazza, egyrészt azért, mert a kisemlősökről sokkal több adat áll rendelkezésre, másrészt azért, hogy kiszűrhetők legyenek azok a változások, amelyek csak a nagyemlősfaunát érintették. A klaszteranalízis a taxonfüggetlen vizsgálatok részeként, az ökológiai változók jellemzésénél és az ökológiai egységek elkülönítésénél is fontos szerephez jutott (1. alább).

#### Hasonlóságvizsgálat

A százalékos hasonlóság (similarity) egy jelzőszám, ami megmutatja, hogy két időben, vagy térben egymást követő fauna hány százalékban azonos. A hasonlóságvizsgálatával tehát a faunisztikai változások mutathatók ki. Az alacsony hasonlósági értékek faunaváltozásra, a magasak a közösség stabilitására utalnak. A százalékos hasonlóságot a következő képlet alapján számoljuk (KREBS 1989):

$$P = S \text{ minimum } (p_{1i}, p_{2i}),$$

ahol P az 1-es és a 2-es közösség közötti százalékos hasonlóság,  $p_{1i}$  az 1-es közösség  $i$ -edik fajának aránya,  $p_{2i}$  pedig a 2-es közösség  $i$ -edik fajának aránya.

A hasonlóságvizsgálat a klaszteranalízistől eltérően a teljes emlősfauna alapján készült. Ahhoz, hogy a hasonlósággörbe jobban kiértékelhető legyen, szükség volt a görbe simítására. Az adatsűrűségtől függően a görbe különböző részein eltérő simítást alkalmaztam. Az adatokkal legjobban reprezentált utolsó 30 ezer év esetén a görbe simítása 400 éves csúsztatással, 1000 éves ablakkal történt. A következő, szintén elég sok adattal rendelkező időszakban (300–30 ezer év) a csúsztatás 5 ezer év, az ablak pedig 10 ezer év volt. 300 és 500 ezer év között 50 ezer éves csúsztatást és ablakot alkalmaztam, míg az 500 ezer évnél idősebb adatok esetén a csúsztatás és az ablak mérete egyaránt 100 ezer évre nőtt.

#### Fajöltő vizsgálatok

FOD–LOD vizsgálatok. A fajöltő a faj első (FAD — First Appearance Datum) és utolsó megjelenése (LAD — Last Appearance Datum) között eltelt idő. Amikor nem a fajok teljes (egész Földre érvényes) fajöltőjét, hanem azt vizsgáljuk, hogy egy bizonyos területen mikor jelent meg, illetve mikor tűnt el egy adott faj, a FOD (First Occurrence Datum) és a LOD (Last Occurrence Datum) rövidítések használatosak (FLYNN et al. 1995).

Egy adott faj fajöltőjét alapvetően két tényező határozza meg: a faj testtömege és a környezet stabilitása. A kis testtömegű (0,5 kg alatti) fajok fajöltője általában lényegesen rövidebb (kevesebb mint 1 millió év), mint a nagytestű emlősöké. Természetesen a kis testtömegű emlősök közt is előfordulnak hosszú, akár 7–8 millió év fajöltőjű fajok, de ezek száma igen kicsi. A nagyemlősöknél a rövid fajöltőjű (1 millió év alatt) fajok száma alacsonyabb, viszont igen gyakori a 3–4 millió év közötti fajöltő, sőt előfordulnak igen hosszú (10 millió év fölötti) élettartammal rendelkező emlősök is. A kis- és a nagyemlősök közötti különbség valószínűleg kapcsolatba hozható a két csoport eltérő éresi és szaporodási ütemével, valamint generációs idejével. A kisemlősök életritmusai gyorsak, gyorsan fejlődnek és rövid ideig élnek. A nagyemlősöknél nem ilyen egyértelmű a helyzet, mivel nem minden nagytermetű fajnak hosszú a fajöltője. Úgy tűnik, hogy a nagy méret szükséges, de nem elégséges feltétele a faj hosszú élettartamának (FLYNN et al. 1995). A két csoport eltérő fajöltője a kis- és a nagyemlősök eltérő fajképződési ütemével magyarázható. A kisemlősök fajképződése lényegesen gyorsabb, emiatt a genusokra jutó fajszám nagyobb, mint a nagyemlősöknél (MARTIN 1992).

A fajöltőt, illetve a fajöltő eloszlását egy közösségen belül erősen befolyásolja a környezet stabilitása. A stabil környezeti feltételekkel jellemezhető időszakokban gyakoriak a hosszú fajöltőjű fajok, az eltűnések és a megjelenések száma minimális. A rövid fajöltőjű fajok számának növekedése, az eltűnési és megjelenési események gyakorivá válása viszont a környezeti feltételek (klíma, vegetáció) megváltozására utal (BARRY et al. 1995).

Mivel céлом a Kárpát-medence emlősfajta vizsgálat volt, az egyes fajok első megjelenése, illetve eltűnése csak erre a területre vonatkozik (FOD, illetve LOD). A vizsgálatokhoz a kiegészített adatbázis szolgált alapul, ebből készült egy, az egyes fajok fajöltőjét vonalakkal szemléltető ábra. Az ábrán folyamatos vonallal jelöltem azokat az időszakokat, ahol a vizsgálatra alkalmas lelőhelyeken a fajok megtalálhatók, és szaggatott vonallal azokat, ahol egyéb lelőhelyek alapján előfordulásuk valószínű. Az ábráról közvetlenül leolvashatók a megjelenési és az eltűnési események (PAZONYI 2006).

A többi módszertől eltérően ezeknél a vizsgálatoknál az eredmények nem egyes időpontokra, hanem időintervallumokra vonatkoznak. Az időintervallumok hosszának megállapításánál két tényezőt vettem figyelembe: az adatsűrűséget és az események gyakoriságát. Mindezek alapján négy különböző intervallumhosszal dolgoztam: (1) a legnagyobb adatsűrűségű időszakban (holocén, késő-pleisztocén) 5 ezer év, (2) a késő-pleisztocén korábbi szakaszában (a 30 ezer évnél idősebb faunák esetében) 10 ezer év, (3) a középső-pleisztocén késői szakaszában 50 ezer év, míg (4) a legkisebb adatsűrűséggel rendelkező kora- és középső-pleisztocénben 100 ezer év volt az egyes időintervallumok hossza.

Az intervallumok minőségét teljességvizsgálattal ellenőriztem. A vizsgálat célja a fosszilis közösség relatív teljességének felmérése volt, ami az egyes lelőhelyek tafo-

nómiai folyamataitól függ. A teljességet az adott intervallum tapasztalati és a becsült diverzitásának aránya ( $CI_2$  index) adja. Több teljességvizsgálat is ismert, ezek közül a legkonzervatívabb becslést adó indexet használtam:

$$CI_2 = N_{bda} / (N_{bda} + N_{rt}),$$

ahol a tapasztalati diverzitás ( $N_{bda}$ ) azoknak a fajoknak a száma, amelyeket nem csak a vizsgált intervallum előtt és után, hanem az intervallumban is megvannak, míg a becsült diverzitás ( $N_{rt}$ ) ezek mellett azokat a fajokat is tartalmazza, amelyek az intervallum előtt és után is megvannak, de magában az intervallumban nem (BARRY et al. 1995). Az intervallum akkor megbízható, ha az index 100-zal megszorított értéke 70-nél nagyobb (MAAS et al. 1995).

A fauna kicserélődését minden intervallumban az első és utolsó előfordulások számából számoljuk ki. A csak az adott intervallumra jellemző fajokat (epizodikus fajok) úgy számoljuk, mint egy első és egy utolsó előfordulást. Az első intervallumnál (2,35–2,25 millió év) az eseményeket úgy különítettem el, hogy az intervallum faunáját összevettem a Csarnóta 2-es lelőhely faunájával (3,3 millió év). Ez a területen a legidősebb fauna, ahonnan a pleisztocénben is élt fajokat ismerünk.

Fajöltőeloszlás vizsgálatok. A faunacserék mellett az intervallumok fajöltőeloszlása (tartózkodási idő eloszlása) is érdekes eredményeket adott. A fajöltőeloszlásokhoz szükség volt az egyes fajok első és utolsó előfordulási idejére, és az ezekből számolt tartózkodási időre. A tartózkodási idők klaszteranalízisével a fajokat három csoportra bontottam: rövid, közepes és hosszú tartózkodási idejű fajokra.

Az evolúciós vonalak vizsgálata. A teljes emlősfajta elemzése mellett a leggyakoribb családokat, a pocokféléket (Arvicolidae) külön is érdemes vizsgálni. A pocokfélék a negyedidőszakban váltak az emlősfajta uralkodó csoportjává, felváltva a korábban igen gyakori hörcsög- és egerféléket. Igen gyors evolúciós és szaporodási tempójuk miatt nagy fajgazdagsággal és egyedszámmal jelennek meg a kvarter lelőhelyek anyagában. A fajképződés tempójából és a fajok élettartamából, a fajöltővizsgálatokhoz hasonlóan, a környezet stabilitására lehet következtetni.

A Kárpát-medence területén négy Arvicolidae evolúciós vonal követhető nyomon:

(1) *Miomys*–*Arvicola* vonal,

(2) *Propliomys*–*Pliomys* vonal,

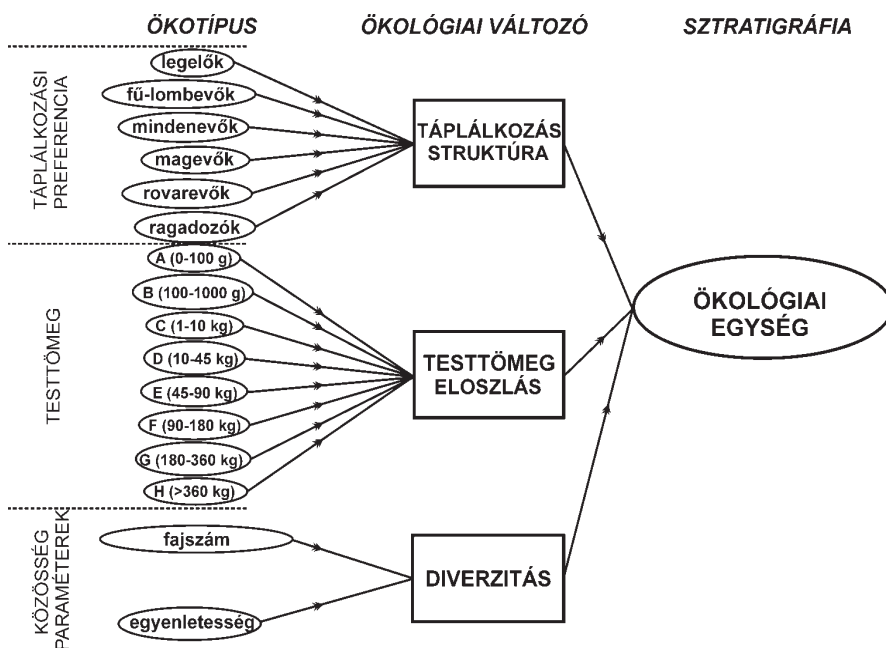
(3) *Villanyia*–*Lagurodon*–*Lagurus* vonal,

(4) *Allophaiomys*–*Microtus*, *Pitymys* vonal (KORDOS 1995).

A különböző evolúciós vonalokhoz tartozó fajokat külön diagramokon ábrázoltam, ahol a függőleges tengelyen az adott faj evolúciós vonalon belüli százalékos arányát, a vízszintes tengelyen pedig a kort tüntettem fel. Emellett vizsgáltam az egyes evolúciós vonalak pocokfaunán belüli százalékos arányváltozásait is, vagyis azt, hogy egy adott időintervallumban mely evolúciós vonalhoz tartozó pocok uralták a faunát.

### Taxonfüggetlen vizsgálatok

A taxonfüggetlen vizsgálatok nem a fajösszetétel, hanem a közösségek, illetve egyes fajok ökológiai jellemzőin alapulnak, így segítségükkel eltérő fajösszetételű faunák is összehasonlíthatóvá válnak. A vizsgálat alapjául az ökotípusok szolgálnak, melyek közül jelen munkában hármat használtam: a közösség fajszámát, a fajok testtömegét és táplálkozási preferenciáját. Az ökotípusok eloszlását egy közösségen belül ökológiai változónak nevezzük. A három ökotípusnak megfelelő ökológiai változók — diverzitási index, testtömeg- és táplálkozási preferencia eloszlás — mindegyike utal arra a környezetre, ahol a közösség élt. Együttes vizsgálatuk lehetővé teszi olyan ökológiai egységek meghatározását, amelyek már sztratifikai célokra is felhasználhatók (2. ábra).



2. ábra. A taxonfüggetlen módszer folyamatábrája (PAZONYI 2004)

Figure 2. Flowsheet of the taxon-free method (PAZONYI 2004)

#### Ökotípusok

Az ökotípus, mint a taxonfüggetlen vizsgálatok alapja már önmagában is információt hordoz a környezetről. A környezettől függően változik a közösségek fajszáma, illetve a közösségekben élő állatok testtömege. Az állatok táplálkozási preferenciáját elsősorban a rendelkezésre álló táplálékforrás, vagyis a növényzet határozza meg.

**Fajszám.** A közösségek fajszáma elsősorban a környezeti feltételektől és a növényzettől függ. Szélsőséges, kevésbé komplex környezetben (pl. egy tundrán) sokkal alacsonyabb a fajszám, mint egy kiegyenlített és komplexebb környezetben (pl. egy esőerdőben). Ennek az az oka, hogy a komplex környezetekben sokkal nagyobb az ökológiai fiúlkék száma, sokkal többféle táplálékforrás kihasználására nyílik lehetőség (ANDREWS 1995).

A fajszám meghatározása a kiegészített adatbázis alapján történt, így ki lehetett küszöbölni a tafonómiai különbségekből eredő hibákat.

**Testtömeg.** A testtömeg becslése történhet a fosszilis fajok és ma élő rokonaik adatainak összehasonlításával, illetve az őrlőfog rágófelülete és a testtömeg közti korreláció felhasználásával (LEGENDRE & ROTH 1988). A késő-pleisztocén faunáknál közvetlenül használható a recens fajokkal való összehasonlító módszer, mivel a késő-pleisztocén emlősfajok nagy része ma is él. A kora-középső-pleisztocén és a kihalt késő-pleisztocén fajoknál a módszer szintén alkalmazható, mivel a testtömeg-kategóriák meglehetősen tágak, így a fajok ma élő rokonaik alapján biztonsággal besorolhatók.

A vizsgálatához az ANDREWS és társai által javasolt nyolc testtömeg-kategóriát használtam, melyek a következők: A: 0–100 g, B: 100–1000 g, C: 1–10 kg, D: 10–45 kg, E: 45–90 kg, F: 90–180 kg, G: 180–360 kg and H: >360 kg (ANDREWS et al. 1997).

Táplálkozási preferencia. Mint az adatbázisok leírásánál már láttuk, a táplálkozási kategóriákat, a testtömeg kategóriákkal ellentétben, nem az irodalomból vettem át, hanem a fajok fő táplálékforrásai alapján egy klaszteranalízis segítségével különítettem el őket. Erre azért volt szükség, mert az irodalomban szereplő táplálkozási kategóriák nagy része az esőerdőben, illetve a szavannán élő állatok alapján készült (GUNNEL et al. 1995), emiatt sok olyan van közöttük (pl. gyümölcs-evők, hangyaevők), amelyekbe egyetlen Kárpát-medencei pleisztocén emlősfaj sem sorolható be. A másik probléma, hogy a tipikusan sztyeppe fajok (pl. hörcsög, ürge) az irodalomban megadott egyetlen kategóriába sem illenek bele.

A klaszteranalízis alapján hat táplálkozási kategóriát különítettem el: (1) fű-, rügy-, gyökér-, mag- és gyümölcs-evők, állati táplálék nélkül (magevők), (2) lombot is fogyasztó legelők (fű-lombevők), (3) csak fűevők (legelők), (4) csak állati táplálékot fogyasztók (ragadozók), (5) rovar-evők, (6) mindenevők (a növényi táplálék dominanciájával) (PAZONYI 1999).

#### Ökológiai változók

A taxonfüggetlen vizsgálat második szintjét az ökológiai változók adják. A három ökotípusnak megfelelően három ökológiai változót alkalmaztam, melyek a közösség egészéről adnak információt.

**Diverzitási index.** A diverzitást alapvetően két tényező határozza meg: a közösség fajszáma és az egyedek

eloszlása a fajok között, vagyis az egyenletesség. A diverzitást a diverzitási indexszel tudjuk kifejezni, amely mindkét független változót tartalmazza. Ahhoz, hogy a diverzitási index magas értéket mutasson, legalább az egyik változó értékének magasnak kell lennie. Általában a magas diverzitási indexű közösségeknek magas a fajszáma és az egyenletességi értéke, de a diverzitási index viszonylag alacsony fajszámmal is mutathat magas értéket, amennyiben az egyedek eloszlása nagyon egyenletes. A magas anyagbeáramlási ütem (turnover), amely a trópusi esőerdőkre jellemző, valamint a környezet heterogenitása szintén oka lehet a magas diverzitási index értékeknek (ANDREWS 1995).

A diverzitást a Shannon–Weaver diverzitási index alapján számoltam (SHANNON & WEAVER 1949):

$$H' = - \sum_{i=1}^N p_i \cdot \ln p_i,$$

ahol  $H'$  a Shannon–Weaver-index, és  $p_i$  a fauna  $i$ -edik fajának aránya. Az  $i$ -edik fajok arányának meghatározása az  $M_i$ -ek száma alapján történt.

Testtömegeloszlás. A modern emlősfajta mentén a méretstruktúra a vegetáció- és klímagradiensek mentén változik. A nagy (8–250 kg, C–G kategória) és a nagyon nagy (>250 kg, G–H kategória) méret gyakoribb a nyílt vegetációjú területeken, mint az erdőkben. Ennek egyrészt az az oka, hogy a nagy termetű emlősök nehezebben tudnak mozogni zártabb vegetációban, másrészt pedig nagyobb testmérettel (és így nagyobb, összetettebb gyomrukkal) a növényevők a viszonylag alacsonyabb tápértékű növényeken (pl. fű) is meg tudnak élni. Az erdőkben inkább a kis és közepes termetű emlősök gyakoriak (<8 kg, A–C kategória), amelyek az erdőben található könnyen emészthető táplálékon élnek (pl. gyümölcsök, magok), és könnyen mozognak a fák között (EISENBERG 1981, FLEAGLE 1985, LEGENDRE 1989). Ezek a megállapítások azonban csak a trópusi területekre igazak, a mérsékelt és a hideg övre nem. A tundra például nyílt terület, de eltartóképessége nem elég ahhoz, hogy sok nagytestű állat éljen rajta, emiatt testtömegeloszlási képében a kisemlősök (A–B kategória) dominálnak.

Egy adott közösség testtömegeloszlását úgy kapjuk meg, hogy a kategóriákat méret szerint sorba rendezzük, majd grafikusán ábrázoljuk az egyes kategóriákba eső fajok százalékos arányát. Ez a megjelenítési módszer eltér a cenogramtól, ahol a fauna testtömegmintázata a fauna tagjainak (kivéve a ragadozók és a denevérek) méretszerinti sorbarendezésével készül (LEGENDRE 1986, 1989).

Táplálkozási struktúra. A testtömegeloszláshoz hasonlóan a modern emlősfajta táplálkozási struktúrája szintén a vegetáció- és klímagradiensek mentén változik. A nyíltabb területeken (pl. szavanna) a növényevők (~55%) és a ragadozók (~20%) a fauna nagyobb részét teszik ki, mint a zártabb vegetációval borított területeken. Ezzel szemben az erdőkben és a galériaerdőkben a mindenevők és a rovarvők aránya

jelentősebb, míg a fent említett két csoport szerepe csökken (GUNNELL et al. 1995).

A táplálkozási struktúra időbeli változásának vizsgálata a testtömegeloszláshoz hasonlóan történt. Az adott közösség táplálkozási struktúráját az egyes táplálkozási kategóriákba eső fajok százalékos aránya adja.

### Ökológiai egységek

Az ökológiai egységek, melyeket a diverzitási indexszel, a testtömegeloszlással és a táplálkozási struktúrával jellemzünk, a taxonfüggetlen vizsgálatok legnagyobb egységei. Ezek az egységek azon túl, hogy információt szolgáltatnak az egykori vegetációs és klímaviszonyokról, sztratigráfiai célra is felhasználhatók.

Mint az adatbázisok leírásánál láttuk, az ökológiai egységek meghatározásánál 15 változóval dolgozunk (6 táplálkozási egység, 8 testtömeg-kategória, diverzitási index). Első lépésben az azonos ökológiai jellemzőkkel bíró faunák elkülönítése volt a cél. Ez klaszteranalízis segítségével történt, ahol az adatbázis az összes változó értékeit tartalmazta a vizsgált lelőhelyeken.

Második lépésben a változók segítségével jellemeztem a kapott csoportokat. Minden változóra készült egy-egy klaszteranalízis, ahol az adatbázis csak az adott változó értékeit (a testtömeg- és a táplálkozási kategóriáknál a százalékos arányt) tartalmazta. A klaszteranalízisek alapján minden változónál meg lehetett adni egy alacsony, egy közepes és egy magas értéktartományt (II. táblázat). Értelemszerűen az értéktartományok határai minden változónál különbözőek, értékük függ az adott változó emlősfajta belüli gyakoriságától, és ezen értékek szórásától. A mag-evők például igen gyakoriak az emlősfajta mentén, ezért ennél a táplálkozási kategóriánál az értéktartományok a következőképpen alakulnak: 70% felett magas, 45–70% közepes, 45% alatt alacsony. Ezzel szemben a nagyon nagy testtömegű állatok (H kategória) általában a teljes emlősfajta mentén csak kis részét alkotják, ezért ennél a testtömeg-kategóriánál az értéktartományok egyrészt szűkebbek, másrészt még a magas értéktartomány (7,5% felett) is igen alacsony értéket

### II. táblázat. Ökotípusok alacsony, közepes és magas értéktartományai

Table II. High, medium and low ranges of the ecotypes

Ökotípus	Alacsony	Közepes	Magas
<b>Magevők</b>	<45%	45–70%	>70%
<b>Fű-lombevők</b>	<5,7%	5,7–14%	>14%
<b>Legelők</b>	<5%	5–10%	>10%
<b>ragadozók</b>	<7,5%	7,5–12%	>12%
<b>Rovarevők</b>	<20%	20–35%	>35%
<b>Mindenevők</b>	<4%	4–8%	>8%
<b>A (0–100 g)</b>	<45%	45–72%	>72%
<b>B (100–1000 g)</b>	<17%	17–25%	>25%
<b>C (1–10 kg)</b>	<2,5%	2,5–5,6%	>5,6%
<b>D (10–45 kg)</b>	<2,5%	2,5–4,5%	>4,5%
<b>E (45–90 kg)</b>	<4%	4–8%	>8%
<b>F (90–180 kg)</b>	<7%	7–12%	>12%
<b>G (180–360 kg)</b>	<7%	7–22%	>22%
<b>H (&gt;360 kg)</b>	<2,5%	2,5–7,5%	>7,5%
<b>Diverzitási index</b>	<2,45	2,45–2,85	>2,85



mutat. Mivel az elemzésben az összes olyan kvarter lelőhely anyagát felhasználtam, ami statisztikai vizsgálatokra alkalmas, a kapott értéktartományok a teljes kvarterre érvényesek.

Ezzel a módszerrel tíz ökológiai egységet sikerült elkülöníteni és jellemezni a vizsgált időszakban.

### Az ökológiai egységek lehatárolása, jellemzése és értelmezése

#### Az ökológiai egység határok megállapítása

##### A klaszteranalízis eredményei (3. ábra)

A klaszteranalízis, mint önálló vizsgálati módszer, a fajösszetétel, illetve a fajok faunán belüli százalékos eloszlása alapján csoportosította a lelőhelyek kisemléksfaunáját. A klaszteranalízis alapján a vizsgált lelőhelyek kisemléksfaunája nyolc csoportba sorolható. Az eredmények azt mutatják, hogy a kora- és a középső-pleisztocén kisemléksfaunája jelentősen eltér a késő-pleisztocénétől, és a késő-pleisztocénen belül a különböző kisemléksfauna összetétellel jellemezhető csoportok ciklikusan váltják egymást a nagy klímaingadozásoknak köszönhetően.

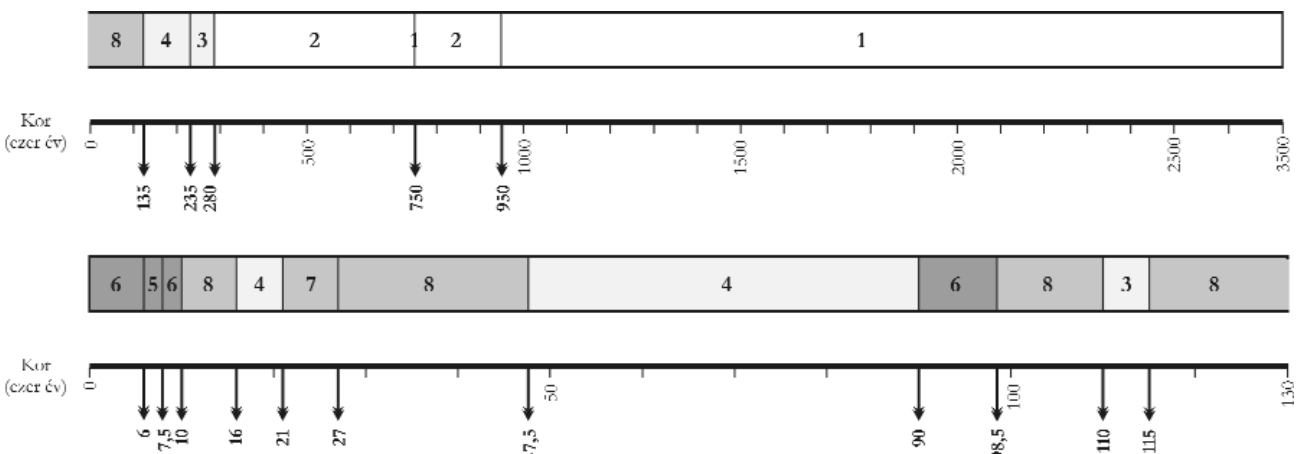
A faunaklaszter alapján a kisemléksfaunában 950 ezer évvel ezelőtt ment végbe az első jelentős változás. Ekkor tűnt el az a főleg kihalt pocokfélékkel (*Mimomys* és *Allophaiomys* fajokkal) jellemezhető kisemléksfauna (1. típus), amely az egész kora-pleisztocénre és a középső-pleisztocén aljára is jellemző volt. Egy kisebb változást követően — amikor az előző típusú kisemléksfauna tért vissza egyetlen lelőhelyen (750 ezer év) —, a következő nagy változás kb. 280 ezer évvel ezelőtt ment végbe a kisemléksfaunában. Ekkor a főleg *Pitymys*, *Lagurodon* és *Pliomys* pocokfélékkel, valamint jelentős arányú rovarevővel és pelefélével jellemezhető faunát (2. típus) felváltja az a főleg *Microtus* fajok dominanciáját mutató

kisemléksfauna, ami az egész késő-pleisztocén–holocénre jellemző.

Ezt az időpontot követően a kisemléksfauna változásai szorosán összekapcsolódnak a klímaváltozásokkal. A lehűlésekhez, illetve felmelegedésekhez kapcsolható kisemléksfauna-típusok ciklikusan váltják egymást, követve a klíma- és vegetációs változásokat. Ez nem azt jelenti, hogy például a lehűlések csak egy bizonyos kisemléksfauna összetétellel jellemezhetők, hanem azt, hogy van néhány (a lehűlések esetében két) jellegzetes kisemléksfauna típus, ami glaciálisok idején jelenik meg.

A késő-pleisztocén–holocén időszakot 6 különböző kisemléksfauna típusra osztotta a klaszteranalízis. Két típus egyértelműen a hideg, kettő pedig a meleg időszakokhoz köthető, míg a fennmaradó kettő általában az „átmeneti” időszakokban jelenik meg. A hideg időszakokhoz köthető kisemléksfaunák közül az egyik két alkalommal: (1) 280–235 ezer év között, és (2) 115–110 ezer év között jelenik meg. Erre a kisemléksfauna-típusra a *Microtus arvalis* dominanciája jellemző (3. típus). A másik, hideg időszakra jellemző kisemléksfauna a késő-pleisztocén–holocén során több alkalommal is megjelenik: (1) 235–135 ezer év között; (2) 90–47 ezer év között, valamint (3) 21–16 ezer év között. Erre a kisemléksfauna típusra jellemző, hogy a *Microtus arvalis* mellett a *Microtus gregalis* és a *Microtus oeconomus*, valamint egyéb hideg kedvelő fajok (*Lagurus lagurus*, *Dicrostonyx torquatus*, *Ochotona pusilla*) is jelentős aránnyal szerepelnek (4. típus).

A kifejezetten meleg időszakokhoz köthető két kisemléksfauna típus az *Apodemus sylvaticus*, a *Clethrionomys glareolus*, a pelefélék és a rovarevők arányában tér el egymástól. Az egyikre az *Apodemus sylvaticus* dominanciája és a pelefélék magasabb aránya (5. típus), míg a másikra az *Apodemus sylvaticus* és a *Clethrionomys glareolus* közel azonos aránya, valamint a rovarevők nagyobb mennyisége jellemző (6. típus). Míg az első típusú fauna csak a holocénre jellemző 7,5 és 6 ezer év között, addig a másik a



3. ábra. A klaszteranalízis eredményeként kapott csoportok időbeli elterjedése. A felső skála 3,5 millió évnél kezdődik. 2,5 millió évig egy beosztás 500 ezer, onnantól 100 ezer évet jelent. Az alsó skálán a beosztások 10 ezer évet jelentenek. A hideg időszakokat világosszürke, a meleg időszakokat sötétszürke, az átmeneti időszakokat középszürke háttér jelöli. A csoportok számainak jelentését lásd a szövegben

Figure 3. Temporal ranges of groups as a result of cluster analysis. The upper scale begins 3.5 Ma. Until 2.5 Ma one calibration signifies 500 ky, and from then on it signifies 100 ky. On the lower scale calibrations signify 10 ky. Cold intervals are light grey, warm intervals are dark grey and the transition intervals are middle grey. For meaning the number of groups see in text

késő-pleisztocénben (98,5–90 ezer év), valamint a holo-cénben (10–7,5 és 6–0 ezer év) is megjelenik.

A két „átmeneti” kisemlősfauna típus közül az egyik csak a 27–21 ezer év közötti időintervallumban jellemző. Ez a típus a *Microtus arvalis* és a *Microtus gregalis* közel azonos arányával és a *Microtus oeconomus* jelentősebb mennyiségével jellemezhető (7. típus). A másik „átmeneti” típusra a *Microtus arvalis* mellett főleg sztyeppfajok (*Citellus*, *Spalax*, *Alactaga*, *Sicista*, *Cricetus*) jellemzőek (8. típus). Ez a típus (1) 110–98,5 ezer év között; (2) 47,5–27 ezer év között, és (3) 16–10 ezer év között jelenik meg.

A klaszteranalízis alapján egyetlen időintervallum van, amit nem sikerült teljes biztonsággal besorolni egy kisemlősfauna típusba sem. Ebben a 135–115 ezer év közötti időszakban a faunák jelentős részét a klaszteranalízis a 8. típusba sorolta, de emellett a 7. és az 5. típus is megjelenik. Az időintervallumot végül feltételesen a 8. típusba soroltam.

#### A hasonlóságvizsgálat eredményei (4. ábra)

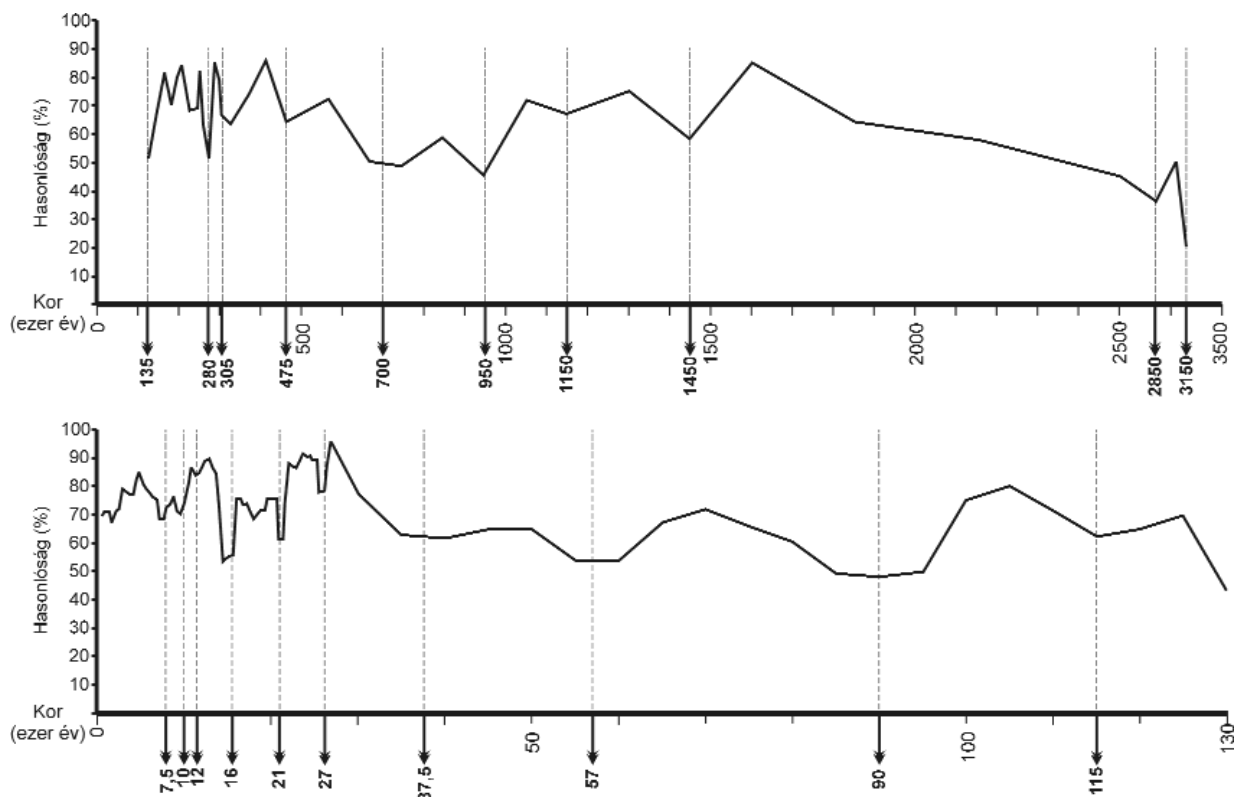
A hasonlóságvizsgálat a klaszteranalízistől eltérően nem csak a kisemlős-, hanem a teljes emlősfauna változásait mutatja, így segítségével azokat a változásokat is ki lehet mutatni, amelyek csak a nagyemlősfaunát érintették. A módszer lényegesen érzékenyebb a klaszteranalízisnél, segítségével nem csak a faunakicserélődés ténye, hanem a változás nagyságrendje is kimutatható. A nagy változások főként a kora-középső-pleisztocénre jellemzőek, ami főleg

a kevés adattal, illetve az egyes lelőhelyek nagy időbeli távolságával magyarázható. A késő-pleisztocén lényegesen több adata lehetővé teszi a kisebb változások kimutatását is.

A klaszteranalízis az első jelentős kisemlősfauna változást 950 ezer évvel ezelőtre teszi, a hasonlóságvizsgálat alapján azonban ezt megelőzően is több nagy, és egy kisebb változáson ment keresztül a kárpát-medencei emlősfauna. A nagy változások időpontja: (1) 3,15 millió év; (2) 2,85 millió év; és (3) 1,45 millió év, míg a kisebb változás 1,15 millió évvel ezelőtt következett be.

A klaszteranalízis a következő nagyobb kisemlősfauna változást 280 ezer évvel ezelőtre teszi. A 950 ezer évvel ezelőtti változást követően a hasonlóságvizsgálat egy nagy és két kisebb faunaváltozást mutatott ki eddig az időpontig. A kb. 700 ezer évvel ezelőtt végbement nagy emlősfauna változás valószínűleg kapcsolatba hozható a klaszteranalízisben is megjelenő kis változással (750 ezer év). A két kisebb faunaváltozás időpontja: 475 és 305 ezer év.

A 280 ezer évvel ezelőtti nagy változást követően a klaszteranalízis és a hasonlóságvizsgálat eredményei nagyrészt megegyeznek. A hasonlóságvizsgálat alapján ebben az időintervallumban csak két jelentős faunaváltozás ment végbe (135 és 90 ezer év), a többi változás kisebb mértékű volt. A két vizsgálat eredményei közti eltérések a következők: (1) a hasonlóságvizsgálat nem mutatta ki a 110 és 98,5 ezer évvel ezelőtti változásokat; (2) a hasonlóságvizsgálat 57 és 37,5 ezer évvel ezelőtt jelez faunaváltozást, míg a klaszteranalízis eredménye alapján a változás a két



4. ábra. A hasonlóságvizsgálattal kimutatható faunaváltozások időpontjai. A felső skála 3,5 millió évnél kezdődik. 2,5 millió évig egy beosztás 500 ezer, onnantól 100 ezer évet jelent. Az alsó skálán a beosztások 10 ezer évet jelentenek

Figure 4. Faunal changes by the similarity study. The upper scale begins 3.5 Ma. Until 2.5 Ma one calibration signifies 500 ky, and from then on it signifies 100 ky. On the lower scale calibrations signify 10 ky

időpont között, 47,5 ezer évvel ezelőtt ment végbe; (3) 12 ezer évvel ezelőtt a hasonlóságvizsgálat jelentős változást mutat, de a klaszteranalízis eredménye alapján ez nem érintette a kisemléksfaunát; (4) a hasonlóságvizsgálat nem mutatta ki a 6 ezer évvel ezelőtti kisemléksfauna változást.

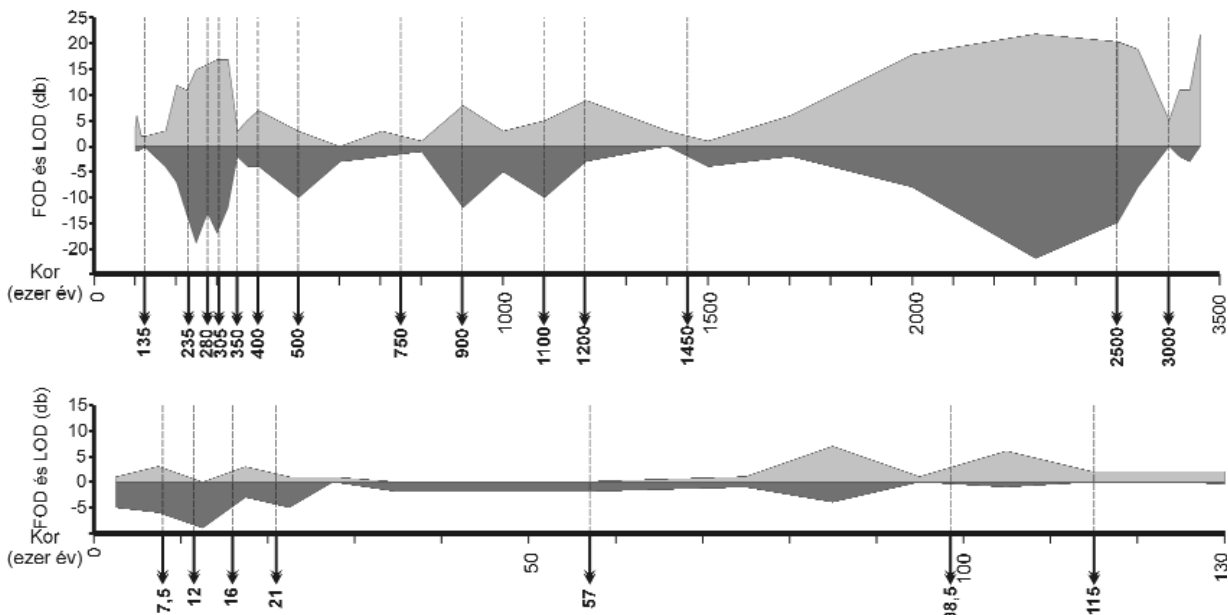
A fentiek alapján elmondható, hogy a hasonlóságvizsgálat részletesebb felbontást adott a vizsgált időszakról, mint a klaszteranalízis, de a nagy faunaváltozások időpontja mindkét módszernél hasonló.

#### A fajöltővizsgálatok eredményei

A fajöltővizsgálatok közé két egymástól független módszer tartozik: (1) a fajok első és utolsó megjelenése alapján a megjelenési és eltűnési események vizsgálata, valamint (2) a fajöltő (tartózkodási idő) eloszlások vizsgálata.

Megjelenési és eltűnési események (FOD–LOD) (5. ábra). A fajok megjelenési és eltűnési eseményei

ezer év) és két eltűnési csúcs (1,1 millió év, 900 ezer év) mutatható ki. A első megjelenési csúcs mintegy 100 ezer évvel megelőzi az eltűnési csúcst, a másik két csúcs egyidejű. A következő ciklusban (750–350 ezer év) néhány megjelenés mellett, viszonylag nagy az eltűnések száma (10 faj). Itt is jelentkezik a két esemény időbeli eltolódása, itt azonban az előző ciklustól eltérően, az eltűnés csúcса (500 ezer év) előzi meg 100 ezer évvel a megjelenési csúcst (400 ezer év). A következő ciklusban (350–135 ezer év) a megjelenési és az eltűnési események közel egyidejűek. A megjelenések esetében egy nagy csúcs mutatható ki (305–235 ezer év között), míg az eltűnéseknél ezen időintervallumon belül visszaesés figyelhető meg 280 ezer évvel ezelőtt. Az elmúlt 135 ezer év egyetlen ciklusnak tekinthető, amelyen belül kisebb alciklusok figyelhetők meg. Ha a teljes ciklust nézzük, a megjelenések csúcса kb. 85 ezer, míg az eltűnési csúcs kb. 12 ezer évvel ezelőttre esik. A sok adat azonban lehetővé teszi, hogy a ciklust két



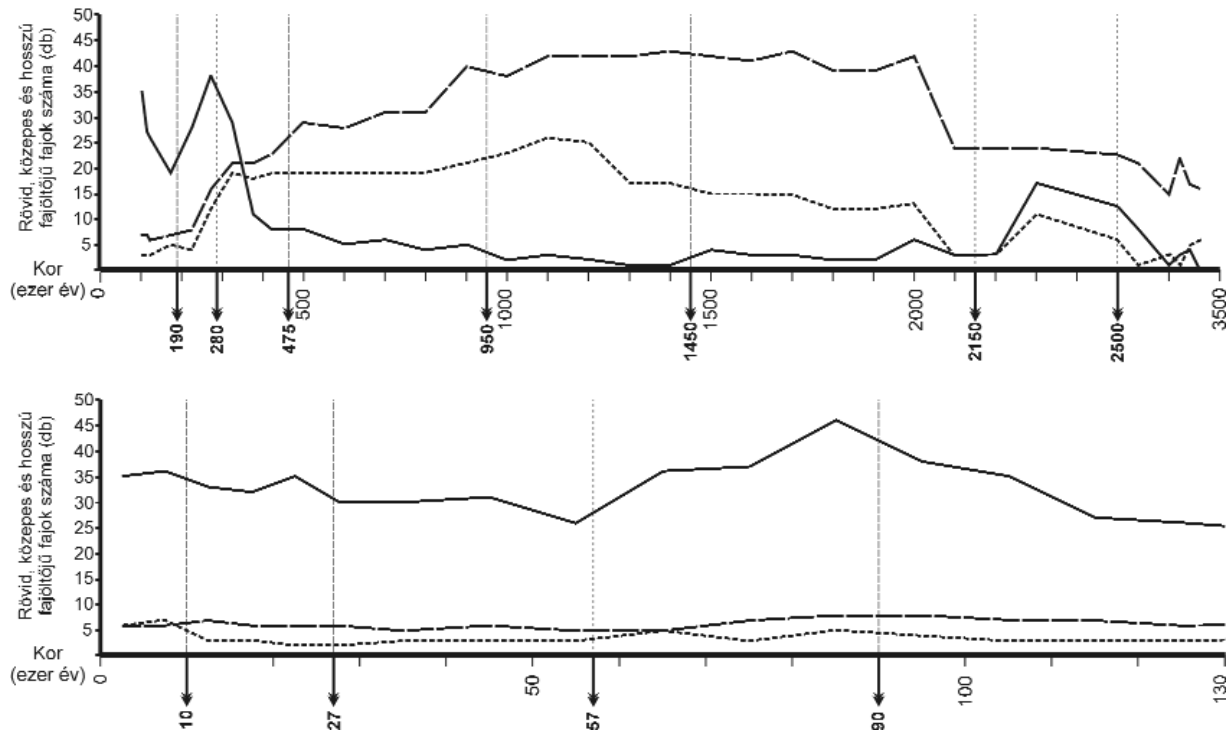
5. ábra. Megjelenési és eltűnési események az elmúlt 3,2 millió évben. A megjelenéseket világosszürke, az eltűnéseket sötétszürke szín jelzi. A felső skála 3,5 millió évnél kezdődik. 2,5 millió évig egy beosztás 500 ezer, onnantól 100 ezer évet jelent.

Figure 5. Events of appearance and disappearance during the last 3.2 Ma. Appearance events are light grey, disappearance events are dark grey. The upper scale begins 3.5 Ma. Until 2.5 Ma one calibration signifies 500 ky, and from then on it signifies 100 ky. On the lower scale calibrations signify 10 ky

jól lehatárolható ciklusokat alkotnak, melyekben a megjelenési esemény csúcса időben általában megelőzi az eltűnési csúcst, de vannak olyan esetek is, amikor a két csúcs egybeesik. A Kárpát-medencében a vizsgált időszakban az első nagy megjelenési ciklus csúcса 3,3 millió évvel ezelőtt volt. A ciklus kezdete kívül esik a vizsgált időintervallumon, vége viszont jól megfogható 3 millió évvel ezelőtt. A következő nagy megjelenési és egyben eltűnési ciklus 3-tól 1,45 millió évvel ezelőttig tartott, csúcса 2,5 és 2,3 millió év között lehetett. Mind a megjelenések, mind az eltűnések tekintetében ez a legnagyobb csúcs a vizsgált időszakban. A következő nagy ciklus 1,45 millió és 750 ezer év közé esik. Ebben a ciklusban két megjelenési csúcs (1,2 millió év; 900

alciklusra bontsuk fel. Ezek a következők: (1) 135–57 ezer év; (2) 57 ezer – 0 év. Az első alciklusra inkább a megjelenések, míg a másodikra inkább az eltűnések jellemzők. A megjelenések 115 és 75 ezer év közé esnek, 98,5 ezer évnél kisebb visszaeséssel. Az eltűnések is két hullámban mentek végbe és mindkettőt egy-egy kis megjelenési esemény követte. Az első eltűnési csúcs 21 ezer éve volt, ezt követte 16 ezer évnél egy kis megjelenési csúcs. A második eltűnési csúcs 12 ezer évvel ezelőtt volt, az ezt követő megjelenési csúcs 7,5 ezer évre tehető.

Fajöltőeloszlás a vizsgált időszakban (6. ábra). A fajöltő (tartózkodási idő) eloszlását a rövid (0–500 ezer év), a közepes (500 ezer – 1,2 millió év) és a hosszú (>1,2



**6. ábra.** A hosszú (hosszú szaggatott vonal), a közepes (rövid szaggatott vonal) és a rövid (folyamatos vonal) fajlőtűjű fajok számának változása az elmúlt 3,2 millió évben. A felső skála 3,5 millió évnél kezdődik. 2,5 millió évig egy beosztás 500 ezer, onnantól 100 ezer évet jelent. Az alsó skálán a beosztások 10 ezer évet jelentenek  
**Figure 6.** Changing of the number of species with long (long broken line), medium (short broken line) and short (solid line) longevities during the last 3.2 Ma. The upper scale begins 3.5 Ma. Until 2.5 Ma one calibration signifies 500 ky, and from then on it signifies 100 ky. On the lower scale calibrations signify 10 ky

millió év) fajlőtűjű fajok adják. Az egyes fajok fajlőtűjét a testméreten kívül a környezet stabilitása határozza meg, így elmondható, hogy a hosszú fajlőtűjű fajok stabil, a rövid fajlőtűjűek instabil környezetet jeleznek.

A vizsgált időszak három fő részre osztható. A pleisztocén kezdetén (2,5 és 2,15 millió év között) a hosszú fajlőtűjű fajok uralták a faunát viszonylag alacsony fajszámmal (25 faj), de jelentős volt a rövid fajlőtűjű fajok száma is (15–20 faj). A ciklus végére a közepes és rövid fajlőtűjű fajok száma néhány fajra csökkent (3–5 faj).

2,15 millió évvel ezelőtt indult el az a ciklus, amely kb. 475 ezer évvel ezelőttig tartott. A ciklusra általában jellemző a hosszú és közepes fajlőtűjű fajok dominanciája. A hosszú fajlőtűjű fajok száma 2,05 millió éve kb. 45 fajra emelkedett, majd ezen az értéken stagnált 950 ezer évvel ezelőttig, amikor számuk fokozatosan csökkenni kezdett. A közepes fajlőtűjű fajoknál is elindult egy lassú emelkedés, de ez csak 1,45 millió évvel ezelőtt gyorsult fel. A hosszú fajlőtűjű fajokhoz hasonlóan, a közepes fajlőtűjű fajok száma is csökkenni kezdett kb. 950 ezer évvel ezelőtt. A rövid fajlőtűjű fajok számában kimutatható változások ellentétesek az előbb leírt tendenciákkal. A ciklus kezdetén enyhe, majd 1,45 millió évnél erősebb fajszámcsökkenés, 950 ezer évtől kezdve pedig fokozatos emelkedés figyelhető meg. Erre a ciklusra tehát a környezet nagyfokú stabilitása volt jellemző.

475 és 280 ezer év között jelentős változás következett be a fajlőtűeloszlásban. A hosszú és közepes fajlőtűjű fajok egyre erősebb csökkenése mellett a rövid fajlőtűjűek száma

rohamosan emelkedett és a vizsgált időszakban először haladta meg a hosszabb fajlőtűjű fajok számát. Innentől kezdve végig a rövid fajlőtűjű fajok uralkodó szerepe, vagyis a környezet instabilitása jellemző a faunára. Megjegyzendő azonban, hogy ebben az időszakban a fajlőtűket már sok esetben a jelen limitálja, ami az eredmények torzulásához, a látszólag rövid fajlőtűjű fajok számának növekedéséhez vezet.

Az eddigiekhez hasonlóan a sok adat miatt a későpleisztocén kisebb egységekre bontható. 280 és 190 ezer év között mindhárom kategória erőteljes csökkenést mutat. A közepes és hosszú fajlőtűjű fajok száma 20–25 fajról 5–10 fajra, a rövid fajlőtűjűek száma pedig 37 fajról 20 fajra esik vissza. Innentől kezdve a közepes és hosszú fajlőtűjű fajok száma nem változik jelentősen, bár 10 ezer évvel ezelőtt a közepes fajlőtűjű fajok száma eléri, sőt meghaladja a hosszú fajlőtűjű fajokét. A rövid fajlőtűjű fajok száma 190 és 90 ezer év között emelkedik, majd 57 ezer évvel ezelőttig fokozatosan csökken és beáll egy 30 faj körüli értékre. A stagnálást követően 27 ezer évvel ezelőttől egy újabb lassú növekedés figyelhető meg.

#### Az evolúciós vonalak vizsgálatának eredményei

A pocokfélék evolúciós vonalainak elemzése, az előző vizsgálathoz hasonlóan, szintén a környezet stabilitásáról ad információt. Az egyes evolúciós vonalakon belüli, több faj megjelenésével, illetve eltűnésével járó események a környezet instabilitására utalnak. A vizsgálathoz felhasznált evolúciós vonalakat KORDOS L. munkájából vettem át (KORDOS 1994, 1995).

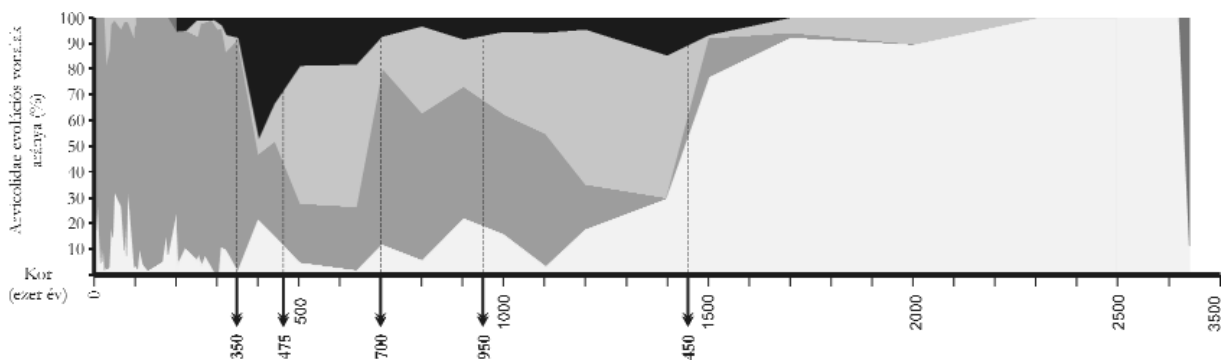
*Mimomys*–*Arvicola* vonal (KRETZOI 1969, JÁNOSSY & MEULEN VAN DER 1975, CHALINE 1987, CHALINE & SEVILLA 1990, FEJFAR et al. 1990a, b). — A késő-pleiocénben még mindössze egy *Mimomys* mutatható ki az anyagból (*Mimomys stehlini*), majd két megjelenési eseményt követően a csoport a kora-pleisztocén meghatározó pocokféléjévé vált. Első nagy megjelenési eseményük 2,7 millió évvel ezelőtt volt, amikor öt faj jelent meg (*Mimomys pitymyoides*, *M. hungaricus*, *M. hajnackensis*, *M. reidi*, *M. pusillus*). Legnagyobb fajgazdagságukat azonban 2 millió éve érték el, újabb öt faj megjelenésével (*Mimomys tornensis*, *M. pliacaenicus ostromosensis*, *M. fejtóváryi*, *M. petenyii*, *M. méhelyi*). A *Mimomys*-ok nagy fajgazdagsága kb. 1,1 millió és 900 ezer év között ért véget, amikor a *M. pusillus* és a *M. savini* kivételével az összes faj eltűnt. A *M. savini*t 400 ezer éve váltotta fel az *Arvicola cantiana*, amely 270–250 ezer év között együtt élt az átmeneti *A. cantiana-terrestris*-szel. Végül az átmeneti forma 220 ezer évvel ezelőtt alakult át a ma is élő *Arvicola terrestris*-szé.

*Propliomys*–*Pliomys* vonal (RABEDER 1981, MALEZ & RABEDER 1984, CHALINE 1990). — Ez az evolúciós vonal sokkal kevesebb változatosságot mutat, mint az előző. A pliocénre jellemző *Propliomys hungaricus* ugyan epizodikus megjelenik 3,2 millió évvel ezelőtt, de ezt követően az evolúciós vonalba tartozó alakok hosszú ideig hiá-

*nicus*) 2 millió évvel ezelőtt jelent meg. Ezt követte a *Lagurus aranka*e megjelenése (1,7 millió év). 1,4 millió évvel ezelőtt a *Lagurodon pannonicus* megjelenésével elkezdődik a régebbi formák háttérbe szorulása, amelyek 1,1 millió és 900 ezer év között el is tűnnek. A *L. pannonicus*-t 450–500 ezer évvel ezelőtt váltja fel a *Lagurus transiens*, mely kb. 340 ezer éve tűnt el. Ezt követően csak a *Lagurus lagurus* fordul elő a hideg periódusok anyagában.

*Allophaiomys*–*Microtus*, *Pitymys* vonal (KRETZOI 1969, HORÁČEK 1990, RABEDER 1981, MALEZ & RABEDER 1984). — A ma legelterjedtebb pocokfajok evolúciós vonala 1,7 millió évvel ezelőtt kezdődik az *Allophaiomys pliacaenicus* megjelenésével. Az *Allophaiomys*-ból először két *Pitymys* faj alakul ki (*P. arvalidens*, *P. gregaloides*) 1,2 millió éve, majd 900 ezer évvel ezelőtt az *A. pliacaenicus* eltűnésével egyidejűleg számos új *Microtus* és *Pitymys* faj jelenik meg (*P. hintoni*, *M. ratticepoides*, *M. arvalinus*, *M. nivalinus*, *M. gregalis*). A következő nagy változás a ma is jellemző pocokfajok kialakulásának ideje, kb. 310 és 220 ezer év között. Ekkor jelenik meg a *M. arvalis*, a *M. nivalis*, a *M. oeconomus* és a *P. subterraneus*, valamint ekkor tűnik el a korábbi fajok nagy része.

Az egyes evolúciós vonalak fajainak arányváltozásai érdekes képet mutatnak (7. ábra). 1,45 millió évvel ezelőttig a pocokfauna túlnyomó részét a *Mimomys*–*Arvicola*



7. ábra. Az egyes evolúciós vonalak fajainak arányváltozásai. Jelmagyarázat: világosszürke = *Mimomys*–*Arvicola* vonal; sötétszürke = *Allophaiomys*–*Microtus*, *Pitymys* vonal; középszürke = *Villanyia*–*Lagurodon*–*Lagurus* vonal; fekete = *Propliomys*–*Pliomys* vonal. A skála 3,5 millió évnél kezdődik. 2,5 millió évig egy beosztás 500 ezer, onnantól 100 ezer évet jelent

Figure 7. Proportion changes of species in the different evolution lineages. Legend: light grey = *Mimomys*–*Arvicola* lineage; dark grey = *Allophaiomys*–*Microtus*, *Pitymys* lineage; middle grey = *Villanyia*–*Lagurodon*–*Lagurus* lineage; black = *Propliomys*–*Pliomys* lineage. The scale begins 3.5 Ma. Until 2.5 Ma one calibration signifies 500 ky, and from then on it signifies 100 ky

nyoznak az anyagból. A következőként megjelenő faj már a *Pliomys*-ok közé tartozik (*Pliomys episcopalis*), megjelenésének ideje 1,7 millió év. 700 ezer évvel ezelőttig (*P. lenki* megjelenése), csak ez az egy faj képviseli az evolúciós vonalat. 340 ezer évvel ezelőtt a *P. episcopalis* végleg eltűnik, és a lelőhelyek anyagából csak a *P. lenki* mutatható ki mintegy 270 ezer évvel ezelőttig. 220 ezer éve rövid időre (20 ezer év) egy új faj jelenik meg, a *P. posterior*. Ezt a rövid megjelenést követően ebbe az evolúciós vonalba tartozó faj nem mutatható ki a Kárpát-medence területéről.

*Villanyia*–*Lagurodon*–*Lagurus* vonal (HORÁČEK 1990, RABEDER 1981, ZAZHIGIN 1980). — Az evolúciós vonal két legidősebb tagja (*Villanyia exilis*, *Lagurodon praepanno-*

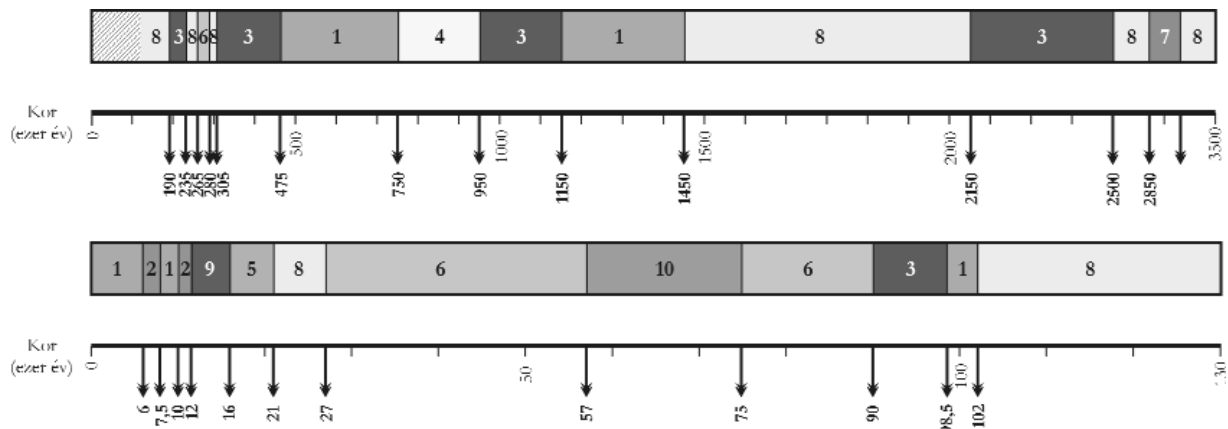
vonal tagjai alkotják. Innentől kezdve azonban az ide tartozó fajok aránya fokozatosan csökken, helyüket először a *Villanyia*–*Lagurodon*–*Lagurus* vonal (1,45 millió–950 ezer év; 700–475 ezer év), majd az *Allophaiomys*–*Microtus*, *Pitymys* vonal tagjai (950–700 ezer év; 350 ezer–0 év) veszik át. A *Propliomys*–*Pliomys* vonal fajai legjelentősebb faunán belüli arányukat 475 és 350 ezer év között érik el.

#### Az ökológiai klaszter eredményei

Az ökológiai vizsgálatok első lépéseként az azonos ökológiai jellemzőkkel bíró faunákat különítettem el egymástól. Ez klaszteranalízis segítségével történt, ahol az

adatbázis az összes változó értékeit tartalmazta a vizsgált lelőhelyeken. A vizsgálat alapján tíz eltérő ökológiai egységet különítettem el, amelyek nagy része a vizsgált időintervallumban több alkalommal is visszatér (8. ábra). Ennek a

év. Mint látható az események több mint fele a késő-pleisztocén–holocén időszakra esik, ami az adatsűrűség egyenletlenségével magyarázható. Az elsőrendű események mellett 15 másodrendű és 8 harmadrendű esemény is kimutatható.



**8. ábra.** Az ökológiai egységek időbeli elterjedése. A felső skála 3,5 millió évnél kezdődik. 2,5 millió évig egy beosztás 500 ezer, onnantól 100 ezer évet jelent. Az alsó skálán a beosztások 10 ezer évet jelentenek. A számokkal jelölt ökológiai egységek jellemzését l. a szövegben

**Figure 8.** Temporal ranges of ecological units. The upper scale begins 3.5 Ma. Until 2.5 Ma one calibration signifies 500 ky, and from then on it signifies 100 ky. On the lower scale calibrations signify 10 ky. The characterisation of the ecological units (marked with arabic numbers) see in text

módszernek a felbontása a legjobb az általam használt módszerek közül. Az eddigiekhez hasonlóan itt is megfigyelhető, hogy az adatokban gazdag késő-pleisztocén–holocénben a felbontás sokkal jobb, mint a kora- és középső-pleisztocénben. A módszerrel kapott határok nagy része egybeesik az eddig tárgyaltakkal, bár van néhány esemény, amelyet csak ezzel a módszerrel sikerült kimutatni (265, 102 és 75 ezer év).

A pleisztocén–holocén során a Kárpát-medence emlősfaunájának ökológiai jellemzői gyakran változtak, ahogy az emlősfauna alkalmazkodott a változó klimatikus és növényzeti feltételekhez. Hasonló környezeti feltételek között hasonló ökológiai jellemzőkkel bíró emlősfaunák alakultak ki, ez magyarázza ugyanazon ökológiai egységek ismétlődő megjelenését.

#### Az eddigi eredmények összefoglalása

A fentiekben ismertetett módszerek mind azt a célt szolgálták, hogy a vizsgált időintervallumot az emlősfauna különböző jellemzői alapján felosszák. Bár a módszerek felbontása eltérő, az általuk jelzett határok többé-kevésbé egybeesnek. Az egyes események (határok) jelentőségét mutatja, hogy a fenti hat módszer közül hány tudta kimutatni. Ennek alapján az eseményeket három csoportba soroltam: (1) elsőrendű esemény (legalább négy módszerrel kimutatható); (2) másodrendű esemény (2–3 módszerrel kimutatható); és (3) harmadrendű esemény (csak egy módszer mutatta ki). A hat módszer eredményét a 9. ábrán foglaltam össze, ahol az egyes határok jelentőségét különböző nyilak jelölik.

A vizsgált időszakban a módszerek 13 elsőrendű eseményt mutattak ki. Ezek a következők: (1) 1,45 millió év; (2) 950 ezer év; (3) 750 ezer év; (4) 475 ezer év; (5) 280 ezer év; (6) 235 ezer év; (7) 90 ezer év; (8) 57 ezer év; (9) 27 ezer év; (10) 21 ezer év; (11) 16 ezer év; (12) 10 ezer év; és (13) 7,5 ezer

#### Az ökológiai egységek jellemzése

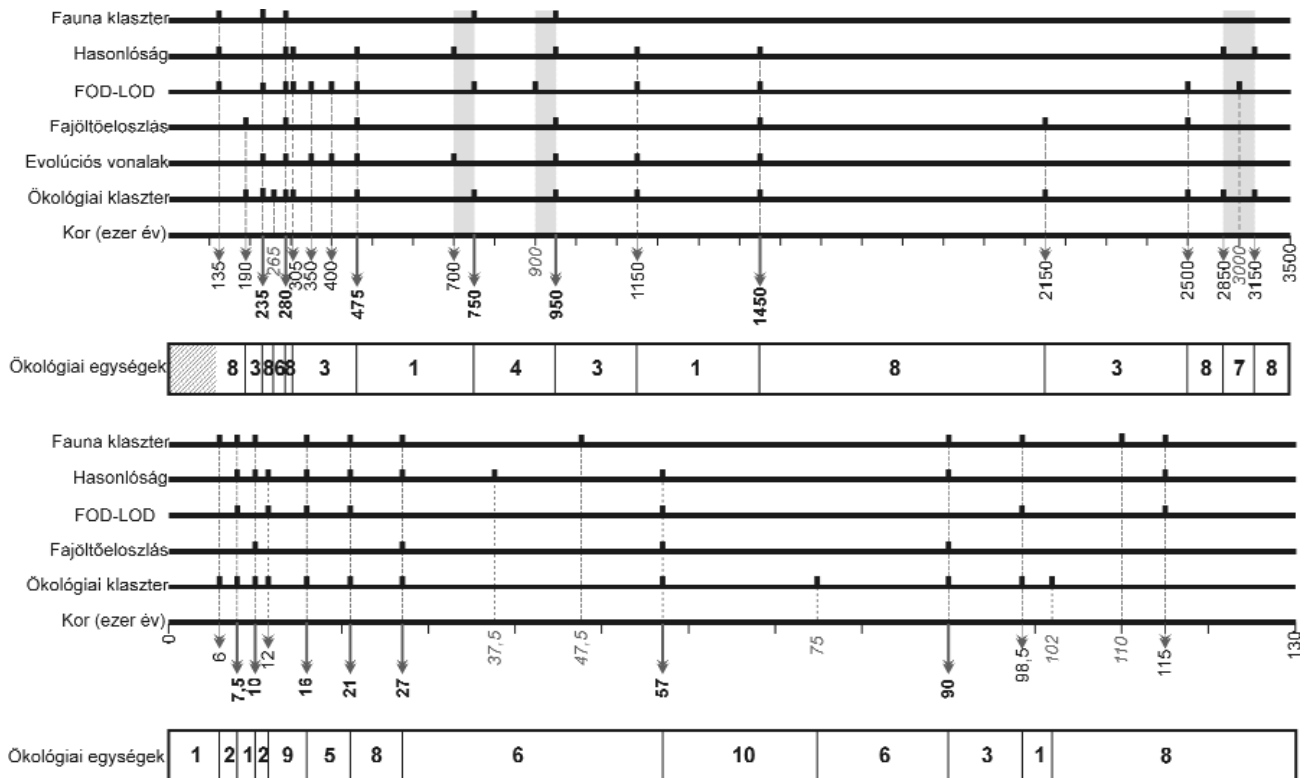
Mint az ökológiai klaszter eredményeinek leírásánál láttuk, a teljes emlősfauna paleoökológiai elemzése alapján a Kárpát-medence területén a vizsgált időszakban tíz ökológiai egység különíthető el. Az egységek elkülönítése és ökológiai jellemzése a 15 ökotípus, valamint az ökológiai változók (táplálkozási preferenciák eloszlása, testtömegeloszlás, diverzitási index) alapján történt.

A tíz ökológiai egység jellemzői a következők:

**1. ökológiai egység.** Az egyes ökotípusok aránya nagyrészt a közepes és az alacsony tartományba esik. A táplálkozási csoportok közül a maguevők közepes, a fű-lombevők, a ragadozók és a rovarevők közepes–alacsony, míg a legelők és a mindenevők alacsony arányban jelennek meg a közösségben. A testtömegeloszlás is viszonylag egyenletes: az A kategória közepes, a B, D és H kategóriák közepes–alacsony, míg az E, F, G kategóriák alacsony aránnyal szerepelnek. A C testtömegkategóriát nagy szórása miatt nem lehetett értékelni. Az ökológiai egység közepes–magas diverzitási index értékkel jellemezhető.

**2. ökológiai egység.** Sok ökotípus a nagy szórás miatt nem értékelhető. Ilyenek a ragadozók, valamint a C, D, E testtömeg-kategóriák. A táplálkozási csoportok közül a maguevők és a fű-lombevők közepes, a legelők és a rovarevők alacsony, míg a mindenevők közepes–magas aránnyal szerepelnek. A testtömegeloszlás a következőképpen alakul: az A és a H kategória közepes, a G kategória közepes–alacsony, míg a B és az F kategóriák alacsony arányt mutatnak. Az ökológiai egység közepes–magas diverzitási index értékkel jellemezhető.

**3. ökológiai egység.** A táplálkozási csoportok közül a rovarevők aránya a legnagyobb (közepes–magas), a maguevők közepes–alacsony, míg a többi táplálkozási kategó-



**9. ábra.** Az egyes módszerekkel kapott események időpontjai és ezek jelentősége. Jelmagyarázat: vastag nyíl = elsődrendű; vékony nyíl = másodrendű; dőlt szám = harmadrendű esemény. A szürke sávokba eső események valószínűleg összetartoznak. A jobb oldali skála 3,5 millió évnél kezdődik. 2,5 millió évig egy beosztás 500 ezer, onnantól 100 ezer évet jelent. A bal oldali skálán a beosztások 10 ezer évet jelentenek. A számokkal jelölt ökológiai egységek jellemzését l. a szövegben

**Figure 9.** Dates and they significances of the events by right of the several methods. Legend: thick arrow = primary event; fine arrow = secondary event; italic number = tertiary event. The events in the grey zones are probably cohered. The right scale begins 3.5 Ma. Until 2.5 Ma one calibration signifies 500 ky, and from then on it signifies 100 ky. On the lower scale calibrations signify 10 ky. The characterisation of the ecological units (marked with arabic numbers) see in text

riái alacsony. A testtömegeloszlás egyenletesebb képet mutat. Bár a kisemlősök dominálnak, az A kategória közepes–magas, a B és C kategória közepes–alacsony arányban jelenik meg, de a H testtömeg kategória is eléri a közepes–alacsony értéket. A többi kategória aránya alacsony. Az ökológiai egység közepes–magas diverzitási index értékkel jellemezhető.

**4. ökológiai egység.** Az egységre a maguevők és a kis testtömegű fajok dominanciája jellemző. A táplálkozási csoportok közül egyedül a maguevők jelennek meg magas aránnyal, az összes többi csoport aránya alacsony. A testtömegeloszlás is hasonló: a B kategória magas, az A és C kategória közepes, az összes többi kategória alacsony aránnyal jelenik meg. Az ökológiai egység alacsony diverzitási index értékkel jellemezhető.

**5. ökológiai egység.** A mindenevők csoportja a nagy szórás miatt nem értékelhető. A táplálkozási csoportok közül a fű–lombevők magas, míg a maguevők közepes aránnyal szerepelnek. A többi táplálkozási csoport faunán belüli aránya alacsony. A testtömegeloszlásnál a B kategória magas, az A és az F kategória közepes, a többi kategória pedig alacsony arányt mutat. Az ökológiai egység közepes–alacsony diverzitási index értékkel jellemezhető.

**6. ökológiai egység.** Bár sok ökotípus a nagy szórás miatt nem értékelhető (mindenevők, B, D, E kategóriák,

diverzitási index), mind a táplálkozási preferenciák eloszlása, mind a testtömegeloszlás jellegzetes képet mutat. A táplálkozási csoportok közül a legelő és a ragadozók közepes–magas, a maguevők és a fű–lombevők közepes–alacsony, míg a rovarévők alacsony arányban jelennek meg a közösségekben. A testtömegeloszlás a közepes és nagy testtömegű állatok dominanciáját mutatja: a C kategória magas, a H kategória közepes–magas, a G kategória közepes, míg az A és F kategóriák alacsony aránnyal szerepelnek.

**7. ökológiai egység.** A táplálkozási csoportok közül a rovarévők és a ragadozók uralkodnak, míg a testtömegeloszlás a kis és közepes testtömegű állatok dominanciáját mutatja. A rovarévők magas, a ragadozók közepes–magas, a fű–lombevők közepes–alacsony, míg a többi táplálkozási csoport alacsony aránnyal szerepel. A testtömeg-kategóriák közül a B és a D kategóriák mutatnak magas arányt, a többi kategória aránya alacsony. A C testtömeg-kategória a nagy szórás miatt nem értékelhető. Az ökológiai egység alacsony diverzitási index értékkel jellemezhető.

**8. ökológiai egység.** A maguevők, illetve a kis testtömegű emlősök dominánsak. A táplálkozási csoportok közül a maguevők magas, a rovarévők közepes–alacsony, a többi csoport pedig alacsony arányt mutat. A testtömeg-kategóriák közül egyedül az A kategória mutat magas értéket, a többi





fajok aránya alacsonyabb, míg a kifejezetten erdős vegetációt kedvelő fajok aránya magasabb, mint az 1. ökológiai egységben. Az eloszlás alapján az egységre jellemző vegetáció a nyílt területekkel (mező) tarkított lomboserdő. A 2. ökológiai egység a holocén kezdeti szakaszán jelenik meg, amikor a pollenanalízis alapján meleg mérsékeltövi, kevert-tölgyes, erdős sztyepp, illetve kevert-tölgyes, zárt erdők alakultak ki, melyben a mogyoró jelentős szerepet játszott (MAGYARI 2002). Ezek az eredmények alátámasztják az ökológiai elemzés eredményét.

A 3. ökológiai egységben a sztyeppfajok aránya alacsonyabb, míg az erdős–cserjés vegetációt kedvelő fajok, valamint a nyílt területeken élő fajok aránya magasabb, mint a 2. ökológiai egységben. Az egység a fajok élőhely szerinti eloszlása alapján nagyon hasonlít a 2. ökológiai egységre, de annál nyíltabb, főleg erdős–cserjés vegetációval jellemezhető. Mivel az ökológiai változók alapján készített klaszteranalízis egyetlen faunát sorolt a 3. ökológiai egységbe a vizsgált időszakból, a kapott eredményt nem lehetett összevetni az egyéb módszerek eredményeivel.

Az 5. ökológiai egységben a fauna több mint 70%-át sztyepp-, illetve tundrafajok alkotják. Ezek mellett jelentősebb aránnyal csak a nyílt területet (mező) kedvelő fajok képviseltetik magukat. A jellemzők alapján a vegetáció valószínűleg tundra-sztyepp volt. A tundra-sztyepp, vagy mamut-sztyepp (l. később) a kevés bokorral tarkított füves vegetáció és az alacsony növésű, mohos–zuzmós vegetáció keveréke, melyre nincs recens analógia. Az 5. ökológiai egység az utolsó eljegesedés idejére esik, melynek növényzete pollenanalitikai vizsgálatok alapján főbb vonásaiban ÉK-Európa és Ny-Szibéria mai tajga–erdőstundra átmeneti zónájával mutatott hasonlóságot (MAGYARI 2002). A két vizsgálat közötti eltérést valószínűleg a vizsgálati területek közötti különbség okozza. A terület növényzete nyílt tundra-sztyepp lehetett tajga–erdőstundra foltokkal.

A 8. ökológiai egységet egyértelműen a nyílt területeket (mező, sztyepp) kedvelő fajok urálják. Az eloszlás alapján az egységre a sztyepp vegetáció lehetett jellemző. A 8. ökológiai egység a vizsgált időszakban az utolsó eljegesedést megelőzően jelenik meg, amikor a malakológiai vizsgálatok alapján extrém száraz klíma és hideg kontinentális sztyepp vegetáció jellemezte a területet (SZŐR et al. 1991, SÜMEGI & KROLOPP 1995).

Az egység ilyen értelmezése csak a középső- és a késő-pleisztocénben, valamint a holocénben igaz, amikor a kistermetű mágévők dominanciája egyben a pocokfélék dominanciáját jelenti. A pliocénben és a kora-pleisztocénben az egység értelmezése eltérő. A pliocénben a kistermetű mágévők túlsúlya a faunában nem a pocok, hanem az egérfélék dominanciáját jelzi, a kora-pleisztocénben pedig még nem voltak jelentős lehűlések, csak a klíma vált szárazabbá. Az agyagásvány-vizsgálatok alapján a késő-pliocénre és a kora-pleisztocénre meleg, száraz

IV. táblázat. A ma élő emlősfajok százalékos élőhely preferenciája az egyes ökológiai egységekben  
Table IV. Percental habitat preferences of the living mammalian species in the several ecological units

Élőhely preferencia (%)	1	2	3	5	8	9
<b>Erdő</b>	14,65	<b>15,13</b>	<b>14,42</b>	1,36	3,41	2,52
<b>Erdő, cserjés</b>	<b>34,68</b>	<b>31,44</b>	<b>38,99</b>	1,89	<b>11,65</b>	5,32
<b>Erdős sztyepp</b>	1,33	1,79	0	0	0,55	1,05
<b>Mező</b>	<b>22,19</b>	<b>22,73</b>	<b>27,7</b>	<b>17,95</b>	<b>32,99</b>	<b>35,44</b>
<b>Mindenhol megtalálható</b>	3,78	7,09	4,5	3,07	3,03	7,82
<b>Sztyepp</b>	<b>16,39</b>	11,11	7,17	<b>41,28</b>	<b>34,88</b>	<b>15,92</b>
<b>Tundra</b>	2,74	3,54	3,59	<b>29,71</b>	9,62	<b>28,09</b>
<b>Vízpart</b>	4,24	7,17	3,64	4,75	3,87	3,84
<b>Összesen</b>	100	100	100	100	100	100

klíma volt jellemző (VICZIÁN 2002), vagyis az ebben az időszakban kialakult nyílt vegetációjú területek nem lehetnek azonosak a mai hideg kontinentális sztyeppel.

A 9. ökológiai egységben szintén a nyílt területet kedvelő fajok dominálnak, de az előző egységgel ellentétben a mezei fajok mellett nem a sztyepp, hanem a tundrafajok aránya jelentősebb. A fajok élőhelyek szerinti eloszlása alapján az egység vegetációját nem lehet egy adott típusba sorolni, de valószínűleg jelentős volt a tundra vegetáció elterjedése. A 9. ökológiai egység az utolsó eljegesedési csúcstól volt jellemző a területre, amikor a pollenanalitikai és malakológiai vizsgálatok alapján mozaikos vegetáció alakult ki, erdő, erdős sztyepp és tundra foltokkal (SÜMEGI & HERTELENDI 1998, SÜMEGI & KROLOPP 1995).

#### A 6. és a 10. ökológiai egység értelmezése — a mamut-sztyepp

A 27 ezer évnél idősebb faunáknál, illetve az ezeket jellemző ökológiai egységeknél mai analógiák használata már nem lehetséges, mivel egyre több kihalt emlősfaj van jelen a közösségekben. Ezekben az esetekben az ökológiai egységek értelmezésénél a kiindulási pontot egyrészt maguk az ökológiai jellemzők, másrészt irodalmi adatok szolgáltatták.

A mamut-sztyepp emlősfajta-közössége nem csak az őslénytani lelőhelyek anyagából, hanem a csaknem teljes épségben megőrződött, jégbefagyott maradványokból is ismert. A jégbefagyott állatok gyomortartalmának ismerete, valamint a pollenanalitikai módszerek lehetővé teszik annak a környezetnek a rekonstruálását, ahol ez a jellegzetes közösség élt.

A mamut-sztyepp definíció szerint az a száraz, fű és kóró dominálta mozaikos ökoszisztéma, ahol az igen változatos legelő fajokkal jellemezhető késő-pleisztocén megafauna élt. A fauna legjellegzetesebb, szinte kizárólag fűfélékkel táplálkozó tagjai a gyapjas mamut (*Mammuthus primigenius*), a sztyeppi bölény (*Bison priscus*), a ló (*Equus* sp.), a gyapjas orrszarvú (*Coelodonta antiquitatis*) és a rénszarvas (*Rangifer tarandus*) (GUTHRIE 2001, KAHLKE 1999). Az elterjedési területek vizsgálata alapján az ír szarvas (*Megaloceros giganteus*), a jávorszarvas (*Alces alces*), a szajga antilop (*Saiga tatarica*), valamint a pézsmatulok (*Ovibos moschatus*) elterjedési területe is részben átfedésben van a mamutéval. A mamuttal együtt élő raga-

dozók közül a legfontosabb a farkas (*Canis lupus*), a sarki róka (*Alopex lagopus*), a rozsomák (*Gulo gulo*), a barlangi hiéna (*Crocota crocuta spelaea*) és a barlangi oroszlán (*Panthera leo spelaea*). A barlangi medve (*Ursus spelaeus*) és a hiúz (*Lynx lynx*) jelenléte csak Európára jellemző (KAHLKE 1999).

KRETZOI M. szerint a mamut és a barlangi medve elterjedési területe közötti különbség a két faj eltérő élőhelyének köszönhető. Míg a mamut a nyílt területeket, addig a barlangi medve a hegyvidéket kedvelte (KRETZOI, 1978). A nagyemlősök elterjedési gyakoriságait figyelembe véve KRETZOI M. a késő-pleisztocénben három ökológiai övet különített el Európában: (1) lombos erdő (Dél-Európa); (2) tajga (Közép- és Nyugat-Európa); (3) szubarktikus sziyepp (Kelet-Európa) (KRETZOI 1978).

A mamut-sziyepp vegetáció a késő-pleisztocénban széles sávként jelent meg Eurázsia és Észak-Amerika északi területein. A sziyeppöv létrejött elsődlegesen a Himalája kiemelkedésének köszönhető. A Tibeti-fennsík kialakulása nagymértékben befolyásolta Ázsia éghajlatát. Ekkor alakult ki DK-Ázsiában a monszun éghajlat, a hegység monszunárnyékos oldalán (Mongólia–Szibéria) pedig egy magas légnyomású arid terület jött létre. Az arid öv kiterjedését a Milankovič-ciklus határozta meg. A glaciális időszakokban nőtt az ariditás és az arid területek mérete, kialakult az a hideg sziyeppöv, amit mamut-sziyeppnek nevezünk. A mamut-sziyepp kialakulását a jégtakaró is elősegítette, amely barrierként zárta el a területet a nedves levegőtől (GUTHRIE 2001).

A mamut-sziyepp növényzetére a lágyszárú növények (fű, sás, kóró és zsurló) voltak jellemzők, amelyek alacsony gypet alkottak. Az ilyen típusú növényzet nem teszi lehetővé specializált lombvevők elterjedését, így a közösségekben a nagytestű legelők váltak dominánssá. Ez az északi, hideg és száraz pusztai speciális paleobiogeográfiai provinciát alkotott, amely a pleisztocén során evolúciós központként működött. A mamut-sziyepp talaja általában szilárd volt. A paleotalajokban a humuszréteg vékony, vagy ki sem fejlődött, viszont a gyökerek mélyebbre hatolnak, mint a mai tundra, vagy boreális erdőtalajokban. A talaj összetétele is eltért a mai savanyú tundratalajától. A folyamatos löszutánpótlás miatt sokkal nagyobb volt a talaj nutriens — főleg kalcium — tartalma és így eltartóképesége is. A talaj nyáron mélyebben felolvadt, mint a mai tundrán, ezért a tápanyagok a talaj mélyebb szintjeibe is lejuthattak. A vékony hórétegnek és a naposabb klímának köszönhetően az olvadás gyorsabb, a növekedési időszak pedig hosszabb volt, mint a mai, sokkal nedvesebb tundrán. A talaj gyorsabb felmelegedését segítették a gyakori kopár foltok is (GUTHRIE 2001, WALKER et al. 2001).

Az elméletek szerint a mamut-sziyepp vegetáció kialakulásában és fenntartásában kulcsszerepet játszottak a nagytermetű legelők, amelyek kitaposták az esetlegesen megjelenő mohát, elősegítették a krioturbációt, illetve megakadályozták a tundrai növények elterjedését. A mai tundrán gyakori mohatakaró szigetelőként működik. Egyrészt megakadályozza a talaj mélyebb részeinek olvadását, másrészt a

krioturbáció akadályozásával csökkenti a nutriensek körforgalmát, ami a talaj savanyodásához, eltartóképeségének csökkenéséhez vezet. A sziyeppi növényekkel ellentétben a mai mohos–zsombékos tundra növényei különböző vegyületek segítségével igen jól védekeznek a legelő állatok ellen, emiatt nem tudnak eltartani egy, a mamut-sziyepp megafaunához hasonló közösséget (GUTHRIE 2001, WALKER et al. 2001).

A mamut-sziyepp vegetációnak nincs igazi analógiája a mai ökoszisztémák között. A nedves kalciumgazdag tundra vegetáció áll hozzá legközelebb, amely vékony sávként jelenik meg a poláris sivatagok és a mohos–zsombékos savanyú talajú tundra között. Ez a kalciumgazdag tundra ökoszisztéma számos olyan tulajdonsággal rendelkezik, amely feltehetően a mamut-sziyeppre is jellemző volt. Ilyen a szilárd talaj, a relatív meleg, jó vízvezető képességű, tápanyagokban gazdag talaj, a növényfajok és élőhelyek nagy diverzitása, valamint a növényi védekező vegyületek alacsony mennyisége. A sok hasonló tulajdonság mellett azonban van néhány különbség is. Ilyen a nedvesebb, helyenként mohos talaj, valamint az inkább sásos–kórós, mint füves vegetáció. A nedves, kalciumgazdag tundra valószínűleg köztes állapotot mutat a mamut-sziyepp és a nedves, savanyú tundra között. Ezek a területek ma a rénszarvas csordák ellő és táplálkozási helyei a nyári időszakban (WALKER et al. 2001).

A mamut-sziyepp emlősfajta-közösségének legfőbb ökológiai jellemzője, vagyis a nagytermetű legelők és ragadozók jelentős aránya a faunában, a 6. és a 10. ökológiai egységre jellemző. A két ökológiai egység közötti különbség abban áll, hogy a 10. ökológiai egységénél a nagytermetű legelők és ragadozók aránya magasabb, és ezen két táplálkozási kategória mellett a mindenevők is jelentős aránnyal szerepelnek. A 6. ökológiai egységben a közepes termetű (C testtömeg kategória) emlősök aránya is jelentős. Valószínű, hogy a 6. ökológiai egység általában a mamut-sziyeppet, míg a 10. egység annak csúcspontját mutatja. A mindenevők nagy aránya a 10. ökológiai egységben a barlangi medve (*Ursus spelaeus*) elterjedésére utalhat.

#### A 4. és a 7. ökológiai egység értelmezése

Mint azt már a 8. ökológiai egység leírásánál is láttuk, az idősebb (késő-pliocén–középső-pleisztocén) lelőhelyekre jellemző ökológiai egységek értelmezésénél nagy segítséget nyújt a lelőhelyek üledékének agyagásvány vizsgálata. Az üledékben található agyagásványok alapján megállapítható az eredeti kőzet összetétele, a mállás és a talajképződés geomorfológiai, hidrogeológiai és klimatikus jellemzői, valamint a lerakódási környezet (VICZIÁN 2002). Az agyagásvány vizsgálatokból kapott klimatikus jellemzők és az egység ökológiai jellemzői alapján viszonylag jól értelmezhető az ökológiai egységek.

A 4. ökológiai egységbe a klaszteranalízis a Somssich-hegy 2. és a Villány 8. számú lelőhelyet sorolta. A Somssich-hegy 2. számú lelőhely vizsgálata alapján a fő

agyagásvány-komponens az illit, ami mellett kisebb mennyiségű szmektit, klorit és kaolinit is megjelenik. Az üledék mind színében, mind összetételében különbözik a tipikus kaolinites pliocén vörösayagoktól. A nagy kalcit- és alacsony goethit-tartalmú, világossárga üledék löszszerű jellemzőket mutat (KORDOS in JÁNOSSY 1999; VICZIÁN 2002). Ami a Villány 8. számú lelőhelyet illeti, a villányi lelőhelyeken a bihari élenkvörös montmorillonitos terra rossa üledék löszbe megy át. Ez figyelhető meg ezen lelőhelyen is (KRETZOI 1969). A lösz megjelenése egyértelműen hideg, száraz klímára utal. Az egység ökológiai jellemzői nagyon hasonlítanak a 8. egységéhez, azzal a különbséggel, hogy a faunában uralkodó magevők nagyobb termetűek voltak. A fauna összetételében igen jelentős szerepet játszanak a ma is élő sztyeppfajok, ami alátámasztja azt a feltételezést, hogy az egység nagy valószínűséggel sztyeppként értelmezhető.

A 7. ökológiai egységbe a klaszteranalízis a Beremend 5. és a Beremend 11. számú lelőhelyet sorolta. Az agyagásvány vizsgálatok szerint a késő-pliocén-kora-pleisztocén üledékek főleg kaolinit tartalmúak, ami meleg, nedves (szubtrópusi) klímára utal. Így van ez az idősebb beremendi lelőhelyek esetében is (VICZIÁN 2002). Az ökológiai egység jellegzetessége a kis és közepes termetű rovarevők és ragadozók dominanciája. Mivel a rovarevők ma szinte kizárólag a zártabb, erdős környezetet kedvelik, az agyagásvány és az ökológiai vizsgálat eredménye összhangban van egymással, a 7. ökológiai egység szubtrópusi erdőként értelmezhető. Ilyen klíma és vegetáció jelenleg Portugália

atlanti partvidékén (KAISER 1999), illetve Délkelet-Ázsiában (KOLOSZÁR et al. 2000) van.

## Eredmények

A bemutatott módszerek együttes alkalmazása lehetővé tette a Kárpát-medence késő-neogén emlősfauzáinak komplex paleoökológiai elemzését. A korábbi módszerektől eltérően, különböző korú és fajösszetételű faunák is összehasonlíthatóvá váltak, így egy egységes módszerrel lehetett megvizsgálni a teljes rendelkezésre álló (ökológiai elemzésre alkalmas) anyagot. A fajösszetételen alapuló vizsgálatokkal ki lehetett mutatni az emlősfauzában végbe ment kisebb-nagyobb változásokat (eseményeket). Ezek a változások mutatják az ökológiai egységek határait. A vizsgált időszakban tíz, egymástól eltérő ökológiai egységet sikerült kimutatni, amelyek jó része többször is megjelenik. Az ökológiai egységek értelmezésével és időbeli váltakozásukkal pedig lehetőség nyílt a Kárpát-medence klímájában és növényzetében bekövetkezett változások nyomkövetésére.

## Köszönetnyilvánítás

Ezúton szeretném megköszönni Dr. KORDOS Lászlónak azt a rengeteg segítséget, amit az elmúlt években munkámhoz nyújtott. Nélküle ez a dolgozat nem készülhetett volna el.

## Irodalom — References

- ANDREWS, P. 1995: Mammals as palaeoecological indicators. — *Acta Zoologica Cracoviensia* **38/1**, 59–72.
- ANDREWS, P., BEGUN, D. R. & ZYLSTRA, M. 1997: Interrelationships between Functional Morphology and Paleoenvironments in Miocene Hominoids. — In: BEGUN, D. R., WARD, C. V. & ROSE, M. D. (eds): *Function, Phylogeny, and Fossils: Miocene Hominoid Evolution and Adaptations*. Plenum Press, New York, 29–58.
- BARRY, J. C., MORGAN, M. E., FLYNN, L. J., PILBEAM, D., JACOBS, L. L., LINDSAY, E. H., RAZA, S. M. & SOLOUNIAS, N. 1995: Patterns of faunal turnover and diversity in the Neogene Siwaliks of Northern Pakistan. — *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **115/1–4**, 209–226.
- CHALINE, J. 1987: Arvicolid data (Arvicolidae, Rodentia) and evolutionary concepts. — In: HECHT, M. K., WALLACE, B. & PRANCE, C. T. (eds): *Evolutionary biology*. 237–310.
- CHALINE, J. 1990: An approach to studies of fossil arvicolids. — In: FEJFAR, O. & HEINRICH, W.-D. (eds): *International Symposium Evolution, Phylogeny and Biostratigraphy of Arvicolids (Rodentia, Mammalia)*. Geological Survey, Prague, Rohanov, 45–84.
- CHALINE, J. & SEVILLA, P. 1990: Phyletic gradualism and developmental heterochronies in a European Plio/Pleistocene *Miomys* Lineage (Arvicolidae, Rodentia). — In: FEJFAR, O. & HEINRICH, W.-D. (eds): *International Symposium Evolution, Phylogeny and Biostratigraphy of Arvicolids (Rodentia, Mammalia)*. Geological Survey, Prague, Rohanov, 85–98.
- DAMUTH, J. D. 1992: Taxon-free characterization of animal communities. — In: BEHRENSMEYER, A. K., DAMUTH, J. D., DiMICHELE, W. POTTS, A. R., SUES, H.-D. & WING, S. L. (eds): *Terrestrial ecosystems through time: evolutionary palaeoecology of terrestrial plants and animals*. The University of Chicago Press, Chicago, 183–203.
- DEMEOCAL, P. B. 1995: Plio-Pleistocene African climate. — *Science* **270**, 53–59.
- EISENBERG, J. F. 1981: *The Mammalian Radiations*. — Athlon Press, London. 610 p.
- FEJFAR, O. & HEINRICH, W.-D. 1990: Proposed biostratigraphical division of the European continental Neogene and Quaternary based on muroid rodents (Rodentia: Mammalia). — In: FEJFAR, O. & HEINRICH, W.-D. (eds): *International Symposium Evolution, Phylogeny and Biostratigraphy of Arvicolids (Rodentia, Mammalia)*. Geological Survey, Prague, Rohanov, 115–124.
- FEJFAR, O., MEIN, P. & MOISSENET, E. 1990: Early arvicolids from the Ruscinian (Early Pliocene) of the Teruel Basin, Spain. — In: FEJFAR, O. & HEINRICH, W.-D. (eds): *International Symposium Evolution, Phylogeny and Biostratigraphy of Arvicolids (Rodentia, Mammalia)*. Geological Survey, Prague, Rohanov, 133–164.

- FLEAGLE, J.G. 1985: Size and adaptation in primates. — In: JUNGERS, W. L. (ed.): *Size and Scaling in Primate Biology*. Plenum Press, New York, 1–19.
- FLYNN, L. J., BARRY, J. C., MORGAN, M. E., PILBEAM, D., JACOBS, L. L. & LINDSAY, E. H. 1995: Neogene Siwalik mammalian lineages: Species longevities, rates of change, and modes of speciation. — *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **115/1–4**, 249–264.
- FÜKÖH, L., KROLOPP, E. & SÜMEGI, P. 1995: Quaternary malacostratigraphy in Hungary. — *Malacological Newsletter* **1**, (Gyöngyös), 219 p.
- GUNNELL, G. F., MORGAN, M. E., MAAS, M. C. & GINGERICH, P. D. 1995: Comparative paleoecology of Paleogene and Neogene mammalian faunas: Trophic structure and composition. — *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **115/1–4**, 265–286.
- GUTHRIE, D. 2001: Origin and causes of the mammoth steppe: a story of cloud cover, woolly mammal tooth pits, buckles, and inside-out Beringia. — *Quaternary Science Reviews* **20/1–3**, 549–574.
- HORÁČEK, I. 1990: On the context of Quaternary arvicolid evolution: changes in community development. — In: FEJFAR, O. & HEINRICH, W.-D. (eds): *International Symposium evolution, Phylogeny and Biostratigraphy of Arvicolids (Rodentia, Mammalia)*. Geological Survey, Prague, Rohanov, 201–222.
- JÁNOSY D. 1979: *A magyarországi pleisztocén tagolása gerinces faunák alapján*. — Akadémiai Kiadó, Budapest, 206 p.
- JÁNOSY D. 1999: Újabb adatok a villányi Somssich-hegy 2. lelőhely leleteihez. — *Kézirat*, Budapest, 1–10.
- JÁNOSY, D. & MEULEN VAN DER, A. J. 1975: On *Mimomys* (Rodentia) from Osztramos-3, North Hungary. — *Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen. Proceedings, Series B* **78/5**, 381–391.
- KAHLKE, R.-D. 1999: The history of the origin, evolution and dispersal of the Late Pleistocene *Mammuthus–Coelodonta* faunal complex in Eurasia. — Fenske Companies, Rapid City, 219 p.
- KAISER M. 1999: Jelentés a Tengelici Formáció rétegtani helyzetének vizsgálatáról. — *Kézirat*, MÁFI, Budapest, 7 p.
- KOLOSZÁR L., MARSÍ I. & CHIKÁN G. 2000: A Mórággy-rög keleti részének kainozoos fedőképződményei (Cenozoic sedimentary cover of the eastern part of Mórággy Hills). — *A Magyar Állami Földtani Intézet Évi Jelentése az 1999. évről*, 117–135, 137–148.
- KORDOS, L. 1978: Changes in the Holocene climate of Hungary reflected by the „vole-thermometer” method. — *Földrajzi Közlemények* **26/1–3**, 222–229.
- KORDOS, L. 1994: Revised Biostratigraphy of the Early Man Site at Vértesszőlős, Hungary. — *Courier Forschungs-Institut Senckenberg* **171**, 225–236.
- KORDOS, L. 1995: Arvicolid biostratigraphy of Europe: a zoogeographical outline. — *Annales Géologiques des Pays Helléniques* **36**, 551–564.
- KORDOS, L. & RINGER, Á. 1991: Climatostratigraphic and archeostratigraphic correlation of Arvicolidae stratigraphy of the Late Pleistocene in Hungary. — *A Magyar Állami Földtani Intézet Évi Jelentése az 1989. évről*, 523–534.
- KORMOS T. 1925: A süttöi forrasmészék-komplexus faunája. — *Állattani Közlemények* **22**, 159–175.
- KORMOS, T. 1937: Zur Geschichte und Geologie der oberpliozänen Knochenbreccien des Villányer Gebirges. — *Mathematikai és Természettudományi Értesítő* **56**, 1061–1110.
- KORPÁS, L., KOVÁCS-PÁLFFY, P., LANTOS, M., FÖLDVÁRI, M., KORDOS, L., KROLOPP, E., STÜBEN, D. & BERNER, Zs. 2004: Sedimentology, geochemistry, chronology and palaeokarst evolution of Quaternary thermal lacustrine travertine. An integrated case study from Vár-hegy, Budapest, Hungary. — *Földtani Közöny* **134/4**, 541–562.
- KREBS, J. R. 1989: *Ecological methodology*. — Harper and Row, New York, 654 p.
- KRETZOI M. 1941: Ósemlősradványok Betfiáról. — Die unterpleistozäne Säugetierfauna von Betfia bei Nagyvárad. — *Földtani Közöny* **81**, 384–417.
- KRETZOI M. 1953: A negyedkor taglalása gerinces fauna alapján. — Alföldi Kongresszus (Az Alföld földtani felépítésének kérdései), Budapest, 89–97.
- KRETZOI M. 1956: A Villányi hegység alsó-pleisztocén gerinces-faunái. — *Geologica Hungarica series Palaeontologica* **27**, 1–264.
- KRETZOI M. 1969: A magyarországi quarter és pliocén szárazföldi biosztratiográfiájának vázlata. — *Földrajzi Közlemények* **17**, 179–204.
- KRETZOI, M. 1978: Ecological conditions of the „Loess Period” in Hungary as revealed by vertebrate fauna. — *Földrajzi Közlemények* **26/1–3**, 75–93.
- KRETZOI M. & PÉCSI M. 1982: A Pannóniai-medence pliocén és pleisztocén időszakának tagolása. — *Földrajzi Közlemények* **30/4**, 300–326.
- LEGENDRE, S. 1986: Analysis of mammalian communities from the late Eocene and Oligocene of southern France. — *Palaeovertebrata* **16**, 191–212.
- LEGENDRE, S. 1989: Les communautés de mammifères du Paléogène (Eocene supérieur et Oligocene) d’Europe occidentale: structures, milieux et évolution. — *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen, Reihe A* **16**, 1–110.
- LEGENDRE, S. & ROTH, C. 1988: Correlation of carnassial tooth size and body weight in recent carnivores (Mammalia). — *Historical Biology* **1**, 85–98.
- MAAS, M. C., ANTHONY, M. R. L., GINGERICH, P. D., GUNNELL, G. F. & KRAUSE, D. W. 1995: Mammalian generic diversity and turnover in the Late Paleocene and Early Eocene of the Bighorn and Crazy Mountains Basins, Wyoming and Montana (USA). — *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **115/1–4**, 181–207.
- MAGYARI, E. 2002: Climatic versus human modification of the Late Quaternary vegetation in Eastern Hungary. — *Kézirat (Doktori értekezés)*, Debreceni Egyetem, Természettudományi Kar, Ásvány és Földtani Tanszék, Debrecen, 152 p.
- MALEZ, M. & RABEDER, G. 1984: Neues Fundmaterial von Kleinsäugetern aus der altpleistozänen Spaltenfüllung Podumci 1 in Norddalmatien (Kroatia, Jugoslawien). — *Beiträge zur Paläontologie Österreichs* **11**, 439–510.
- MARTIN, R. A. 1992: Generic species richness and body mass in North American mammals: support for the inverse relationship of body size and speciation rate. — *Journal of the History of Biology* **6**, 73–90.

- NÁDOR, A., LANTOS, M., TÓTH–MAKK, Á. & THAMÓ–BOZSÓ, E. 2003: Milankovitch-scale multi-proxy records from fluvial sediments of the last 2.6 Ma, Pannonian Basin, Hungary. — *Quaternary Science Reviews* **22**, 2157–2175.
- PAZONYI, P. 1999: A Kárpát-medence késő-neogén és kvarter emlősfauna közösségeinek paleoökológiai és rétegtani vizsgálata. — *Kézirat (Diplomamunka)*, ELTE Őslénytani Tanszék, 100 p.
- PAZONYI, P. 2004: Mammalian ecosystem dynamics in the Carpathian Basin during the last 27,000 years. — *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **212/3–4**, 295–314.
- PAZONYI, P. 2006: A Kárpát-medence kvarter emlősfauna közösségeinek paleoökológiai és rétegtani vizsgálata. — *Kézirat (Doktori értekezés)*, Magyar Természettudományi Múzeum, 115 p.
- PAZONYI, P. & KORDOS, L. 2004: Late Eemian (Late Pleistocene) vertebrate fauna from the Horváti-lik (Uppony, NE Hungary). — *Fragmenta Palaeontologica Hungarica* **22**, 107–117.
- RABEDER, G. 1981: Die Arvicoliden (Rodentia, Mammalia) aus dem Pliozän und dem älteren Pleistozän von Niederösterreich. — *Beiträge zur Paläontologie Österreichs* **8**, 1–373.
- RINGER Á. & MESTER Zs. 2001: A Szeleta-barlang 1999–2000. évi régészeti revíziójának eredményei. — *A Miskolci Herman Ottó Múzeum Évkönyve* **40**, 5–19.
- SCHUEER G. & SCHWEITZER F. 1979: Tavi–mocsári és tetarítás típusú édesvízi mészkőösszletek a Kelet-Gerecsében. — *Földrajzi Közlemények* **27**, 116–125.
- SHACKLETON, N. J., BERGER, A. & PELTIER, W. R. 1990: An alternative astronomical calibration of the lower Pleistocene timescale based on ODP Site 677. — *Transactions of the Royal Society of Edinburgh–Earth Sciences* **81**, 251–261.
- SHANNON, C. E. & WEAVER, W. 1949: *The mathematical theory of communication*. — University of Illinois Press, Urbana, 117 p.
- SÜMEGI, P. & HERTELENDI, E. 1998: Reconstruction of microenvironmental changes in the Kopasz Hill loess area at Tokaj (Hungary) between 15 and 70 ka B.P. — *Radiocarbon* **40/2**, 855–863.
- SÜMEGI P. & KROLOPP E. 1995: A magyarországi würm korú löszök képződésének paleoökológiai rekonstrukciója Mollusca-fauna alapján. — *Földtani Közlemények* **125/1–2**, 125–148.
- SZŐÖR Gy., SÜMEGI P. & HERTELENDI E. 1991: Őshőmérsékleti adatok meghatározása malakohőmérő-módszerrel az Alföld felső pleisztocén–holocén klímaváltozásaival kapcsolatban. — *Acta Geographica Debrecina 1989–1990* **28–29**, 217–229.
- VICZIÁN, I. 2002: Clay mineralogy of Quaternary sediments covering mountainous and hilly areas of Hungary. — *Acta Geologica Hungarica* **45/3**, 265–286.
- VOGELSANG, E. 1990: Paläo-Ozeanographie des Europäischen Nordmeeres an Hand Stabiler Kohlenstoff- und Sauerstoffisotope. — *Berichte aus dem Sonderforschungsbereich* **313. Sedimentation im europäischen Nordmeer** **23**. Universität Kiel, 136 p.
- WALKER, D. A., BOCKHEIM, J. G., CHAPIN, F. S., NELSON, F. E. & PING, C. L. 2001: Calcium-rich tundra, wildlife, and the „Mammoth Steppe”. — *Quaternary Science Reviews* **20/1–3**, 149–163.
- ZAZHIGIN, V. S. 1980: *Late Pliocene and Anthropogene rodents of the south of Western Siberia*. — Academy of Sciences of the USSR, Moscow, 159 p.

Kézirat beérkezett: 2008. 12. 10.