

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE
PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA
KATEDRA ZOOLOGIE



Netopýři rodu *Plecotus* ve fosilním záznamu střední a jihovýchodní Evropy

Diplomová práce

Alena Balážová

Školitel: Prof. RNDr. Ivan Horáček, CSc.

Praha 2010

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci vypracovala samostatně, s použitím popsaných metod a citované literatury.

V Praze 28. 4. 2010

Poděkování

Ráda bych poděkovala všem, kteří mi pomáhali v průběhu mé práce. Na prvním místě je to samozřejmě můj školitel, prof. Horáček, za poskytnutí obrovského množství materiálu, bez něhož by tato práce vůbec nemohla vzniknout, za vedení a rady, pomoc při zvládnání technik, nápady i kritické připomínky.

Za pomoc při získávání materiálu RNDr. Petru Bendovi, Ph.D. za zapůjčení materiálu z Národního muzea v Praze, Prof. Dr. Gernotu Rabederovi za zapůjčení typové série *Plecotus abeli* z Paleontologického ústavu University ve Vídni a Dr. Manuelu Ruedi za zapůjčení srovnávacího materiálu poddruhu *P. macrobullaris alpinus* z Přírodovědného muzea v Ženevě.

Dále bych chtěla poděkovat Mgr. Robertu Černému, Ph.D, za pomoc při problémech s ovládním digitálního stereomikroskopu.

Na závěr děkuji svému manželovi Vojtovi a celé rodině za celkovou podporu při práci a psaní této práce.

Obsah

Prohlášení	2
Poděkování	3
Obsah	4
Úvod	6
1. Rod Plecotus	6
2. Pozice rodu Plecotus	7
3. Taxonomická struktura rodu a její historie	7
4. Rod Plecotus ve fosilním záznamu	11
5. Fosilní záznam rodu Plecotus v ČR a na Slovensku: přehled nalezišť	14
5.A. Přehled nálezů ze souvislých vrstevných sledů svrchnopleistocenního a holocenního stáří	14
5.B. Naleziště s doklady zpracovávanými v této práci	15
5.C. Ostatní zpracovávané soubory	17
Metodika	19
1. Použitý materiál:	19
2. Zpracovávání fosilního materiálu	21
3. Fotografování materiálu	22
4. Měření	23
5. Nemetrické (fenetické) znaky	25
6. Vyhodnocování získaných dat	30
6.1. Popis jednotlivých recentních druhů a fosilních populací	30
6.2. Statistické zpracování	30
Výsledky	33
1. Morfometrické charakteristiky recentních a fosilních populací	33
1.1 Popis a diskriminační kritéria recentních taxonů	33
1.2 Popis a morfometrické charakteristiky fosilních populací	55
2. Srovnávací analýza	99
2.1 Základní faktory variability	99
2.2. Objem variance - test druhové homogenity	99
2.3. Diskriminační analýza	100
2.4. Morfometrická podobnost jednotlivých populací	101
Diskuze	104

1. Recentní druhy.....	104
2. <i>Plecotus abeli</i> Wettstein-Westersheim 1923.....	105
3. Lokality pleistocenního stáří střední Evropy.....	107
4. Lokalita Karlukovo.....	108
5. Pliocenní a miocenní lokality, celkové zhodnocení druhového složení netopýří fauny v minulosti.....	108
Souhrn.....	110
Literatura.....	111
Přílohy.....	120
1. Přehled použitých metrických znaků.....	120
2. Přehled použitých fenetických znaků.....	124
3. Biometrické charakteristiky recentních taxonů.....	139
4. Biometrické charakteristiky fosilních populací.....	172

Na přiloženém CD:

5. Tabulka variance
6. Tabulka průměrů
7. Tabulka t-testů
8. Přehled použitých fenetických znaků v prezentaci Power Point

Úvod

1. Rod *Plecotus*

Netopýři rodu *Plecotus* patří k nejrozšířenějším a v řadě ohledů k nejprobádanějším evropským netopýřům. Charakteristický fenotyp, jasně odlišující tento rod od ostatních, byl od počátků vědeckého zájmu vnímán jako spolehlivé diskriminační kritérium a také jako doklad jeho druhové homogenity. Objev, že rod *Plecotus* zahrnuje v Evropě dva odlišné kryptické druhy *P. auritus* a *austriacus* (Topál 1958; Lanza 1959; Bauer 1960; Hanák 1962, 1966) a se stal základním momentem moderního výzkumu netopýřů a stimuloval soustředěný zájem o netopýry rodu *Plecotus* v následujících desetiletích. Jeho výsledkem je velké množství srovnávacích morfologických, taxonomických, biogeografických i ekologických studií (Horáček et al. 2004; Horáček et Dulic 2004). Dnes tedy máme k dispozici detailní informace o potravním chování (Bauerová 1982; Anderson et Racey 1991; Entwistle et al. 1996; Rostovskaya et al. 2000; Eklof et Jones 2003), rozmnožování a sociální dynamice (McLean et Speakman 1996; Entwistle et al. 1998; Park 1998; Burland et al. 1999; Entwistle et al. 2000; Burland et al. 2001; Furmankiewicz et Altringham 2007), letových schopnostech (Norberg 1976, 1976; Norberg et Rayner 1987; Ševčík 2003), morfologii (Topál 1958; Ruprecht 1965; Šachlová 1966; Ruprecht 1969; Strelkov 1987), úkrytech a stanovištních preferencích (Gaisler et Hanák 1969; Hanák 1969, Horáček 1975b; Entwistle et al. 1997; Lesinski et al. 2007; Glover et Altringham 2008; Kanuch et al. 2008; Siivonen 2008), akustickém chování (Coles et al. 1989; Dietrich et al. 2006, Pedersen 1998) a mnoha dalších aspektech. Evropské formy se staly také předmětem souborných knižních monografií (Swift 1998; Horáček et al. 2004; Horáček et Dulic 2004).

Základní charakteristiky rodu se odvíjí od skutečnosti, že v rámci čeledi Vespertilionidae jde o skupinu extrémně specializovanou na lov v listoví (foliage gleaning) s výrazným podílem pasivní lokace v potravním chování. Významné je také využití třepotavého letu, vysoká míra filopatrie a sedentarity. Rod *Plecotus* má palearktické rozšíření (Simmons 2005), vyskytuje se od Velké Británie po Japonsko a od severní Afriky (Benda et al. 2004) po jižní Skandinávii do 64° severní šířky (Entwistle 1999). V rámci rodu bylo především z okrajových částí areálu popsáno několik samostatných forem, v tradičních taxonomických revizích (Hanák 1966; Corbet 1978) byly přiřčeny k základním evropským druhům *P. auritus* a *austriacus*. Moderní přehled palearktických netopýřů (Horáček et al. 2000) však naznačil možnost samostatného druhového statutu těchto forem a využití molekulárních technik tento předpoklad ve velkém rozsahu potvrdila. S touto skutečností vyvstávají rovněž nové otázky

ohledně historie rodu a taxonomické příslušnosti jeho fosilních dokladů. Předložená práce, založená na obsáhlé revizi středoevropského fosilního záznamu, je pokusem o pilotní studii, prověřující reálné možnosti splnění tohoto úkolu.

2. Pozice rodu *Plecotus*

V rámci čeledi Vespertilionidae je rod *Plecotus* řazen do samostatného tribu Plecotini (sensu Koopman 1994 a Tate 1942). Spolu s ním do tohoto tribu patří ještě rody *Euderma*, *Barbastella*, *Corynorhinus*, *Otonycteris* a *Idionycteris* (Simmons 2005). Rody *Plecotus* a *Barbastella* jsou palearktické, ostatní tři druhy se vyskytují v Severní Americe. Americkým formám je věnována rozsáhlá monografie (Handley 1959). Vztahy mezi druhy jsou stále předmětem výzkumu, obvykle bývá za sesterský rodu *Plecotus* považován rod *Corynorhinus* (Frost et Timm 1992; Volleth et Heller 1994) nebo *Barbastella* (Volleth 1985, Qumsiyeh et Bickham 1993). Molekulárně fylogenetická analýza ovšem tuto teorii nepotvrdila a klade rod *Plecotus* do blízkosti rodů *Euderma* a *Idionycteris* (Bogdanowicz et al. 1998, Hooper et Van den Bussche 2001, Tumlison et Douglas 1992).

3. Taxonomická struktura rodu a její historie

Typovým druhem je *Vespertilio auritus* Linnaeus, 1758 (typová lokality Švédsko), jeden z 6 netopýrů rozlišených Linnéem v 10. vydání *Systema naturae*. Počátkem 19. století byl přerazen do samostatného rodu *Plecotus* Geoffroy 1818. Postupně bylo v rámci tohoto rodu popsáno několik nových druhů především z Asie: *Plecotus homochrous* Hodgson 1847 (t. l. Nepál), *Plecotus puck* Barrett-Hamilton 1907 (t. l. Merree, Punjab, Pákistán), *Plecotus sacrimontis* Allen, 1908 z Japonských ostrovů (t. l. Mt. Fuji, Honshu), *Plecotus wardi* Thomas, 1911 (t. l. Leh, Ladak, Kashmir, Indie), *Plecotus ariel* Thomas, 1911 (t. l. Ta-tsienu, Sichuan, Čína), *Plecotus mordax* Thomas, 1926 (t. l. Kashi, Čína), *Plecotus kozlovi* Bobrinskoj, 1926 (t. l. Khyrma Barun Zasad, Qaidam, Čína) a *Plecotus ognevi* Kishida, 1927 (holotyp neurčen).

Kromě asijských byl popsán jako nový druh také *Plecotus christii* Gray, 1838 (t. l. S Afrika, pravděpodobně Egypt), osídlující subtropické pouště a polopouště severní Afriky (Benda et al. 2004). Z Kanárských ostrovů byl popsán *Plecotus teneriffae* Barrett-Hamilton, 1907 (t. l. Orotava, Tenerife), který byl střídavě přiřazován ke druhu *P. auritus* nebo *austriacus*. Nyní je

odlišován na úrovni samostatného druhu (Ibanez et Fernández 1985; Paz de 1994; Pestano et al. 2003).

Za jedinou evropskou formu byl až do 60. let minulého století považován typový druh rodu *Plecotus auritus*. Nově objevený kryptický druh (Topál 1958; Lanza 1959; Bauer 1960; Hanák 1962, 1966) byl postupně ztotožněn s formami *P. auritus hispanicus* Bauer, 1956 (t. 1. Lagiúnilla, Bejar, Slovinsko), *P. auritus meridionalis* Martino, 1940 (t. 1. Sveti Miklavž pri Ormožu, Slovinsko) resp. *P. auritus wardi* Thomas, 1911. Posléze však byla jako nositel prioritního jména identifikována forma *Vespertilio auritus austriacus* Fisher, 1829 (t. 1. Vídeň) a jako platné označení nově objeveného druhu bylo stanoveno *P. austriacus* (Fisher, 1829). Základní diskriminační znaky tohoto druhu uvádí tab. 1.

Tab. 1. Základní diskriminační kritéria druhů *P. auritus* a *austriacus*.

	<i>P. auritus</i>	<i>P. austriacus</i>
barva srsti	hnědožlutá	šedá
palec	krátký (< 6mm) s dlouhým drápem	dlouhý (> 6,4 mm), dráp malý, pod kůží
prsty na noze	dlouhé, s vibrisy	krátké, bez vibrisů
penis	světlý	šedý
bakulum	velké, zahrocené	malé, na konci rozšířené
rostrum	úzké	široké
tragus	světlý, tupější zakončení	tmavý
bula tympani	délka < 4,2 mm	> 4,3 mm
I1/	druhý hrot nízký	druhý hrot vysoký
P2/	větší, ostrý	malý, tupý
C1/	výška < 1,7 mm, rovný	> 1,6 mm, prohnutý dozadu
P3	téměř tak vysoký jako P/2	vysoký do ½ P/2
hlas	20 hlasů / s	8 – 10 hlasů / s
nejvyšší intenzita hlasu	26, 42 a 59 kHz	33 a 43 kHz
zimování	častěji v jeskyních	častěji ve sklepích

V roce 1980 byla odlišena drobná forma *P. austriacus* z adriatických ostrovů a byla popsána jako poddruh *Plecotus austriacus kolombatovici* Dulic, 1980 (t. 1. Žrnovo, Korčula, Chorvatsko). K tomuto poddruhu byli později přiřazeni jedinci z Řecka a byl zdůrazněn jeho samostatný druhový status (Mayer et von Helvesen 2001). *P. kolombatovici* Dulic, 1980 je

vzhledově podobný *P. austriacus* (tvarem mandibuly a lebky, absencí vibrisů na prstech nohou), ale je menší a zbarvený víc do hněda. Má extrémně krátké předloktí, palec a dráp na něm, dokonce kratší než *P. auritus* (Kiefer et Helversen, 2004a). V roce 2001 konstatovala Spitzenbergerová (Spitzenberger et al. 2001) přítomnost odlišné formy v horských oblastech Alp, která se liší jak od druhu *P. auritus*, tak i *austriacus*. Zprvu byla ztotožňována s *P. kolombatovici* (Spitzenberger et al. 2001). Po následné revizi však byla tato forma nezávisle popsána jako samostatný druh dvěma vědeckými týmy jako *Plecotus microdontus* Spitzenberger, 2002 (Spitzenberger et al. 2002) a *Plecotus alpinus* Kiefer et Veith, 2002 (Kiefer et Veith 2001; Kiefer et al. 2002). O rok později prokázala podrobná molekulární a morfologická analýza (Spitzenberger et al. 2003) tohoto druhu jeho totožnost s dříve popsaným kavkazským poddruhem *Plecotus auritus macrobullaris* Kuzjakin, 1965 (t. l. Vladikavkaz, Osetinskaja ASSR). Nyní platné jméno nového taxonu rozšířeného od Alp a Balkánu po Kavkaz je tedy *Plecotus macrobullaris* Kuzjakin, 1965. Alpská a balkánská forma tohoto druhu jsou nyní odlišovány jako samostatné poddruhy *P. m. macrobullaris* Kuzjakin, 1965 (Balkán) a *P. m. alpinus* Kiefer et Veith, 2002 (Mayer et al. 2007). Tento druh se vyznačuje kratším I1/ (odtud také neplatný název *microdontus*) a trojúhelníkovitou destičkou na spodním rtu (Spitzenberger et al. 2002). Má dlouhý tragus (> 16 mm), délka buly je > než 4,4 mm. Většinou rozměrů a také tvarem bakula se řadí mezi druhy *P. auritus* a *austriacus*. Dalším objeveným evropským druhem je *Plecotus sardus* Mucedda, Kiefer, Pidinchedda et Veith, 2002 ze Sardinie (Mucedda et al. 2002). Jedná se o středně velkého, hnědě zbarveného netopýra. Břicho má světlé a přechod mezi břichem a zády jasně oddělený. Palec je střední s delším drápem, chodidlo kratší. Má extrémně dlouhý tragus (> 18 mm) a velmi krátký C1/, kratší než *P. auritus* (Kiefer et Mucedda 2004). Rovněž forma popsána jako iberský poddruh *Plecotus (auritus) begognae* de Paz, 1994 má patrně samostatný druhový status (Ibanez 2006, Mayer et al. 2007). K novým objevům došlo i v Asii: z Turkmenistánu a Kazachstánu byl popsán *Plecotus turkmenicus* Strelkov, 1988 (t. l. Sarykamysch basin, Kurgankyr, Turkmenistán) a z Taiwanu *Plecotus taivanus* Yoshiuki, 1991 (t. l. An-ma Shan, Taiwan). Spitzenbergerová (Spitzenberger et al. 2006) odlišila další druh *Plecotus strelkovi* Spitzenberger, 2006 (t. l. Teploklyuchenka, jezero Yssyk, Kyrgyzstán) a navíc pravděpodobně i další dva druhy, dosud nepopsané – jeden z Číny (t. l. Ch'in Ling Shan) a druhý z Tibetu (t. l. Gyantze). Využití molekulárních metod vedlo k objevu nového druhu i v oblasti Afriky (Kruskop et Lavrenchenko, 2000) – jedná se o druh *Plecotus balensis* Kruskop et Lavrenchenko, 2000 (t. l. Harena Forest, Bale Mountains, Etiopie).

Podrobnou revizi jednotlivých taxonů poskytuje monografie Spitzenbergerové (Spitzenberger et al. 2006). Aktuální struktura rodu je podle ní následující:

***Plecotus auritus* group:**

Plecotus auritus (Linnaeus, 1758): Vyskytuje se v jehličnatých, smíšených i opadavých lesích od Irska a Španělska po Ural, na sever zasahuje po 64°N (Bogdanowicz 1999). V jižních částech areálu je vázán na lesy vyšších poloh. Izolovaná populace obývá Krym a podél pobřeží Černého moře zasahuje až ke Kavkazu.

Plecotus turkmenicus Strelkov 1988: Obývá severozápadní část pouště Karakum v Turkmenistánu a část Kazachstánu.

Plecotus sardus Mucedda, Kiefer, Pidinchedda et Veith, 2002: Je znám pouze ze 3 lokalit z nejméně zalesněných oblastí Sardinie, 2 lokality jsou v krasové oblasti, 1 při pobřeží.

Plecotus macrobullaris Kuzjakin, 1965: Obývá především krasové oblasti kolinních a montánních stupňů hor (Kiefer et Helversen von 2004a), lze ho ale najít i na vrcholcích hor i na pobřeží, preferuje krasové oblasti (Tvrtkovic et Pavlinic 2004; Tvrtkovic et al. 2005). Oblast jeho výskytu je od Pyrenejí (Garin et al. 2003) a Alp přes jižní Evropu (Dinárské Alpy, Řecko) a Balkán až po Kavkaz a Zagros v Íránu.

Plecotus strelkovi Spitzenberger, 2006: Obývá aridní horská pásma ve střední Asii (pohoří Tienshan, Pamír, Kunlun) a Afgánistán.

Plecotus wardi Thomas, 1911: Obývá pohoří Hindu Kush (Pákistán), Karakoram (Indie) a jižní svahy Himalájí.

Plecotus sacrimontis Allen, 1908: Vyskytuje se pouze na 4 japonských ostrovech (Honshu, Hokkaido, Shikoku a Kjúšú) v nadmořských výškách mezi 700 a 1700 m. n. m.

Plecotus ognevi Kishida, 1927: Obývá tajgu, horské lesy a také mírné smíšené a opadavé lesy Sachalinu, pohoří Sikchote Alin, povodí řeky Amur, Ob a Jenisej a středního Mongolska. Nejjižnější záznam pochází z Korejského poloostrova.

Plecotus kozlovi Bobrinskoj, 1926 (incl. *P. mordax* Thomas, 1926): Obývá poušť Gobi, Altaj ve středním Mongolsku a dále dvě oddělené lokality v Číně (Kashi a Qaidam).

Plecotus taiwanus Yoshiuki, 199: Známí jsou pouze tři jedinci z typové lokality An-ma Shan na Taiwanu.

Plecotus homochrous Hodgson 1847 (incl. *P. puck* Barrett-Hamilton 1907): Pochází z jižních svahů Himalájí, a to z nižších nadmořských výšek než *P. wardi*. Obývá smíšené a opadavé subtropické lesy. Nejzápadnější nález pochází z Pákistánu (typová lokalita *P. puck*), nejvýchodnější z oblasti Darjeeling v Indii.

Plecotus ariel Thomas, 1911: Známý pouze z typové lokality Ta-tsien-lu v Číně.

Plecotus sp. nov. z Ch'in Ling Shan, Čína

Plecotus sp. nov. z Gyantze, Tibet

***Plecotus austriacus* group:**

Plecotus austriacus (Fischer, 1829): Obývá otevřené biotopy nižších nadmořských výšek (Benda et Ivanova 2003). Jeho areál sahá od jižní Anglie a Španělska po Moldávii a pobřeží Černého moře. Vyskytuje se také na Baleárách, Sardinii, Korsice, Sicílii a Madeiře (Mucedda et al. 2002; Juste et al. 2004).

Plecotus balensis Kruskop et Lavrechenko, 2000: Známý pouze z holotypu, který pochází z oblasti Harena Forest, Bale Mountains v Etiopii (2500 – 3000 m. n. m.).

Plecotus christii Gray, 1838: Obývá subtropické pouště a polopouště od Lybie, přes Egypt, Súdán, až po Sinajský poloostrov.

Plecotus teneriffae Barret-Hamilton, 1907: Obývá borovicové a vavřínové lesy ostrovů Tenerife, La Palma a El Hierro do nadmořské výšky 2000 m. n. m (Ibanez et Fernández 1985; Pestano et al. 2003).

Plecotus kolombatovici Dulic, 1980: Rozšíření tohoto druhu je rozděleno do tří oblastí. Jedná se o jižní část Balkánu a Malé Asie, Cyrenaicu v Lybii a severozápadní Afriku od Tuniska po Maroko. Dále obývá Maltu a ostrov Pantelleria (Benda et al. 2004). Vyskytuje se jak v horách, tak při pobřeží (Benda et al. 2004) je vázán na xerofilní stanoviště (Tvrtkovic et Pavlinic 2004).

4. Rod *Plecotus* ve fosilním záznamu

V evropském fosilním záznamu je rod *Plecotus* takřka souvisle zastoupen od miocenu po současnost. Zejména v úseku nejmladšího pliocenu a pleistocénu patří k nejčastěji zastoupeným taxonům – je doložen ve více než 50 lokalitách a v průběhu čtvrtohor patří spolu s *Myotis bechsteini* a *M. nattereri* k eukonstatním prvkům evropského fosilního záznamu (Horáček et al. 2000). Nejstarší nálezy rodu pochází ze středního miocenu (Horáček et Dulic 2004).

Pliocénní a spodnopleistocénní nálezy spadají z velké části do blízkosti amerického druhu *Corynorhinus townsendii* Cooper, 1837, jak postuloval již Kowalski (Kowalski 1956, 1962b). Pro tyto nálezy byl vytvořen samostatný podrod *Paraplecotus* Rabeder 1973, který byl popsán podle druhu *P. crassidens* Kormos, 1930 (Rabeder 1973a). Někteří autoři (Topál 1989a) však

s tímto taxonomickým zařazením nesouhlasí a přiřazují nálezy přímo k podrodu *Corynorhinus*.

Vztah druhu *Corynorhinus townsendii* a fosilních evropských nálezů byl zjištěn na základě těchto znaků: absence cristy lacrymalis, široké rostrum a krátké patro, foramen infraorbitale je umístěn nad P4/, P4/ je velmi široký, M3/ je málo redukovaný, C/1 je vysoký a ostrý s krátkým distálním cingulem P/4 je krátký a široký, M/3 nemá redukovaný talonid (Rabeder 1974). Ve většině případů leží foramen mentale pod rozhraním C/1 / P/2 (Woloszyn 1987).

K podrodu *Paraplecotus* se řadí 3 druhy: *Plecotus (Paraplecotus) crassidens* Kormos, 1930 (t.l. Betfia 2, Maďarsko, Q1), *P. (P.) rabederi* Woloszyn 1987 (t. l. Podlesice, Polsko, MN17) a *P. (P.) atavus* Topál 1989 (t. l. Polgárdi 4, Maďarsko, MN9).

Nálezy *P. (P.) crassidens* pochází z lokalit Deutsch-Altenburg v Rakousku, Q1 (Rabeder 1974), Beremend 17, Q1 (Topál 1989a), Gundersheim1 a 3, MN16 (Heller 1936), Betfia 2, Q1 (Kormos, 1930), Kohfidish, MN11 (Rabeder, 1973b), Ostztramos 9, MN15, Kileniky 2, MN17, Javoříčko 1,3,5, MN17, a Koněprusy PD-1, Q1 (Horáček 1983). Nálezy *P. (P.) rabederi* z polských lokalit Podlesice a Weze I (Woloszyn 1987), MN14. Nálezy *P. (P.) atavus* pouze z typové lokality Polgárdi 4, MN13 (Topál 1989a, b).

Kromě výše zmíněných druhů blízkých rodu *Corynorhinus* se ve spodním pliocénu Maďarska vyskytoval druh *Plecotus pliocaenicus* Topál, 1988 (t. l. Osztramos 9, MN15), který patří k podrodu *Plecotus* s. str. Dle Topála (Topál 1989a) jsou jeho znaky směsí znaků *P. austriacus* a *auritus*. Má úzké rostrum, šířka palatální emarginace je podobná *P. austriacus*, ale její délka *P. auritus*. Délkové rozměry většinou odpovídají *P. austriacus*, výška processus coronoideus je naopak typická pro *P. auritus*. Má široký trigonid M/3. Topál jej považuje za společného předka druhů *P. auritus* a *austriacus*, nebo alespoň za druh společnému předkovi blízce příbuzný (Topál 1989a).

Podle Rabedera (1974), který první souborně revidoval taxonomický status jednotlivých fosilních taxonů, podrod *Paraplecotus* Rabeder, 1973 mizí ve starším pleistocenu (Rabeder 1973a) a je nahrazen druhem *Plecotus abeli* Wettstein-Westersheim, 1923 (t. l. Drachenhöhle bei Mixnitz, Rakousko, Q4), pokládanou za ancestrální formu recentního druhu *P. auritus*. V původním popisu (Wettstein-Westersheim 1923, 1931) je *P. abeli* charakterizován menší velikostí než recentní *P. auritus*, ale pozdější studie (Rabeder 1972) ukázala naopak jeho větší velikost. Pravděpodobným vysvětlením je, že byl původně srovnáván s druhem *P. austriacus*, který ještě v té době nebyl známý (Rabeder 1972). K diskriminačním znakům tohoto druhu kromě větší velikosti patří (Rabeder 1972, 1974): nevýrazná crista lacrymalis, redukovaný P2/ s kulatým průřezem, P4/ s výrazným výběžkem mesiálního cingula, méně redukovaný M3/ s

metaconovým hřebenem v ostrém úhlu vůči mesialní hraně zubu a redukce P/3. Dle Topála (Topál 1989a, 1989b) se od druhu *P. auritus* odlišuje také užším rostrem.

Nálezky určené jako *P. abeli* nebo formy velmi podobné (*P. cf. abeli*) pocházejí z lokalit Drachenhöhle bei Mixnitz, Q4, Hundsheim, Q3, Deutsch-Altenburg, Q1 (Rabeder 1974; Mais et Rabeder 1984), Kozi Grzbiet, Q1, Zamkowa dolna, Q2 (Woloszyn 1989), Beremend 16 a 17, Q1 (Topál 1989b), Javoříčko 3, MN17, Urwista, MN17, Včeláre 6/1, MN17, Chlum 6, Q1, Koněprusy KN 2/2, Q3, Mladeč 1, Q1, Lažánky 2, Q2, Koněprusy Jižní Komín, Q2, Sudmer-Berg 2, Q3, Turoid NE 1 a 8, Q3, La Fage, Q3, Vratíkov 4, Q4 atd. (Horáček 1983).

Názory na druhový statut *P. abeli* nejsou však jednotné. Kowalski (Kowalski 1962a) samostatný taxonomický statut této formy neuznává a ve své práci zastává názor, že se jedná o fosilie současného druhu *P. auritus*. Znaky, odlišující *P. abeli*, jsou podle něj nepodstatné a nedovolují spolehlivé popsání nového druhu. Také Rabeder řadí *P. abeli* přes zjištěné odlišnosti do těsné blízkosti druhu *P. auritus* (Rabeder 1974). Horáček (Horáček et Dulic 2004), naopak navrhuje jeho možnou totožnost s alpskou formou druhu *P. macrobullaris*, tedy s *P. m. alpinus*.

Ostatní středoevropské fosilní nálezky rodu *Plecotus* jsou přiřazovány k současnému druhu *P. auritus*. Jedná se o především fosilie z velkého množství lokalit stáří Q4, např. Lambrecht (Janossy 1986), Belianská jaskyňa, Dobšinská ľadová jaskyňa, Koněprusy C718 (Horáček 1975a). Kromě nich se však vyskytoval i ve starších vrstvách, jako jsou Betfia 2, Q1 (Horáček 1983), Koněprusy C718, Q2 (Kowalski 1962a), Kővesvárad, Q2 (Topál 1963), Žirany, Q2, Skalka, Q2, Studnisko, Q2 a Tarkő, Q3, Uppony, Q3, Dobrkovice 2, Q3, Süttő 3, 7, 9, 12, Q3, Verteszőlős 2, Q3, Mladeč 2, Q3, Porlyuk, Q3 (Horáček 1983).

První nálezky *P. austriacus* v Evropě pocházejí ze středního a svrchního pleistocénu Španělska, Mallorky a Bulharska (Sevilla 1989, Horáček 1982). Na území střední Evropy se pravděpodobně nevyskytoval před středním holocénem, první fosilní doklad z tohoto území pochází z holocénu Polska z lokality Sobczanska rokla (Woloszyn 1987), stejného stáří jsou nepublikované doklady ze Slovenského krasu (viz Přehled nalezišť). Do středoevropského prostoru se šíří velmi pravděpodobně až po neolitické revoluci a s ní spojeném odlesňováním krajiny, ve větší míře zřejmě až v době historické (Woloszyn 1987; Horáček et al. 2004).

Nově popsané evropské kryptické druhy dosud nebyly ve fosilním záznamu potvrzeny. Je to dáno jednak tím, že jejich totožnost byla odhalena teprve v nedávné době a zároveň jejich poměrně obtížným odlišením i na recentním materiálu. Ve fosilním materiálu je to komplikováno jeho neúplností, kdy často chybí právě ty části, které jsou pro spolehlivé určení druhů nezbytné (špičáky, premoláry). Navíc se fosilní nálezky málokdy zachovávají intaktní,

tudíž nelze provést některá důležitá měření (délka lebky, condylobasální délka). Přiřazení fosilních nálezů ze střední a jihovýchodní Evropy k recentním druhům a zároveň kritické zhodnocení postavení *P. abeli* je stěžejním námětem této práce.

5. Fosilní záznam rodu *Plecotus* v ČR a na Slovensku: přehled nalezišť

Ve fosilním záznamu ČR a Slovenska je rod *Plecotus* doložen nejméně v 52 společenstvech 35 nalezišť, především holocenního stáří. Není-li uvedeno jinak, jsou údaje týkající se jednotlivých dokladů převzaty ze sbírkové evidence Horáčka, resp. soupisů nalezišť v pracích Horáčka (1979) a Horáčka a Ložka (1988). Této práci (Horáček et Ložek 1988) se přidržuji rovněž ve stratigrafickém zařazení jednotlivých nálezů a v označení příslušných stratigrafických horizontů (kvartérní biozóny Q1-Q4, a biozóny W 1-3, A-F pro holocén).

Následující soupis podává: A) rámcový přehled dokladů rodu ze souvislých stratigrafických sledů svrchnopleistocenního a holocenního stáří, které nebyly zařazeny do podrobné morfometrické analýzy – ve většině případů jde totiž pouze o izolované zuby resp. neúplné fragmenty čelistí, B) podrobný přehled nalezišť materiálu zpracovávaného technikami morfometrické analýzy, C) přehled dalšího materiálu použitého v této práci.

5.A. Přehled nálezů ze souvislých vrstevných sledů svrchnopleistocenního a holocenního stáří

Uvedené doklady jsou významné zejména pro hodnocení historie rozšíření rodu v nejmladším úseku geologické minulosti (biozóna Q4). Zahrnují rovněž jediné, dosud nepublikované, fosilní doklady *P. (cf.) austriacus*. Ty pocházejí z poneolitické fáze Slovenského krasu: lokalita Maštalná – vrstvy 4/2, 4/1, 5, a lokalita Peskö – vrstva 2 (biozóny E a F). Všechny ostatní doklady jsou přiřazovány ke druhu *Plecotus auritus* (příp. jako *Plecotus cf. auritus* - srv. Horáček 1995).

Jmenovitě jde o následující vrstevné celky:

Biozóna A: Peskö 9b, Slaninová C4,

Biozóna B: Dřevčice – Pod Černou louží 7 (Horáček 2006)

Biozóna C: Martinka - rozsedlina 6, Martina-profil portal G, Zazděná 6, Němcova jeskyně I / 4, Koda 1504 /8, Bacín I/A, Peskö 5, Ružín 7 (Ložek et Horáček 2007)

Biozóna D: Martinka 4, Maštalná 8, Peskö 4a, Nížká Lešnice 3 (Horáček 2006)

Biozóna E: Martina-profil portál E, D, Zazděná 4, Maštalná 4/1, Martina-profil JZ roh 10, Ptýrov 10, Mara Medvedka 5

Biozona F: Zazděná 2, Průchodnice I / 2, Skalka nad Čihovou 3, Martina-profil JZ roh 5, Milovice pravěká jáma 3a

Uvedené doklady naznačují souvislý výskyt druhu *Plecotus auritus* na území ČR a Slovenska od závěru posledního glaciálu do současnosti.

5.B. Naleziště s doklady zpracovávanými v této práci

Balcarka A (biozona W) - rozsáhlá jeskyně v Moravském krasu (okr. Blansko) s bohatou faunou z různých úseků posledního glaciálního cyklu zpracovanou v klasické monografii Kniesem (1910). Materiál, zkoumaný v této pochází z revizních odběrů base komínové výplně ve vstupní chodbě jeskyně, uskutečněných Horáčkem v letech 1978-1982.

Belanská jeskyně ve Vysokých Tatrách (okr. Poprad), Q4 lokalita č. 176 v seznamu Horáčka a Ložka 1988: vnitrojeskynní netopýří thanatocenosa z prostory známé jako Pohriebisko netopierov. Materiál sbírán v letech 1970 – 1975 a publikován Horáčkem (1976).

Dobšinská l'ádová jaskyňa (okr. Rožnava), Q4 lokalita č. 179 v seznamu Horáčka a Ložka 1988: vnitrojeskynní netopýří thanatocenosa ze spodního nezaledněného dómu sbíraná postupně v letech 1969 -1984, z části publikována Horáčkem (1976).

Kateřinská jeskyně, Moravský kras (okr. Blansko), Q4 lokalita č. 159 v seznamu Horáčka a Ložka 1988: vchodová facie výplně – balvanitá suť s bohatou mikrofaunou včetně thanatocenosa netopýřů, většina materiálu získána při úpravách vchodu v roce 1986 Horáčkem.

Sovinec 12 (okr. Bruntál) : povrchová poloha výplně horizontální puklinové jeskyně odebírána v roce ca 1980 Horáčkem a Bosákem.

Jizbáň / Poniklec, Kralický Sněžník: krasová jeskyně objevená a speleologicky zkoumaná J. Maděrou a Z. Buřičem, bohatý materiál netopýřů získán plavením povrchové vrstvy výplně - typicky vnitrojeskynní poloha velmi pravděpodobně holocenního stáří.

Javoříčko – Zkamenělý zámek (okr. Olomouc), Q4 lokalita č. 165 v seznamu Horáčka a Ložka 1988: akumulace kosterních pozůstatků glaciální fauny v hlavním dómu, sbíraná několika výkopy v letech 1980-1990.

Ochozská jeskyně (okres Brno-venkov), poměrně bohatá akumulace kosterních pozůstatků netopýřů holocenního stáří sbíraná na povrchu jeskynních sedimentů postranního dómu 19. 6. 1977 (Horáček).

Turold NE1 a NE 2 (okr. Mikulov): Q3 lokalita č. 36 v seznamu Horáčka a Ložka 1988: dvě korozní dutiny v severovýchodní stěně lomu ve vrchu Turold u Mikulova s fosiliferní výplní a

interglaciální mikrofaunou spodního úseku středního pleistocenu (Q3/1) mj. s vůdčí fosilií úseku *Lagurus transiens*. Podrobněji viz Horáček a Ložek (1983).

Koněprusy Nová propast 2 – KN2/3 (okr. Beroun): Q3 lokalita č. 10 v seznamu Horáčka a Ložka 1988: osteologický inventář ze střední polohy sypké výplně stropní dutiny propast'ovité jeskyně reprezentující netopýří thanatocenosa patrně středopleistocenního stáří (blíže viz Horáček 1976, 1980).

Lažánky 2 (okr. Brno-venkov): Q3 lokalita č. 33 v seznamu Horáčka a Ložka 1988: výplň krasové dutiny ve stěně lomu nad ložiskem kaolinu, odebraný a plavený Prof. R. Musilem v letech 1965-6. Netopýří thanatocenosa středo- či staropleistocenního stáří, bez doprovodné fauny. Materiál zapůjčen ze sbírek Moravského musea v Brně.

Mladeč 3 - Mladečské jeskyně, komín (okr. Litovel): Q3 lokalita č. 39 v seznamu Horáčka a Ložka 1988: sedimentární série vyplňující prostornou vertikální dutinu v centrální části jeskynního systému. Bohaté interglaciální společenstvo drobných obratlovců i měkkýšů ze staršího úseku středního pleistocenu.

Koněprusy C718 (okr. Beroun): Q2 lokalita č. 6 v seznamu Horáčka a Ložka 1988: serie vrstev složitě sedimentárního komplexu vyplňující rozsáhlou krasovou dutinu odkrytou v Císařském lomu u Koněprus v roce 1955-1956. Rozsáhlý výzkum O. Fejfara přinesl mimořádně bohatý inventář obratlovců včetně netopýřů, jejichž doklady jsou deponovány ve sbírce PřF UK.

Skalka u Nového Mesta n. Váhom (= Bzince) (okr. N. Mesto n. Vahom): Q2 lokalita č. 45 v seznamu Horáčka a Ložka 1988: členitá výplň krasové dutiny s početnou faunou měkkýšů a hadů a méně početným inventářem drobných savců z úseku spodní části biozóny Q2. Lokalita odkryta Ložkem a paleontologicky zhodnocena Ložkem a Horáčkem (1984).

Žirany (okr. Nitra): Q2 lokalita č. 36 v seznamu Horáčka a Ložka 1988: výplň krasové dutiny otevřené lomem se staropleistocenní faunou získanou a zpracovanou Fejfarem. Nepočetný materiál netopýřů je uložen ve sbírkách PřF UK.

Sovinec 2, 4 (okr. Bruntál): Q2 lokalita č. 40 v seznamu Horáčka a Ložka 1988: Povrchové polohy intaktní výplně vertikální dutiny odkryté v lomu nad vesnicí. Jde o vnitrojeskynní facii s absolutní dominancí velmi dobře zachovaných netopýřů včetně exotických prvků typu *Myotis frater*.

Chlum 6 - 6. sluj na Chlumu u Srbska (okr. Beroun): Q1 lokalita č. 3 v seznamu Horáčka a Ložka 1988: typické spondobihárské (Q1) společenstvo s odvozenou formou hraboše *Allophaiomys pliocaenicus* z výplně krasové rozsedliny v lomu. Blíže viz Fejfar a Horáček (1983).

Koněprusy PD1 – Proškův dóm, východní sonda 1, (okr. Beroun): Q1 lokalita č. 8 v seznamu Horáčka a Ložka 1988: vnitrojeskynní thanatocenosa v kontextu stropního řízení, zachycená v hloubce ca 1,5 m sondy ve východní části Proškova dómu Koněpruských jeskyní. Materiál odebírán Horáčkem v letech 1974 – 1998.

Včeláre 5 (okr. Rožňava): MN17/Q1 lokalita č. 62 v seznamu Horáčka a Ložka 1988: výplň krasové dutiny s faunou z bezprostředního závěru biozóny MN17 (*Allophaiomys deucalion*) odebíraná Horáčkem v letech 1980 – 1985 (srv. Horáček 1985).

Včeláre 6/7 (okr. Rožňava): Q1 lokalita č. 63 v seznamu Horáčka a Ložka 1988: výplň krasové dutiny v jihovýchodní stěně horní etáže lomu, s mikrofaunou staropleistocenního stáří (Q1 s. str) - blíže viz Horáček (1985).

Javoříčko III, V, IX, XI - (okr. Olomouc): MN16 – 17 lokalita č. 37 v seznamu Horáčka a Ložka 1988: složitý komplex sintrových výplní v prostoru Javoříčských jeskyní a jeskynní Míru. Fauna získána z nezpevněných mezipoloh sintrových horizontů v různých částech jeskyně v letech 1975 – 2005.

Suchomasty 3 - lokalita 3 v Červeném lomu u Suchomast (okr. Beroun): Pozůstatek rozsáhlé jeskyně se sérií písčitých a jílovitých sedimentů ve východní části Červeného lomu u Suchomast. Mikrofauna s výrazným zastoupením netopýrů, získaná v letech 1980 – 1983 Horáčkem a Fejřarem, vykazuje znaky středomiocenního stáří – je datována do úseku MN 10 – 11 (srv. Horáček 2000).

5.C. Ostatní zpracovávané soubory

Materiál z území ČR a Slovenska je doplněn o typovou serii *Plecotus abeli* z Drachenhöhle bei Mixnitz a osteologickým inventářem z několika lokalit Polska a Bulharska, deponovaným ve sbírce PřF UK. Jde o materiál sbíraný v osmdesátých letech Horáčkem resp. s jeho spoluúčastí v rámci společných výzkumů ČSAV a polských institucí.

Drachenhöhle bei Mixnitz (Rakousko, Steiermark): slavná jeskyně s početnými archeologickými nálezy (aurignacien) a masovým inventářem jeskynních medvědů, podrobně zhodnocená v obsáhlé monografii (O. Abel & G. Kyrle: *Die Drachenhöhle bei Mixnitz*. Speläol. Monogr. VII - IX, Wien 1931). Poměrně početný materiál netopýrů byl separátně zhodnocen (Wettstein-Westersheim 1923, 1931). Nyní je uložen ve sbírkách Paleontologického ústavu University ve Vídni. Ke zpracování byla Prof. G. Rabederem zapůjčena celá typová serie *Plecotus abeli*.

Jeskyň Niedzwiedzia w Kletne (Polsko, masiv Kralického Sněžníku): Kosterní materiál holocenního stáří sbíraný z povrchových poloh vnitrojeskynní výplně v roce 1980 – 1981 Bosákem a Horáčkem (srv. Bosák a Horáček 1982).

Karlukovo – jeskyň za monastýrem (Bulharsko, Stará Planina): bohatý osteologický inventář mladopleistocenní glaciální mikrofauny z výplně pukliny uvnitř prostorné krasové jeskyň (srv. Horáček 1982).

Studnisko 2 (Polsko, Jura Krakowsko-Wielunska) – povrchový sběr netopýří thanatocenosa z výplně komínu rozsáhlého propast'ovitého systému jeskyň Studnisko, velmi pravděpodobně holocenního stáří. Materiál byl sbírán na počátku osmdesátých let Andrejem Bednarczykem a I. Horáčkem.

Jeskyň Żabia u Podlesic (Polsko, okr. Koczyce): propast'ovitá jeskyň s členitou sedimentární výplní ve střední a spodní části s bohatou faunou staropleistocenního stáří, odebíranou a zpracovávanou Bosákem, Horáčkem a Glazkem (Bosák et al. 1982).

Studnisko I (Polsko, Jura Krakowsko-Wielunska) – výplň ze dna rozsáhlé propast'ovité jeskyň s vnitrojeskynní mikrofaunou patrně pliocenního stáří. Materiál odebírán Andrzejem Bednarczykem kolem roku 1980 – 1982.

Urwista I (Polsko, Jura Krakowsko-Wielunska) – prostorná propast'ovitá jeskyň objevená a zpracovávána Andrzejem Bednarczykem v letech 1980 – 1982. Materiál z ca 1 – 2 m mocné serie sintrových poloh na dně propasti, zjevně svrchno pliocenního stáří - spodní úsek MN17, odebírán a zpracováván Horáčkem (nepubl.).

Kielniky I/2 (Polsko, Jura Krakowsko-Wielunska) – výplň krasové dutiny v lomu u Kielnik objevená v roce 1981 Bednarczykem a Horáčkem, odebíraná v letech 1981 – 1983.

Panska Góra 1,2 (Polsko, Jura Krakowsko-Wielunska) – rozsáhlá jeskyň s pliocenní výplní s dominantní netopýří thanatocenosa. Objeveno a odebíráno na počátku 80. let Andrzejem Bednarczykem.

Podlesice – jeskyň Kopalna (okr. Kroczyce), (Polsko, Jura Krakowsko-Wielunska) – slavná lokalita s mimořádně bohatou faunou ze samého počátku pliocenu (biozona MN14) v sintrové výplni nevelké propast'ovité jeskyň. Od klasické monografie Kowalského (1956) publikována ve velkém množství prací, netopýří zpracování v monografii (Woloszyn 1987). Materiál studovaný v této práci byl získán při revizním výzkumu v letech 1980 – 1983 Horáčkem.

Metodika

1. Použitý materiál:

Jako srovnávací recentní materiál bylo použito 23 lebek, 1 rostrum a 24 mandibul druhu *P. auritus* a 20 lebek, 2 rostra a 22 mandibul druhu *P. austriacus* ze sbírek Národního muzea v Praze a sbírky PřF UK. 17 lebek a 17 mandibul druhu *P. kolombatovici*, 11 lebek a 11 mandibul poddruhu *P. macrobullaris macrobullaris* a 2 lebky a 2 mandibuly druhu *P. christii*, vše ze sbírek Národního muzea v Praze. 21 lebek a 20 mandibul poddruhu *P. macrobullaris alpinus* ze sbírek Ženevského muzea. 3 lebky a 3 mandibuly druhu *P. strelkovi* a 1 lebku a 1 mandibulu druhu *Corynorhinus towsendii* ze sbírek PřF UK.

Fosilní materiál fyzicky zpracováváný v rámci této studie zahrnoval celkem 839 položek (280 kraniálních a maxilární fragmentů, 423 mandibul resp. mandibulárních fragmentů a 136 izolovaných zubů). Početnostní zasatoupení těchto elementů v jednotlivých lokalitách podává Tab. 2.

Tab. 2: Přehled fosilního materiálu rodu *Plecotus* zpracovávaného v této práci

lokality	stáří	lebka	rostrum	maxila	mandibula	samostatný zub
Mixnitz	Q4	1	6	14	52	0
Belianská jaskyňa	Q4h	31	67	19	18	51
Dobšinská jaskyňa	Q4h	16	53		1	3
Niedzwiedzia	Q4h		6	10	20	7
Karlukovo	Q4h		1	6	34	6
Sovinec 12	Q4h	2	5		2	10
Sovinec	Q1		6	7	107	3
Žabia	Q1				17	15
Jizbáň	Q4h	1	4	3	28	24
Kateřinská j.	Q4h		4			
Koněprusy	Q3					
Koněprusy	Q2					
Koněprusy	Q1					
Javoříčko	MN17		4	7	43	9
Zkamenělý zámek	Q4			3		
Balcarka	Q4		2		17	
Studnisko I/1	Q1					
Studnisko 2	Q4h					

Mladeč	Q3		2	2
Lažánky	Q3		7	
Ochozská j.	Q4h		1	
Chlum 6. Sluj	Q1		5	
Kielniky	MN17		4	
Panska góra	MN17		2	
Podlesice	MN14		1	
Skalka A	Q2		2	
Suchomasty	MN10		2	3
Tuold	Q3		8	1
Urwista	MN17	2	44	2
Včeláre	Q1		5	
Žírany	Q1		1	

Dále jsem jako podklad pro standardizovanou morfometrickou analýzu použila rovněž nákres mandibuly druhu *P. crassidens* z lokality Deutsch Altenburg 12 (MN16/17) a fotografie publikované v deskriptivních studiích zabývajících se fosiliemi netopýrů rodu *Plecotus* (Woloszyn 1987; Topál 1989a, b). Konkrétně se jednalo o 1 úlomek maxily a 2 mandibuly druhu *P. atavus* z lokality Polgárdi 4 v Maďarsku, stáří MN13 (Topál 1989a). Holotyp druhu *P. crassidens* z lokality Betfia v Maďarsku, stáří Q1 (Topál 1989a). 1 rostrum druhu *P. crassidens* z lokality Beremend 17 v Maďarsku, stáří Q1 (Topál 1989a). Holotyp a paratyp druhu *P. pliocaenicus* z lokality Osztramos 9 v Maďarsku, stáří MN14 (Topál 1989a). Holotyp druhu *P. rabederi* z lokality Podlesice v Polsku, stáří MN14 (Woloszyn 1987). 2 mandibuly druhu *P. rabederi* z lokality Weze I v Polsku, stáří MN15 (Woloszyn 1987).

2. Zpracovávání fosilního materiálu

Fosilní nálezy bylo před začátkem vlastního výzkumu nutno očistit a přehledně uspořádat. Většina nálezů byla čištěna pomocí jemného štětce a vody, nánosy ze zubů pak pomocí špendlíku – u velké části materiálu tento postup stačil a nebylo potřeba nic víc. Drobné nečistoty byly případně odstraněny pod lupou. Největší problémy způsobovaly kusy zalité v sintru a podobných pevných vápenatých strukturách. Nejvíce se osvědčilo ponoření kusu na krátkou dobu do hodně zředěného roztoku octa a následné mechanické odstranění rozpouštějících se nánosů. Tento postup bylo někdy potřeba opakovat vícekrát. Nevýhodou tohoto postupu je, že ocet změkčuje také kost, a proto se musely nálezy velmi pečlivě vypláchnout, aby se předešlo jejich zničení. Několik málo kusů se pořádně očistit nepodařilo, neboť další mechanické zásahy by vedly k jejich rozpadu. Samozřejmě se tím zhoršila také kvalita pořízených fotografií a některé znaky nebylo možné z nich určit.

Očištěné a usušené nálezy byly poté pomocí plastické hmoty nalepeny do krabiček a očíslovány. Výhodou použití plastické hmoty je, že z ní mohou být kusy v případě potřeby kdykoliv vyjmuty a znovu nalepeny. Takto byly zpracovány všechny nálezy, i ty, které se pro pozdější práci ukázaly nepoužitelné. Proto v datové tabulce (v příloze) čísla jednotlivých kusů na sebe vždy nenavazují – vynechaný je právě nepoužitelný materiál.

Recentní materiál byl očištěn mechanicky a v případě neočíslovaných kusů (tj. těch, které nepocházely z muzea) pojmenován podle lokalit a druhu.

Kusy zapůjčené z muzeí nebyly nijak čištěny a číslovány byly podle jejich muzejních označení.

Všechna data o lokalitě, druhu, stáří, typu nálezu (lebka, rostrum, maxila, mandibula, zub) a jeho číslu, popř. další doplňují údaje, byly zapsány do tabulky. Pro označování zubů bylo použito lomítka, tj. C1/ je horní špičák, C/1 dolní špičák. Pro každý kus také existuje kód, který označuje jeho stáří (u fosilních), lokalitu, číslo a případně druh. Např. Q4hBel_1 je 1. kus z lokality Belianská jaskyňa, stáří Q4, PaurCZ_1 je 1. *P. auritus* z ČR, recentní.

Tato tabulka sloužila pro zapisování dat.

3. Fotografování materiálu

Očištěné a očíslované lebky byly foceny pomocí digitálního stereomikroskopu Olympus SZX 12 s připojeným digitálním fotoaparátem a programů DP Manager a DP Controller. Nastavení bylo následující: ISO 400, spot 1% u lebek a 0,1% u mandibul, osvětlení 5C, kruhové osvětlení podle potřeby (především celé, někdy i $\frac{1}{2}$ nebo $\frac{1}{4}$), rozlišení 4080*3072 pixelů. Materiál byl focen na světlé podložce a bez použití clony, neboť fotografie s clonou byly málo kontrastní. Fotografie byly ukládány ve formátu jpg v nejvyšším možném rozlišení (4080 x 3072 pixelů).

Každá lebka byla focena v 8 a každá mandibula v 9 standardizovaných pohledech. K nastavení foceného kusu do správné polohy sloužila jako podkladový materiál plastická hmota. Počtu 8 a 9 pohledů bylo možné dosáhnout pouze v případě, že se jednalo o dobře zachovalý materiál, což byl u fosilií často problém. Počet fotografií se pak samozřejmě snižoval.

Výčet použitých pohledů, jejich označení a použité zvětšení udává tabulka 3.

Tab. 3. Označení, zvětšení a popis fotografovaných pohledů.

zkratka	focení objekt	pohled	zvětšení
celkA	lebka celkově	ventrální	10x
celkB	lebka celkově	laterální	10x
celkC	lebka celkově	dorsální	10x
mxA	maxila	okluzní	25x
mxB	maxila	labiální	25x
M13	svrchní moláry	linguální	45x
P4	svrchní I, C, P	linguální	45x
M1	svrchní M1	sensu Polly (Polly et al. 2005)	45x
mdA	zubní řada	okluzní	20x
mdB	mandibula celkově	labiální	12,5x
mdC	mandibula celkově	linguální	12,5x
mdM13	spodní moláry	linguální	45x
mdPCI	spodní I, C, P	linguální	45x
mdM13kol	spodní moláry	okluzní	45x
mdPCIkol	spodní I, C, P	okluzní	45x
mdP4	spodní P4	labiální	45x
mdM1	mandibula	sensu Polly (Polly et al. 2005)	45x

4. Měření

Mnou získané fotografie jednotlivých kusů byly dále zpraovávány technikami analýzy obrazu v program TPSdig. Používala jsem jednotnou techniku kontrolní kalibrace s využitím kalibračních měřítek jednotlivých zvětšení pořízených jako fotografie jednotného objektivního mikrometru. V programu byl vždy přednastaven automatický přepočet naměřených hodnot na milimetry právě pomocí vyfoceního měřítka.

Všechny rozměry byly měřeny pomocí funkce „Make linear measurements“. Pokud se při měření vycházelo víckrát ze stejného bodu, byl označen červenou tečkou. Tím bylo zabezpečeno, že budu měřit co nejpřesněji ze stejného místa.

Po poradě se školitelem jsme se rozhodli zjišťovat celkem 88 rozměrů. Jednalo se o 24 měření celé na lebce, 5 rozměrů mandibuly, 16 vzájemných vzdáleností zubů od sebe (7 na horní a 9 na dolní čelisti) a 43 rozměrů samotných zubů (20 na horní a 23 na dolní čelisti). Všechny zjišťované rozměry jsou znázorněny v příloze XY.

Následující výčet obsahuje vždy zkratku použitou pro rozměr a popis daného rozměru.

kraniální znaky:

LCr – délka lebky

VN1 – výška neurocrania

VN2 – výška neurocrania s tympanickou bulou

VZ – výška os zygomaticus v nejvyšším místě

VO – vzdálenost spodního okraje orbity a hrany maxily na úrovni poloviny M2/

VInf – vzdálenost spodního okraje foramen infraorbitale a hrany maxily na úrovni P4//M1/

LCb – condylobasální délka

CC/ – šířka rostra v úrovni C1/, pohled celkA

P44/ – šířka rostra v úrovni P4/

M33/ – šířka rostra v úrovni M3/

LP1 – délka ústního patra

LP2 – délka ústního patra po úroveň posteriorního konce M3/

LaP1 – šířka ústního patra na jeho posteriorním konci

LaP2 – šířka ústního patra na úrovni posteriorního konce M3/

LaZ – zygomatická šířka

LaM – vzdálenost mezi processi mastoidei

LBul – délka tympanické buly

LaBul – šířka tympanické buly

LaN – šířka neurocrania v nejširším bodě

LaI – šířka v orbitálním zúžení

LaLaC – vzájemná vzdálenost výběžků processus lacrimalis

LaInf – vzájemná vzdálenost foramen infraorbitale

LaNa – šířka nasálního vykrojení

Lna – délka nasálního vykrojení

maxilární znaky:

IM3/ – vzdálenost proximální hrany I1/ a distální hrany M3/

CM3/ – vzdálenost proximální hrany C1/ a distální hrany M3/

P4/M3/ – vzdálenost proximální hrany P4/ a distální hrany M3/

M1/M3/ – vzdálenost proximální hrany M1/ a distální hrany M3/

M2/M3/ – vzdálenost proximální hrany M2/ a distální hrany M3/

P4/M1/ – vzdálenost proximální hrany P4/ a distální hrany M1/

M1/M2/ – vzdálenost proximální hrany M1/ a distální hrany M2/

znaky na svrchních zubech:

LI1/, LI2/, LC1/, LP2/, LP4/, LM1/, LM2/, LM3/ - délky I1/ až M3/

LaI1/, LaI2/, LaC1/, LaP2/ - šířky I1/ až P2/

La1P4/ - přímá šířka P4/ (viz obr. příloha XX)

La2P4/ - šikmá šířka P4/

La1M1/, La1M2/, La1M3/ – paraconová šířka M1/ až M3/

La2M1/, La2M2/, La2M3/ – metaconová šířka M1/ až M3/

mandibulární znaky:

Lmd – délka mandibuly

CrH – výška processus coronoideus

Vmd/2 – výška čelisti v úrovni poloviny M/2

LSymf – výška symfýzy mandibuly (měřitelná jen u kusů, u nichž je mandibula rozpadlá v symfýze na dvě poloviny)

LaSymf – šířka symfýzy mandibuly (platí stejná podmínka jako u LSymf)

I/1M/3 – vzdálenost proximální hrany I/1 a distální hrany M/3

C/1M/3 – vzdálenost proximální hrany C/1 a distální hrany M/3

P/4M/3 – vzdálenost proximální hrany P/4 a distální hrany M/3

M/1M/3 – vzdálenost proximální hrany M/1 a distální hrany M/3

M/2M/3 – vzdálenost proximální hrany M/2 a distální hrany M/3

C/1P/4 – vzdálenost proximální hrany C/1 a distální hrany P/4

P/2P/3 – vzdálenost proximální hrany P/2 a distální hrany P/3

P/4M/1 – vzdálenost proximální hrany P/4 a distální hrany M/1

M/1M/2 – vzdálenost proximální hrany M/1 a distální hrany M/2

znaky na spodních zubech:

LI/1, LI/2, LI/3, LC/1, LP/2, LP/3, LP/4, LM/1, LM/2, LM/3 – délky I/1 až M/3

LaI/1, LaI/2, LaI/3, LaC/1, LaP/2, LaP/3, LaP/4 – šířky I/1 až P/4

LaTrM/1, LaTrM/2, LaTrM/3 – trigonidové šířky M/1 až M/3

LaTaM/1, LaTaM/2, LaTaM/3 – talonidové šířky M/1 až M/3

Údaje byly zapisovány do připravené tabulky (viz výše). Při zapisování rozměrů bylo využito nejprve standardní označení alveolárních rozměrů, tj. závorkou. Posléze bylo nutné kvůli potížím s Microsoft Excel přejít na barevné značení. Černě byl označen rozměr zub-zub, červeně alveol-alveol, modře zub-alveol, zeleně alveol-zub.

Dále bylo spočítáno 30 (17 na lebce a 13 na mandibule) indexových proměnných, tj. poměrů různých rozměrů. Jednalo se o následující poměry (pouze zkratkou, vysvětlení viz výše):

M33/ / LCb, CC/ / M33/, LP2 / LCb, LaI / LaInf, LaN / LaZ, LaI / LaN, CM3/ / IM3/ P4/M3/ / CM3/, M1/M3/ / CM3/, CM3/ / LCb, LM3/ / M1/M3/, LaC1/ / LC1/,
LaP2/ / LP2/, La1P4/ / La2P4/, La1M1/ / La2M1/, LM3/ / La1M3, La2M3/ / La1M3/, CrH / Lmd, LaSymf / LSymf, C/1M/3 / I/1M/3, P/2P/3 / C/1P/4, M/1M/3 / C/1M/3, LM/3 / M/1M/3, LaC/1 / LC/1, LaP/2 / LP/2, LaP/3 / LP/3, LaP/4 / LP/4, LaTaM/1 / LaTrM/1, LaTaM/2 / LaTrM/2, LaTaM/3 / LaTrM/3.

5. Nemetrické (fenetické) znaky

Kromě nejrůznějších rozměrů jednotlivých kusů (viz výše) byly také hodnoceny nemetrické znaky. K tomu sloužily fotografie objektů, především ty s větším rozlišením. Po prohlídce velkého množství exemplářů a byly stanoveny nejrozdílnější podoby znaku, a označeny 1 a 5. Každému znaku byla pak u každého kusu přiřazena hodnota od 1 do 5, a to takto:

1 = 1. extrém

2 = blíže k 1

3 = střed

4 = blíže k 5

5 = 2. extrém

Výjimku tvoří znaky, u kterých se počítalo množství – např. znak Fmen2, označující počet foramen mentale. U těchto znaků se jejich hodnota rovná počtu daných struktur.

Pro usnadnění práce vznikl v programu PowerPoint katalog všech fenetických znaků. Zde je na zřetelné fotografii označena zkoumaná struktura a její podoba přiřazená hodnotám 1, 3 a 5. Tento katalog lze shlédnout na DVD v příloze a v podobě zmenšených panelů také v příloze 2.

Použito bylo celkem 102 fenetických znaků, z toho 10 na lebce, 38 na svrchních zubech a 10 na mandibule a 44 na spodních zubech. Kromě toho ještě 7 proměnných, které jsou vždy součty několika spolu souvisejících znaků. Zkratku pro každý znak, zkoumanou strukturu, popis znaku a použitý pohled uvádí následující tabulka (Tab.4.):

Tab. 4: Přehled nemetrických fenetických znaků sledovaných v rámci práce

zkratka	struktura	znak	pohled
Flac1	lacrymální hřeben	frontální extenze	celkC
Flac2	lacrymální hřeben	úhel k sagitální rovině	celkC
Flac3	lacrymální hřeben	laterální výběžek	celkC
Fyzz1	zygomatický oblouk	výška	celkB
Fyzz2	zygomatický oblouk	disproporční zesílení	celkB
Finf1	foramen infraorbitale	pozice distálního okraje (vůči P4/ - M1/)	mxB
Finf2	foramen infraorbitale	pozice spodního okraje	celkB
Finf3	foramen infraorbitale	tvar (plochý, otvor)	celkB
Finf4	foramen infraorbitale	velikost	celkB
Forb	orbita	pozice předního okraje (vůči P4/ - M1/)	mxB
Fi1u1	I1/	relativní velikost distálního cuspu	P4
Fi1u2	I1/	úroveň integrace hlavního a distálního cuspu	P4
Fi2u1	I2/	relativní výška (vůči I1/)	celkB
Fi2u2	I2/	pozice nejdelší osy zubu vůči ose zubní řady	celkA
Ficu	I-C diastema	relativní velikost	celkB
Fc1u1	C1/	prohnutí labiálního cingula	mxB
Fc1u2	C1/	mesiální stěna hrotu v laterálním pohledu	mxB
Fc1u3	C1/	symetrie hrotu v laterálním pohledu	mxB
Fc1u4	C1/	prohnutí distální hrany v laterálním pohledu	mxB
Fp2u1	P2/	pozice vůči labiálnímu okraji zubní řady	celkA

Fp2u2	P2/	relativní velikost v okluzním pohledu	celkA
Fp2u3	P2/	hrotitost (v labiálním pohledu)	mxB
Fp2u4	P2/	relativní velikost v labiálním pohledu	mxB
Fp4u1	P4/	mesiální výběžek cingula	P4
Fp4u2	P4/	prohnutí mesiální strany zubu	P4
Fp4u3	P4/	mesiopalatální hrot	P4
Fp4u4	P4/	prohnutí distální strany zubu	P4
Fp4u5	P4/	talon	P4
Fp4u6	P4/	celková robustnost	P4
Fm1u1	M1/	prohnutí distálního okraje zubu	M13
Fm1u2	M1/	zesílení cingula v hypoconové oblasti	M13
Fm1u3	M1/	pozice protoconu	M13
Fm1u4	M1/	tvar protoconového komplexu (okluzně)	mxA
Fm1u5	M1/	transcrista	M13
Fm1u6	M1/	výška protoconového komplexu pod metaconem	M13
Fm1u7	M1/	pozice mesostylu	M13
Fm1u8	M1/	velikost metaconového záhybu	M13
Fm2u1	M2/	prohnutí distálního okraje zubu	M13
Fm2u2	M2/	zesílení cingula v hypoconové oblasti	M13
Fm2u3	M2/	pozice protoconu	M13
Fm2u4	M2/	tvar protoconového komplexu (okluzně)	mxA
Fm2u5	M2/	transcrista	M13
Fm2u6	M2/	výška protoconového komplexu pod metaconem	M13
Fm2u7	M2/	pozice mesostylu	M13
Fm2u8	M2/	velikost metaconového záhybu	M13
Fm3u1	M3/	úhel metaconového hřebena vůči mesiální hraně zubu	M13
Fm3u2	M3/	mesiodistální komprese zubu	M13
Fm3u3	M3/	relativní velikost vůči M2/	M13
Fmen1	foramen mentale	pozice (vůči C/1 - P/4)	mdB
Fmen2	foramen mentale	počet otvorů	mdB

Fmen3	foramen mentale	velikost	mdB
Fama	angulus mandibulae	úroveň prohnutí (vůči ventrální hraně čelisti)	mdB
Fram1	ramus mandibulae	hrotitost processus coronoideus	mdB
Fram2	ramus mandibulae	prohnutí dorsální hrany mezi proc. coronoideus a proc. articularis	mdB
Fram3	ramus mandibulae	úhel kraniální hrany vůči ventrální hraně čelisti	mdB
Fang1	processus angularis	celková mohutnost	mdB
Fang2	processus angularis	symetrie stran	mdB
Fang3	processus angularis	tvar zakončení	mdB
Fil1	I inf	míra překryvu	mdPCIkol
Fil2	I inf	velikostní poměr jednotlivých řezáků - míra asymetrie	mdPCIkol
Fi211	I/2	velikost vnitřního hrbolku	mdPCIkol
Fi311	I/3	počet hrbolků	mdPCIkol
Fc111	C/1	okluzní profil	mdPCIkol
Fc112	C/1	mesiální stěna hrotu v linguálním pohledu	mdPCI
Fc113	C/1	distální hrana hrotu v linguálním pohledu	mdPCI
Fc114	C/1	prohnutí labiálního cingula	mdB
Fc115	C/1	mesiální hrot cingula	mdPCI
Fc116	C/1	distální výběžek cingula	mdPCI
Fp211	P/2	relativní výška vůči P/4 (labiálně)	mdP4
Fp212	P/2	cingulum z labiální strany	mdP4
Fp311	P/3	relativní velikost vůči P/2 (okluzně)	mdPCIkol
Fp312	P/3	relativní výška vůči P/2 (labiálně)	mdP4
Fp313	P/3	míra komprese	mdPCIkol
Fp314	P/3	překryv s P/2	mdPCI
Fp411	P/4	relativní výška vůči C/1 (labiálně)	mdB
Fp412	P/4	tvar labiálního cingula	mdPCIkol
Fp413	P/4	velikost mesiálního hrbolku	mdPCIkol
Fp414	P/4	pozice mesiálního hrbolku	mdPCIkol
Fp415	P/4	distální okraj zubu	mdP4
Fp416	P/4	prohnutí linguálního cingula	mdPCI

Fp417	P/4	prohnutí labiálního cingula	mdP4
Fp418	P/4	výška labiálního cingula	mdP4
Fm111	M/1	relativní výška entoconidu (vůči talonidu)	mdM13
Fm112	M/1	prohnutí linguální báze zubu	mdM13
Fm113	M/1	linguální cingulum trigonidu	mdM13
Fm114	M/1	labiální cingulum trigonidu	mdB
Fm115	M/1	poměr sklonu mesiální hrany paraconidu a distální hrany talonidu	mdM13
Fm116	M/1	průběh protoscristidu (linguálně)	mdM13
Fm211	M/2	relativní výška entoconidu (vůči talonidu)	mdM13
Fm212	M/2	prohnutí linguální báze zubu	mdM13
Fm213	M/2	linguální cingulum trigonidu	mdM13
Fm214	M/2	labiální cingulum trigonidu	mdB
Fm215	M/2	poměr sklonu mesiální hrany paraconidu a distální hrany talonidu	mdM13
Fm216	M/2	průběh protoscristidu (linguálně)	mdM13
Fm217	M/2	velikost hypoconulidu	mdM13
Fm311	M/3	relativní výška entoconidu (vůči talonidu)	mdM13
Fm312	M/3	prohnutí linguální báze zubu	mdM13
Fm313	M/3	linguální cingulum trigonidu	mdM13
Fm314	M/3	labiální cingulum trigonidu	mdB
Fm315	M/3	poměr sklonu mesiální hrany paraconidu a distální hrany talonidu	mdM13
Fm316	M/3	průběh protoscristidu (linguálně)	mdM13
Fm317	M/3	velikost hypoconulidu	mdM13
Fred_max	Fi1u2+Fp2u2 +Fm3u3	redukce svrchních zubů	
Fred_man	Fp211+Fp311+Fp312	redukce spodních zubů	
Fcing	Fp416+Fp417+Fm112+F m212+Fm312	prohnutí cingula	
Fcusp	Fp4u1+Fp4u3+Fp4u6 +Fm1u2+Fm2u2	přídavné cuspy	

Fund	Fp4u4+Fm1u1 +Fm2u1	undulace distální hrany zubu
Ftal	Fm111+Fm211 +Fm311	redukce talonidu
Fproh	Fm116+Fm216+Fm316	prohnutí trigonidu

6. Vyhodnocování získaných dat

6.1. Popis jednotlivých recentních druhů a fosilních populací

U všech recentních i fosilních populací byly spočítány pomocí programu Statistika 8 základní statistické hodnoty, a to konkrétně N, průměr, minimum, maximum, modus, medián, variance, koeficient variance, standardní odchylka, skeweness a kurtosis (viz Příloha 3 a 4). Srovnáváním jejich hodnot a pomocí t-testu byly stanoveny znaky, ve kterých se odlišují jednotlivé recentní druhy, na fotografiích bylo ověřeno, zda jsou tyto odlišnosti opravdu zřejmé (vše je popsáno ve výsledcích, část 1.1). Podobně jsem postupovala u větších fosilních populací, kde bylo srovnání pomocí statistiky možné. Tyto byly porovnávány především s druhem *P. auritus* a formou *P. abeli*. U fosilních populací, kde pro malé množství jednotlivých kusů nebo pro jejich špatný stav takovýto postup možný nebyl, byly srovnávány přímo jednotlivé rozměry a fotografie s “typickými“ zástupci recentních druhů a *P. abeli*.

V.6.2. Statistické zpracování

Pro statistické výpočty byl použit program Statistika 8. Vstupním krokem následných analýz byl výpočet základní deskriptivní statistik pro všechny proměné a všechny výběrové soubory (srv. Příloha 3 a 4). (A) Základní technikou konfirmační analýzy bylo ověřování významnosti rozdílu jednotlivých výběrových souborů párovým t-testem. Takto byly např. hodnoceny odlišnosti jednotlivých recentních druhů a také odlišnosti fosilních populací od těchto taxonů. Tabele přehled výsledných hodnot se zvýrazněnými signifikantními hodnotami ($p < 0,01$) je v příloze NN na přiloženém CD. (B) ANOVA: Analýza variance byla využita pro ověření důležitosti druhu jako zásadního faktoru při vysvětlování variability znaků u recentních taxonů. Zde byly do analýzy zahrnuty všechny znaky kromě LSymf, LaSymf a jejich poměru (které nebyly u naprosté většiny recentních taxonů měřitelné) a Fmen2, který nevykazoval žádnou variabilitu.

U fosilních populací byla pomocí ANOVA zjišťována míra vlivu lokality, jejího stáří a velikosti souboru na charakter variační poměrů. Velikost souboru byla kategorisována do 4 skupin: do 10, 10 – 50, 50 – 100, nad 100. (C) Korelační a shluková analýza (vesměš UPGMA, 1-r) byla použita při zkoumání vztahů a vazeb jednotlivých znaků u jednotlivých druhů a větších populací - výsledný vzor byl použit rovněž pro mezidruhová resp. mezipopulační srovnání. Analogickými technikami byly hodnoceny vztahy mezi poměry jednotlivých populací. Při zjišťování vazeb znaků musely být vynechány všechny, které se nevyskytovaly v dané populaci alespoň u 2 nálezů, analýza byla počítána pomocí nahrazení průměrem. Pro výpočet vzdálenosti populací byly použity průměry všech znaků, které se vyskytovaly u všech analyzovaných populací. Tento výpočet byl proveden zvlášť pomocí kraniálních a mandibulárních znaků a kombinace obou.

Populace analyzované pomocí kraniálních znaků: *P. auritus*, *P. austriacus*, *P. m. macrobullaris*, *P. m. alpinus*, *P. kolombatovici*, typová série *P. abeli*, Belianská j., Dobšinská j., Niedzwiedzia, Karlukovo, Sovinec 12, Sovinec, Jizbáň, Javoříčko. Použité znaky: VO, VInf, P44/, LP2, LaP2, LaI, LaLac, LaInf, LaNa, Lna, P4/M3/, M1/M3/, M2/M3/, P4/M1/, M1/M2/, LP4/, La1P4/, La2P4/, LM1/, La1M1/, La2M1/, LM2/, La1M2/, La2M2/, LM3/, La1M3/, La2M3/, Flac1, Flac2, Finf1, Finf2, Finf3, Finf4, Forb, Fp4u1, Fp4u2, Fp4u3, Fp4u4, Fp4u5, Fp4u6, Fm1u1, Fm1u2, Fm1u3, Fm1u4, Fm1u5, Fm1u6, Fm1u7, Fm1u8, Fm2u1, Fm2u2, Fm2u3, Fm2u4, Fm2u5, Fm2u6, Fm2u7, Fm2u8, Fm3u1, Fm3u2, Fm3u3.

Populace analyzované pomocí mandibulárních znaků: *P. auritus*, *P. austriacus*, *P. m. macrobullaris*, *P. m. alpinus*, *P. kolombatovici*, typová série *P. abeli*, Belianská j., Niedzwiedzia, Karlukovo, Sovinec, Jizbáň, Javoříčko, Urwista, Koněprusy (Q2). Použité znaky: Lmd, CrH, Vmd/2, P/4M/3, M/1M/3, M/2M/3, P/4M/1, M/1M/2, LP/4, LaP/4, LM/1, LaTrM/1, LaTaM/1, LM/2, LaTrM/2, LaTaM/2, LM/3, LaTrM/3, LaTaM/3, Fmen1, Fmen2, Fmen3, Fama, Fram1, Fram2, Fram3, Fang1, Fang2, Fang3, Fp4l2, Fp4l3, Fp4l4, Fp4l5, Fp4l6, Fp4l7, Fp4l8, Fm1l1, Fm1l2, Fm1l3, Fm1l4, Fm1l5, Fm1l6, Fm2l1, Fm2l2, Fm2l3, Fm2l4, Fm2l5, Fm2l6, Fm2l7, Fm3l1, Fm3l2, Fm3l3, Fm3l4, Fm3l5, Fm3l6, Fm3l7.

Populace analyzované pomocí kraniálních i mandibulárních znaků: *P. auritus*, *P. austriacus*, *P. m. macrobullaris*, *P. m. alpinus*, *P. kolombatovici*, typová série *P. abeli*, Belianská j., Niedzwiedzia, Karlukovo, Sovinec, Jizbáň, Javoříčko.

Použité znaky: LP2, LaP2, LaLac, LaInf, LaNa, P4/M3/, M1/M3/, M2/M3/, P4/M1/, M1/M2/, LP4/, La1P4/, La2P4/, LM1/, La1M1/, La2M1/, LM2/, La1M2/, La2M2/, LM3/, La1M3/, La2M3/, Lmd, CrH, Vmd/2, P/4M/3, M/1M/3, M/2M/3, P/4M/1, M/1M/2, LP/4, LaP/4, LM/1, LaTrM/1, LaTaM/1, LM/2, LaTrM/2, LaTaM/2, LM/3, LaTrM/3, LaTaM/3, La1P4/ /

La2P4/, La1M1/ / La2M1/, LM3/ / La1M3/, La2M3/ / La1M3/, CrH/Lmd, LM/3 / M/1M/3, LaP/4 / LP/4, LaTaM/1 / LaTrM/1, LaTaM/2 / LaTrM/2, LaTaM/3 / LaTrM/3, Finf1, Finf2, Finf3, Finf4, Fp4u1, Fp4u2, Fp4u3, Fp4u4, Fp4u5, Fp4u6, Fm1u1, Fm1u2, Fm1u3, Fm1u4, Fm1u5, Fm1u6, Fm1u7, Fm1u8, Fm2u1, Fm2u2, Fm2u3, Fm2u4, Fm2u5, Fm2u6, Fm2u7, Fm2u8, Fm3u1, Fm3u2, Fm3u3. Fmen1, Fmen2, Fmen3, Fama, Fram1, Fram2, Fram3, Fang1, Fang2, Fang3, Fp4l2, Fp4l3, Fp4l4, Fp4l5, Fp4l6, Fp4l7, Fp4l8, Fm1l1, Fm1l2, Fm1l3, Fm1l4, Fm1l5, Fm1l6, Fm2l1, Fm2l2, Fm2l3, Fm2l4, Fm2l5, Fm2l6, Fm2l7, Fm3l1, Fm3l2, Fm3l3, Fm3l4, Fm3l5, Fm3l6, Fm3l7.

(D) Diskriminační analýza: Analýza byla spočítána zvlášť pro znaky na lebce a zvlášť pro mandibulární znaky. Nejprve byly po 100 opakováních analýzy vybrány znaky, pomocí kterých je možné diskriminovat současné (pod)druhy *P. auritus*, *austriacus*, *macrobullaris alpinus*, *m. macrobullaris* a *kolombatovici*, byla spočtena analýza a vytvořen její graf. Každý recentní druh je v něm ohraničen polygonem (viz Výsledky, část 2.3.). Další fází byl pokus o získání vhodné kombinaci znaků pro diskriminaci recentních taxonů, které by se zároveň vyskytovaly hojně i ve fosilním materiálu. Vzhledem k špatnému stavu většiny fosilií a k tomu, že diskriminační znaky se nacházejí převážně na předních zubech (jež se nezachovávají), nebyla tato snaha úspěšná. Znaky použité pro analýzu kraniálních znaků recentních druhů: (casewise): LCr, CC/, LBul, LC1/, LP2/, LM3/, LM3 / La1M3/, Flac2, Flac3, Fi1u2, Fc1u3. Znaky použité pro analýzu mandibulárních znaků recentních druhů (casewise): Lmd, CrH, M/1M/3, LM/1, LaTaM/1, Fang1, Fang3, Fc1l2, Fc1l3, Fp4l6, Fp4l7, Fm3l2, Fm3l4.

Výsledky

1. Morfometrické charakteristiky recentních a fosilních populací

1.1 Popis a diskriminační kritéria recentních taxonů

Přehled základních biometrických statistik všech souborů (N, průměr, minimum, maximum, variance, coef.var., skewness, kurtosis) je v příloze 3.

1.1.A *Plecotus auritus*:

Lebka: Jedná se o celkově drobnější druh se subtilnějšími zuby. Délka lebky se pohybuje mezi 15,15 – 16,25 mm, LCb = 14,09 – 15,1 mm. Neurocranium je nízké (5,45 – 6,14 mm, včetně buly pak 6,8 – 7,48 mm), jeho šířka je 8,17 – 8,84 mm. Rostrum je relativně úzké (CC/ = 3,50 – 3,94 mm, P44/ = 4,48 – 5,19 mm, M33/ = 5,57 – 6,37mm). Lacrymální hřeben se přiklání směrem k sagitální rovině a jeho laterální výběžek je středně veliký. Nasální vykrojení je veliké (LNa = 1,92 – 2,36 mm, LaNa = 1,62 – 2,06 mm). Zygomatická šířka je 8,06 – 8,9 mm, zygomatický oblouk je středně vysoký a uprostřed je výrazně zesílený. Přední okraj orbity leží poměrně vzadu, cca na úrovni 1/3 M/1. Foramen infraorbitale má kruhový nebo mírně oválný tvar, jeho distální okraj zasahuje přibližně do úrovně poloviny M1/. Bula tympani je malá, její délka se pohybuje mezi 3,89 – 4,26 mm, čímž se tento druh výrazně liší od druhu *P. austriacus*.

Délka mandibuly je 9,48 – 10,44 mm, výška koronoidního výběžku 2,46 – 2,97 mm a je tupě zakončený. Processus angularis je široký s rovnými nebo mírně zvlněnými hranami a ke konci se mírně rozšiřuje. Foramen mentale se nachází pod P/2 nebo P/3, nikdy pod rozhraním C/1 / P/2. U dostupných kusů se nevyskytovalo víc otvorů foramen mentale.

Čelisti a zuby: Horní i dolní čelist je krátká: CM3/ = 5,08 – 5,53 mm, P4/M3/ = 3,87 – 4,21 mm, M1/M3/ = 3,03 – 3,42 mm, C/1M/3 = 5,39 – 5,88 mm, P/4M/3 = 4,12 – 4,47 mm, M/1M/3 = 3,54 – 3,74 mm, velmi malé jsou také vzdálenosti jednotlivých zubů, především M1/M2/ = 2,40 – 2,72 mm, C/1P/4 = 1,95 – 2,28 mm, P/2P/3 = 0,67 – 0,86 mm a M/1M/2 = 2,42 – 2,71 mm.

I1/ má dva hroty (druhý je výrazně nižší), které jsou od sebe odděleny zřetelnou rýhou. I2/ má pouze jeden hrot. Mezera mezi I2/ a C1/ je při bočním pohledu zřetelně viditelná. C1/ je malý (LC1/ = 0,89 – 1,01 mm), poměr jeho šířky a délky se pohybuje v rozmezí 0,78 – 0,93. Není výrazně prohnutý dozadu a jeho distální hrana má často patrné rozšíření v horní části. LP2/ se

pohybuje mezi 0,37 – 0,49 mm, LP4/ = 0,93 – 1,13 mm. Mesiální i distální hrana P4/ jsou prohnuté, talon nevýrazný. LM1/ je 1,19 – 1,42 mm a přibližně odpovídá paraconové šířce M1/ (1,18 – 1,37 mm). Distální okraj M1/ je mírně prohnutý, mesostyl dosahuje téměř po úroveň metaconového záhybu, protoconový komplex má v okluzním pohledu tvar zaobleného trojúhelníku. Distální hrana M2/ je mírně prohnutá až rovná, mesostyl je pod úrovní metaconového záhybu. M3/ je dlouhý (LM3/ = 0,63 – 0,74 mm) a úzký (La1M3/ = 1,31 – 1,56 mm), poměr jeho L/La se pohybuje mezi 0,44 – 0,51. Velmi důležitým znakem je, že metaconový hřeben M3/ je téměř vodorovný s mesiální hranou zubu.

Spodní incisivy se lehce taškovitě překrývají, I/1 je nejdrobnější, I/3 nejmohutnější a nejširší (LI/3 = 0,27 – 0,36 mm, LaI/3 = 0,40 – 0,50 mm). I/2 a I/3 mají výrazně rozšířenou korunku s vnitřním hrbolkem. C/1 je poměrně drobný (LC/1 = 0,66 – 0,85 mm, LaC/1 = 0,54 – 0,79 mm) s víceméně kruhovým průřezem (poměr La/L = 0,69 – 1,06). Není prohnutý směrem dozadu a jeho hrany jsou rovné. Premoláry jsou drobné (LP/2 = 0,42 – 0,57 mm, LP/3 = 0,30 – 0,41 mm, LP/4 = 0,65 – 0,85 mm) a málo redukované. P/2 sahá vždy nejméně do 2/3 výšky P/4 a P/3 sahá asi do 3/4 výšky P/2. Cingulum P/2 je z labiální strany oblé. Z linguální strany pak na cingulu P/2 i P/3 nikdy není přítomen distální výběžek směrem vzhůru, který je typický pro *P. macrobullaris*. P/3 není o mnoho menší než P/2, na okluzním pohledu má oválný tvar a poměr jeho šířky a délky je 1,1 – 1,5. Distální okraj P/4 je lehce protažený. Cingulum P/4 je mohutné, z linguální strany lehce prohnuté, z labiální strany oblé. Moláry jsou také poměrně drobné (LM/1 = 1,23 – 1,40 mm, LM/2 = 1,19 – 1,37 mm LM/3 = 1,06 – 1,23 mm). Linguální báze molárů je mírně prohnutá, na labiálním cingulu trigonidu M/1 a M/2 je patrný hrbol. Mesiální hrana trigonidu M/1 a M/2 je silně vypouklá, u M/3 může být i rovná. Talonid M/3 není příliš redukovaný, je téměř stejně široký jako trigonid (LaTrM/3 = 0,63 – 0,78 mm, LaTaM/3 = 0,54 – 0,68 mm, poměr talonid/trigonid = 0,74 – 0,97).

Hypoconulid M/2 a M/3 je zřetelně vyvinutý.

Klíčové diskriminační znaky:

PA1) malá bula tympani

PA2) druhý hrot I/1 výrazně menší než první, rýha mezi nimi výrazná

PA3) C1/ a C/1 drobné, neprohnuté dozadu

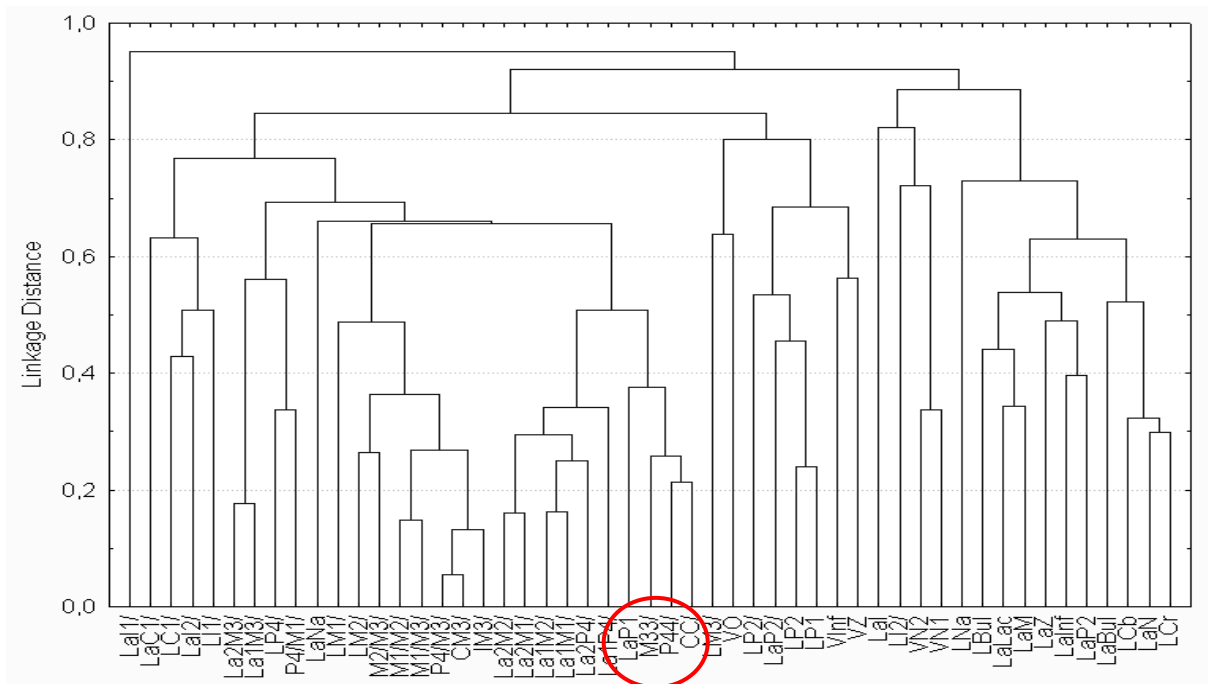
PA4) M3/ dlouhý, jeho metaconový hřeben téměř vodorovný s mesiální hranou zubu

PA5) processus angularis se ke konci rozšiřuje

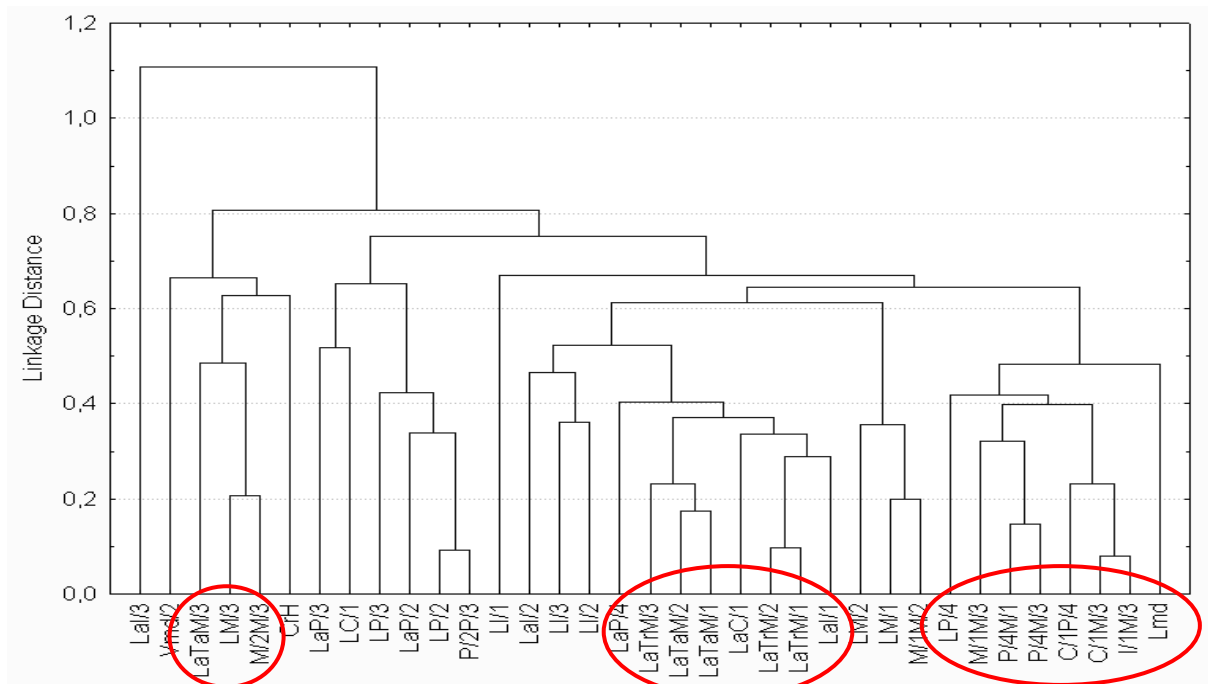
PA6) P/2 a P/3 téměř stejně veliké, jejich cingulum nemá distální výběžek směrem vzhůru

PA7) cingulum P/4 z labiální strany oblé nebo rovné

Variační struktura fenotypu a typické korelace:



VPA1



VPA2

VPA3

VPA4

VPA1) vztah šířkových charakteristik rostra a šířky ústního patra

VPA2) vztah délky a talonidové šířky M/3 a vzdálenosti M/2M/3

VPA3) vazba šířek spodních zubů

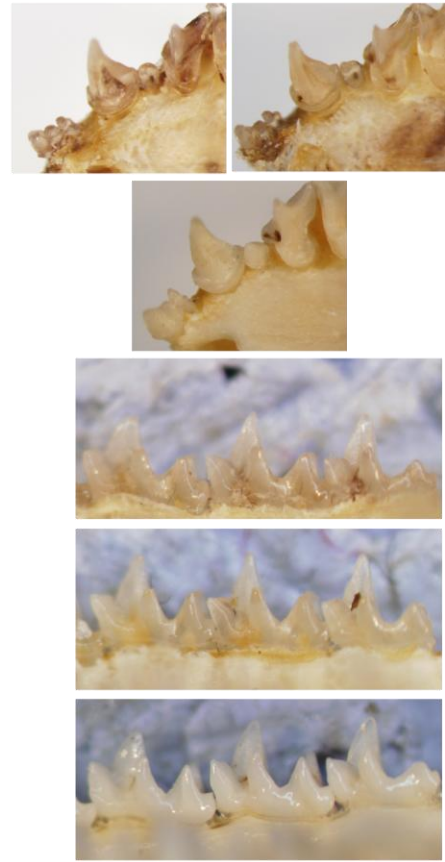
VPA4) vztah délkových charakteristik mandibuly a délky P/4

Typické tvarové charakteristiky (A) a extrémní fenotypy (B) *Plecotus auritus*:

A



B



1.1.B *Plecotus austriacus*:

Lebka: Lebka je celkově větší, zuby jsou masivnější než u druhu *P. auritus*. Délka lebky se pohybuje mezi 16,0 – 17,52 mm, LCr = 14,52 – 16,46 mm.

Výška neurocrania odpovídá druhu *P. auritus* (5,33 – 6,28 mm), díky odlišně velikosti buly se liší VN2 (7,32 – 8,1 mm). Rostrum je v poměru k lebce relativně útlé (CC/ = 3,74 – 4,14 mm, P44/ = 4,75 – 5,38 mm, M33/ = 5,82 – 6,66 mm), zygomatická šířka dosahuje 8,48 – 9,28 mm. Nasální vykrojení je malé (LNa = 1,74 – 2,24 mm, LaNa = 1,72 – 2,04 mm). Lacrymální hřeben je podobně utvářený jako u druhu *P. auritus*. Zygomatický oblouk je středně vysoký, zesílení v jeho středové části je méně výrazné než u druhu *P. auritus*. Orbia je oproti *P. auritus* posunuta poněkud více dopředu. Foramen infraorbitale má oválný tvar a jeho distální okraj zasahuje přibližně do úrovně 1/3 M/1. Bula tympani je mohutná, výrazně větší než u druhu *P. auritus* (4,37 – 4,82 mm).

Délka mandibuly je 9,75 – 11,53 mm, výška koronoidního výběžku se pohybuje mezi 2,83 – 3,51 mm a je ostřeji zakončený. Processus angularis je středně široký, jeho hrany jsou zvlněné a jeho zakončení je užší než u *P. auritus*. Otvor foramen mentale je vždy jeden, leží na úrovni P/2 nebo P/3.

Čelisti a zuby: Rozměry horní a dolní čelisti jsou: CM3/ = 5,41 – 6,29 mm, P4/M3/ = 4,12 – 4,70 mm, M1/M3/ = 3,33 – 3,72 mm, C/1M/3 = 5,85 – 6,75 mm, P/4M/3 = 4,28 – 5,06 mm, M/1M/3 = 3,69 – 4,29 mm, což je výrazně víc než u druhu *P. auritus*. Rovněž se liší vzdálenosti mezi zuby, v horní čelisti především M1/M2/ = 2,61 – 3,01 mm a v dolní čelisti C/1P/4 = 2,20 – 2,66 mm, P/2P/3 = 0,80 – 1,04 mm a M/1M/2 = 2,63 – 3,03 mm.

Vzhledem k rozměrům lebky jsou zuby poměrně malé, ale i tak v některých případech svou velikostí výrazně přesahují rozměry u druhu *P. auritus*. Horní incisivy jsou přibližně stejně veliké u obou druhů, avšak rýha oddělující dva hroty I1/ je nevýrazná a hroty jsou téměř stejně veliké. C1/ je větší než u *P. auritus* (LC1/ = 0,91 – 1,27 mm, LaC1/ = 0,72 – 1,06 mm), na průřezu je kulatý nebo mírně oválný (poměr La/L je 0,76 – 0,95) a je výrazně prohnutý směrem dozadu. Na distální hraně většinou není patrné žádné rozšíření. Premoláry jsou o něco delší než u *P. auritus* (LP2/ = 0,41 – 0,64 mm, LP4/ = 1,11 – 1,44 mm). Na P4/ je asi v 1/3 případů patrný mesiopalatální hrot. M1/ je výrazně delší (1,34 – 1,52 mm), jeho distální okraj je rovný a mesostyl dosahuje úrovně metaconového záhybu. Naopak M3/ svou délkou odpovídá rozměrům u *P. auritus*, ale je širší (1,43 – 1,69 mm), poměr šířka/délka je 0,40 – 0,50.

Spodní incisivy odpovídají svou velikostí druhu *P. auritus*. C/1 je výrazně větší (LC/1 = 0,82 – 0,95 mm, LaC/1 = 0,61 – 0,89 mm) s lehce oválným průřezem. Je prohnutý směrem dozadu. Distální výběžek jeho cingula je výrazně ohnutý směrem nahoru. Spodní premoláry jsou absolutně větší než u *P. auritus*, ale P/2 a P/3 jsou relativně redukovánější (LP/2 = 0,53 – 0,68 mm, LP/3 = 0,35 – 0,50 mm, LP/4 = 0,68 – 0,98 mm). P/3 má na průřezu kulatější tvar, poměr jeho šířky a délky se pohybuje mezi 0,96 – 1,40. V poměru k P/2 je menší, sahá asi do 2/3 výšky P/2. Distální okraj P/4 je protažený. Cingulum P/4 je užší, z linguální i labiální strany výrazněji prohnuté.

Spodní moláry jsou výrazně delší než u *P. auritus* (LM/1 = 1,36 – 1,56 mm, LM/2 = 1,30 – 1,52 mm, LM/3 = 1,14 – 1,32 mm). Hrbol na labiálním cingulu trigonidu molárů není výrazný nebo chybí, mesiální hrana trigonidu je jen lehce vypouklá nebo rovná. Šířka talonidu M/3 odpovídá šířce u *P. auritus* (0,50 – 0,70 mm), poměr šířky talonidu a trigonidu je 0,70 – 0,90. M/3 obvykle nemá dobře vyvinutý hypoconulid.

Klíčové diskriminační znaky:

PS1) dlouhá lebka a mandibula, velká bula tympani

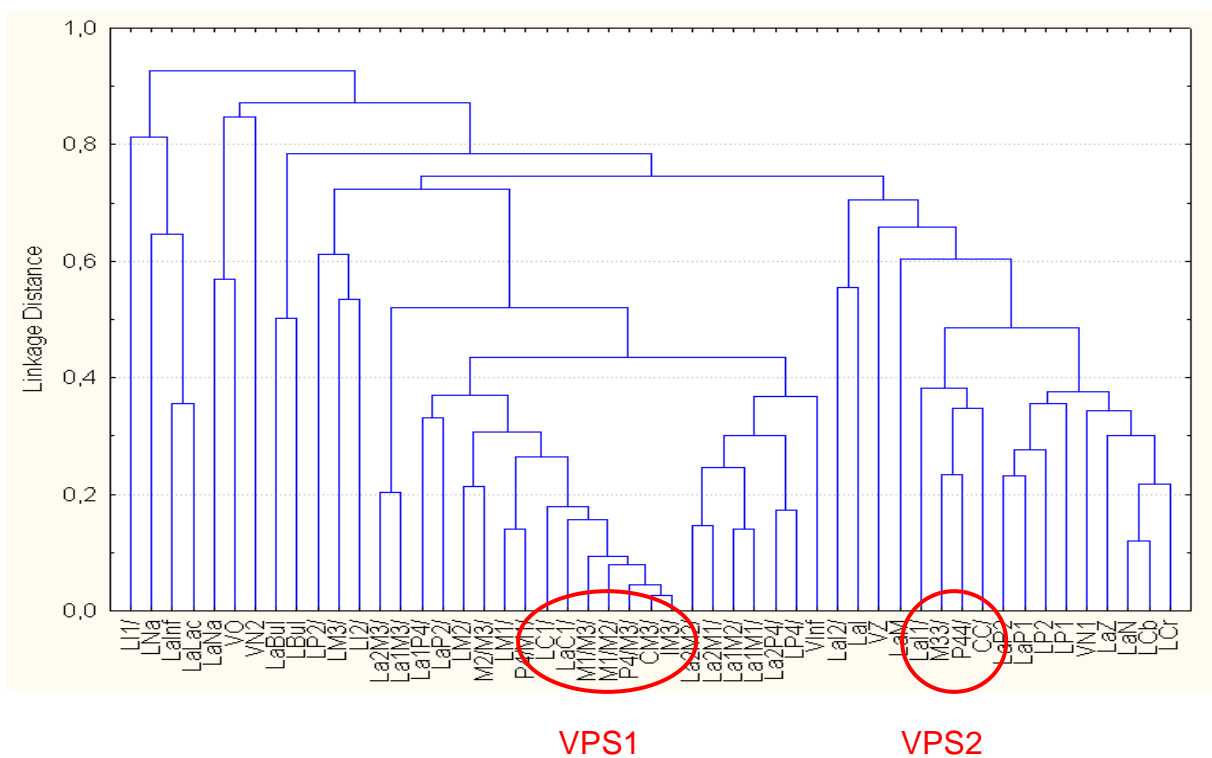
PS2) druhý hrot I/1 téměř stejně vysoký jako první, rýha mezi nimi nevýrazná

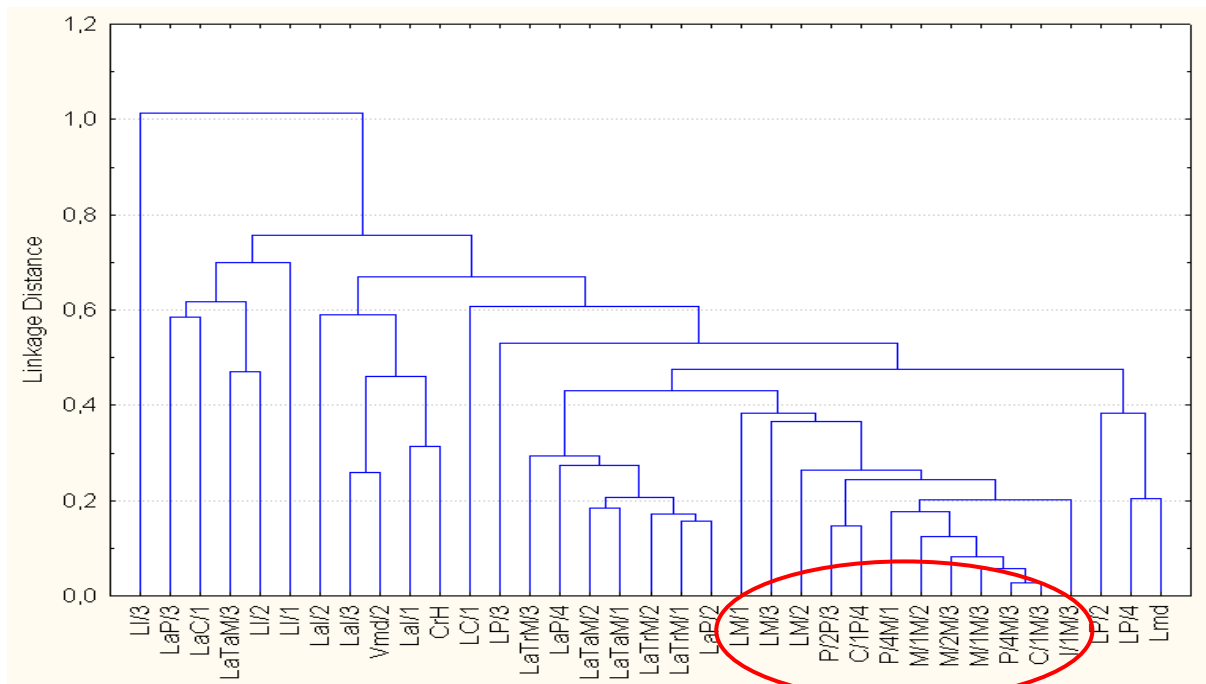
PS3) C1/ a C/1 mohutné, prohnuté dozadu

PS4) distální výběžek cingula C/1 ohnutý směrem nahoru

PS5) P/3 výrazně menší než P/2

Variační struktura fenotypu a typické korelace:





VPS3

VPS1) vztah délkových charakteristik maxily a rozměrů C1/

VPS2) souvislost šířkových rozměrů rostra a šířky I1/

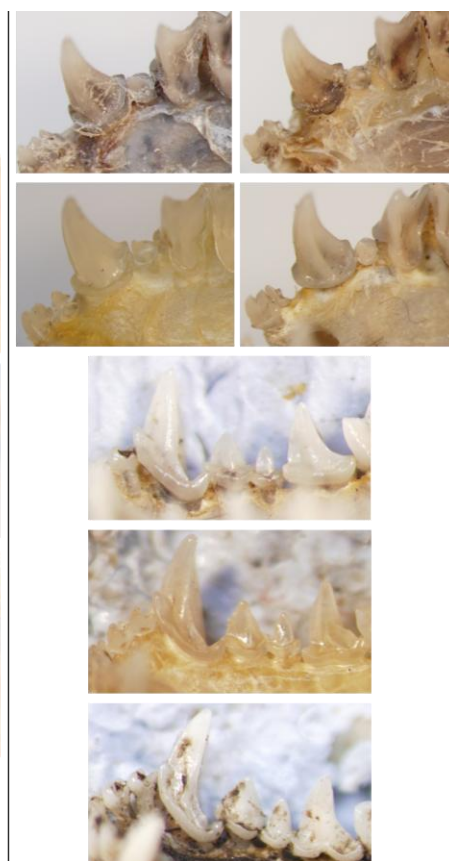
VPS3) souvislost délkových charakteristik mandibuly a délek molárů

Typické tvarové charakteristiky (A) a extrémní fenotypy (B) *P. austriacus*:

A



B



1.1.C *Plecotus macrobullaris alpinus*

Lebka: Svými rozměry se tento poddruh řadí mezi druhy *P. auritus* a *austriacus* a jeho znaky tvoří mozaiku vlastností obou těchto druhů. Délka lebky se pohybuje mezi 15,49 – 16,78 mm, LCB = 14,44 – 15,80 mm. Výška neurocrania odpovídá druhu *P. auritus* (5,54 – 6,24 mm), ale včetně buly je vyšší (7,08 – 7,92 mm). Rostrum je úzké (CC/ = 3,28 – 3,84 mm, P44/ = 4,22 – 4,99 mm, M33/ = 5,74 – 6,23 mm). Lacrymální hřeben je téměř vodorovný se sagitální rovinou. Zygomatická šířka odpovídá druhu *P. auritus* (8,18 – 8,78 mm), zygomatický oblouk je nižší a uprostřed velmi výrazně zesílený. Foramen infraorbitale svým tvarem a polohou odpovídá situaci u *P. auritus*, orbita je posunuta více dopředu. Bula tympani je větší než u *P. auritus*, ale menší než u *P. austriacus* (LBul = 4,13 – 4,65 mm).

Délkou mandibuly (9,64 – 10,76 mm) a výškou koronoidního výběžku (2,56 – 3,16 mm) spadá tento druh také mezi *P. auritus* a *austriacus*. Koronoidní výběžek je tupě zakončený. Processus angularis je široký s rovnými nebo mírně zvlněnými hranami, ke konci se nerozšiřuje. Foramen mentale se nachází pod P/2 nebo P/3, v jednom případě se vyskytly tři otvory foramen mentale.

Čelisti a zuby: Horní i dolní čelist se výrazněji liší od druhu *P. auritus* především rozměry CM3/ = 5,25 – 5,78 mm, P4/M3/ = 3,99 – 4,37 mm, C/1M/3 = 5,74 – 6,39 mm a P/4M/3 = 4,22 – 4,73 mm, zatímco M1/M3/ = 3,12 – 3,47 mm a M/1M/3 = 3,57 – 3,96 mm, což se již blíží rozměrům *P. auritus*. Větší jsou vzdálenosti C/1P/4 (2,19 – 2,54 mm) a P/2P/3 (0,82 – 1,00 mm).

Velikost horních incisivů odpovídá stavu u *P. auritus*, ale rýha mezi dvěma hroty I1/ je méně patrná. C1/ je výrazně delší (0,92 – 1,15 mm), ale jeho šířka (0,70 – 0,90 mm) odpovídá druhu *P. auritus*. To znamená, že zub má oválný tvar a poměr jeho šířky a délky dosahuje jen 0,69 – 0,88. Je více prohnutý dozadu a jeho distální hrana nemá patrné rozšíření v horní části. P2/ je větší (LP2/ = 0,43 – 0,54 mm, LaP2/ = 0,48 – 0,56 mm), P4/ je stejně veliký jako u *P. auritus* (LP4/ = 0,93 – 1,15 mm), jeho mesiální i distální hrana jsou silně prohnuté, talon je výraznější. Zatímco LM1/ je větší než u *P. auritus* (1,30 – 1,46 mm), LM2/ je stejná (1,21 – 1,40 mm) a LM3/ je kratší (0,60 – 0,71 mm). Distální okraj M1/ je téměř rovný, mesostyl dosahuje těsně pod úroveň metaconového záhybu. Distální hrana M2/ je mírně konvexní, mesostyl je výrazně pod úrovní metaconového záhybu. M3/ je širší (La1M3/ = 1,36 – 1,61 mm), poměr jeho délky a šířky se pohybuje mezi 0,39 – 0,47. Její metaconový hřeben svírá ostrý úhel s mesiální hranou zubu.

Spodní incisivy jsou poněkud mohutnější než u *P. auritus*, především se liší délka I/3 (0,33 – 0,40 mm). Situace u C/1 je podobná jako u C1/, je opět delší, ale stejně široký (LC/1 = 0,76 – 0,93 mm, LaC/1 = 0,58 – 0,77 mm, poměr La/L = 0,63 – 0,93). Je prohnutější dozadu než u *P. auritus*, ale méně než u *P. austriacus*. Jeho cingulum je stočeno na mesiálním i distálním okraji výrazně nahoru. Premoláry jsou poněkud delší než u *P. auritus*, především P/3 (0,36 – 0,49 mm). P/2 je nižší, dosahuje do 2/3 P/4. Jeho labiální cingulum má tvar obráceného písmene V. P/3 má kulatější tvar, poměr jeho šířky a délky je 0,91 – 1,33. Linguální cingulum P/2 i P/3 vybíhá distálně výrazně směrem vzhůru. Tvar P/4 odpovídá situaci u *P. auritus*, ale cingulum je užší a z labiální strany rovné nebo lehce prohnuté. M/1 a M/2 jsou delší (LM/1 = 1,29 – 1,48 mm, LM/2 = 1,23 – 1,41 mm), M/3 odpovídá svou velikostí situaci u *P. auritus* (LM/3 = 1,06 – 1,26 mm), je mírně redukovánější. Hrbol na labiálním cingulu trigonidu molárů není výrazný nebo chybí.

Klíčové diskriminační znaky:

PL1) oválný průřez C1/ a C/1

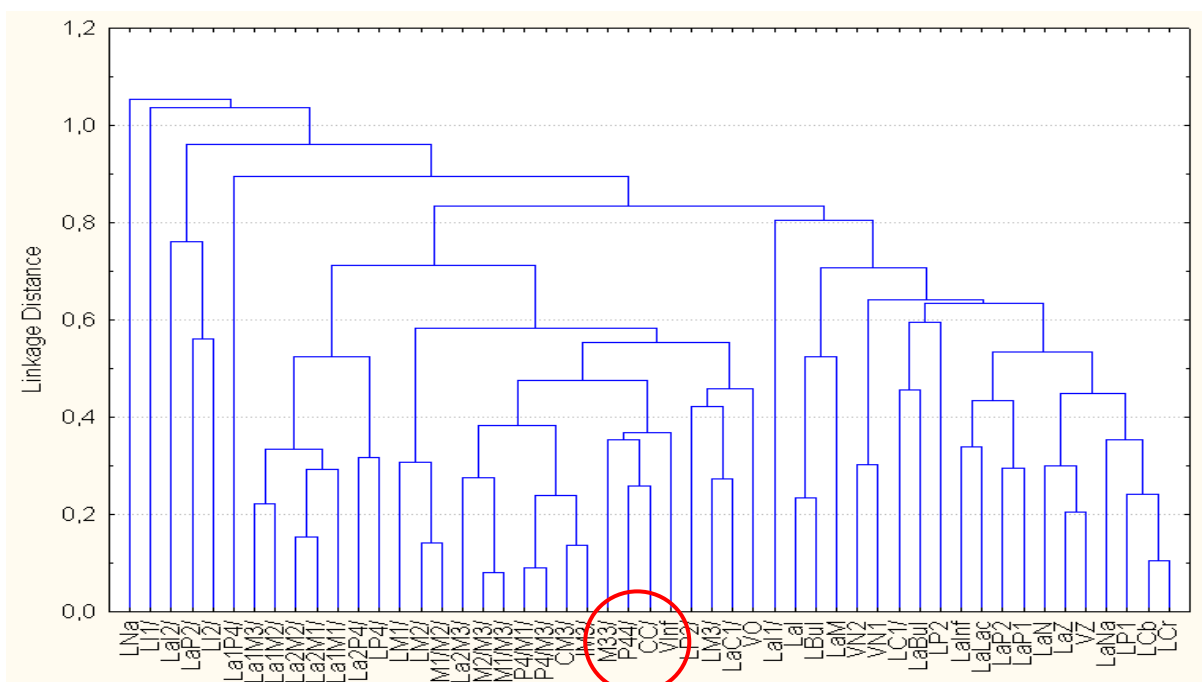
PL2) metaconový hřeben M3/ svírá ostrý úhel s mesiální hranou zubu

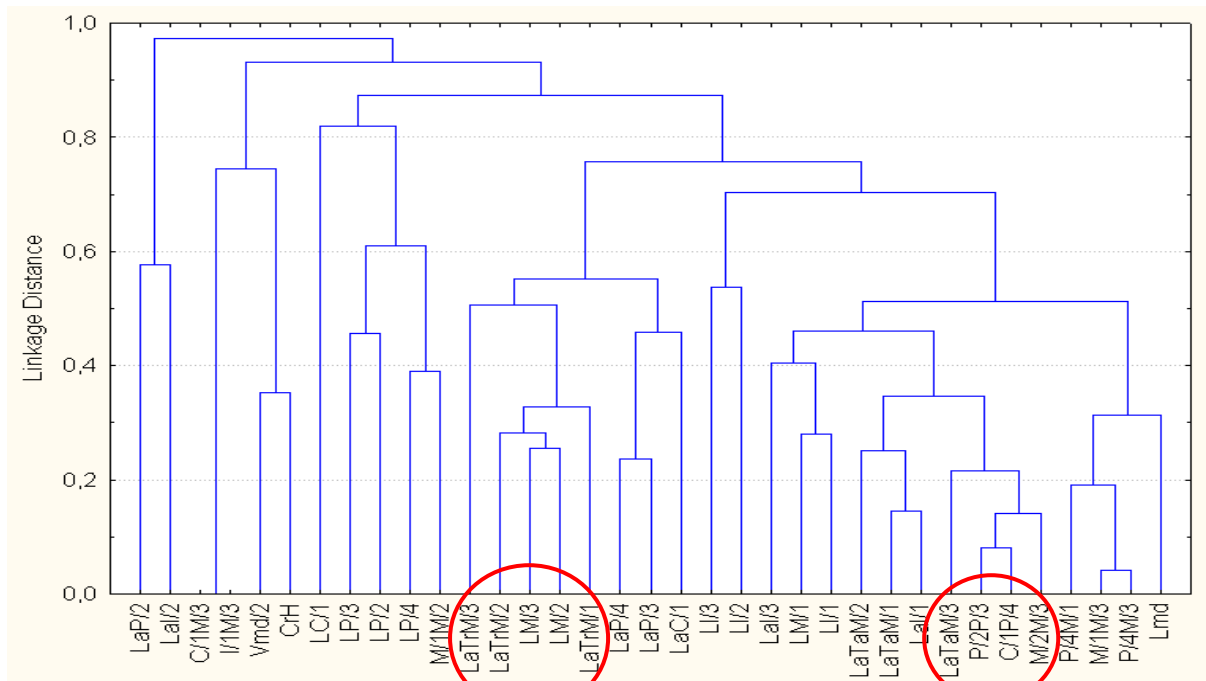
PL3) processus angularis se ke konci nerozšiřuje

PL4) cingulum P/2 a P/3 má distální výběžek směrem vzhůru a z labiální strany má tvar písmene V

PL5) cingulum P/4 z labiální strany mírně prohnuté nahoru

Variační struktura fenotypu a typické korelace:





VPL2

VPL3

VPL1) souvislost šířkových rozměrů rostra a polohy foramen infraorbitale

VPL2) souvislost délek M/2 a M/3 a trigonidových šířek molárů

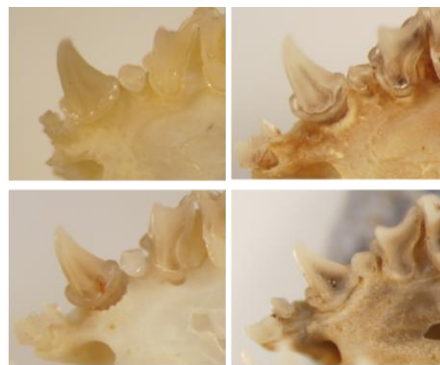
VPL3) vztah některých délkových charakteristik mandibuly a talonidové šířky M/3

Typické tvarové charakteristiky (A) a extrémní fenotypy (B) *Plecotus macrobullaris alpinus*:

A



B



1.1.D *Plecotus macrobullaris macrobullaris*

Lebka: Stejně jako předchozí poddruh tvoří *P. m. macrobullaris* mozaiku znaků druhů *P. auritus* a *austriacus*. Je však větší – délka lebky je 15,74 – 17,45 mm, condylobasální délka 14,71 – 15,81 mm, čímž se blíží druhu *P. austriacus*. Neurocranium je relativně vysoké (5,82 – 6,29 mm, včetně buly pak 7,63 – 8,12 mm) a široké (8,61 – 9,11 mm). Rostrum je úzké, jeho rozměry odpovídají druhu *P. auritus* (CC/ = 3,51 – 3,94 mm, P44/ = 4,56 – 5,12 mm, M33/ = 5,69 – 6,33 mm). Lacrymální hřeben je téměř vodorovný se sagitální rovinou, jeho laterální výběžek je veliký. Nasální vykrojení je relativně malé (LNa = 1,80 – 2,18 mm, LaNa = 1,58 – 1,94 mm). Tvar zygomatického oblouku je stejný jako u *P. m. alpinus*, totéž platí pro pozici orbity a foramen infraorbitale. Bula odpovídá svou délkou druhu *P. austriacus* (LBul = 4,34 – 4,75 mm).

Mandibula je delší (9,88 – 10,94 mm), výška koronoidního výběžku (2,68 – 3,14 mm) a jeho zakončení odpovídá situaci u poddruhu *P. m. alpinus*. Processus angularis je velmi široký, v některých případech se zvlněnými hranami, ke konci se může mírně rozšiřovat. Foramen mentale se nachází pod P/2 nebo P/3, nikdy se nevyskytuje větší počet otvorů.

Čelisti a zuby: Rozměry horní i dolní čelisti víceméně odpovídají situaci u *P. m. alpinus*, významnější rozdíl najdeme v P/4M/3 (4,35 – 4,80 mm), M/1M/3 (3,71 – 4,01 mm) a M/1M/2 (2,64 – 2,92 mm).

I1/ je krátký (0,56 – 0,71 mm), kratší než u všech předchozích druhů, rýha mezi jeho dvěma hroty je výrazná. Mezera mezi I2/ a C1/ je velmi široká. C1/ je užší (0,68 – 0,81 mm), poměr jeho šířky a délky je jen 0,64 – 0,77, má tedy oválný tvar. Svým malým prohnutím dozadu se podobá druhu *P. auritus*, ale cingulum je více zvlněné a jeho distální hrana nemá většinou patrné rozšíření v horní části (čímž se podobá *P. m. alpinus*). Premoláry a moláry horní čelisti a stejně tak i zuby dolní čelisti svou velikostí odpovídají rozměrům u *P. m. alpinus* nebo jsou nepatrně větší. Výjimkou je M/1, který je delší (1,34 – 1,55 mm). Mesiální i distální hrana P4/ jsou mírně prohnuté, talon je obvykle výrazný. Distální okraj M1/ a M2/ je vypouklý a jejich mesostyl dosahuje téměř po úroveň metaconového záhybu. M3/ odpovídá situaci u *P. m. alpinus*.

C/1 není prohnutý směrem dozadu a jeho hrany jsou rovné. Spodní premoláry svým tvarem odpovídají stavu u *P. m. alpinus*, pouze cingulum P/4 je silnější. Podobnost s *P. m. alpinus* platí i pro M/1 a M/2, pouze hrbol na labiálním cingulu trigonidu je výraznější. Mesiální hrana trigonidu M/3 je rovná, mesiální hrana paraconidu je ukloněná směrem k bázi a svírá ostrý úhel s distální hranou talonidu.

Klíčové diskriminační znaky:

PM1) velká bula tympani

PM2) metaconový hřeben M3/ svírá ostrý úhel s mesiální hranou zubu

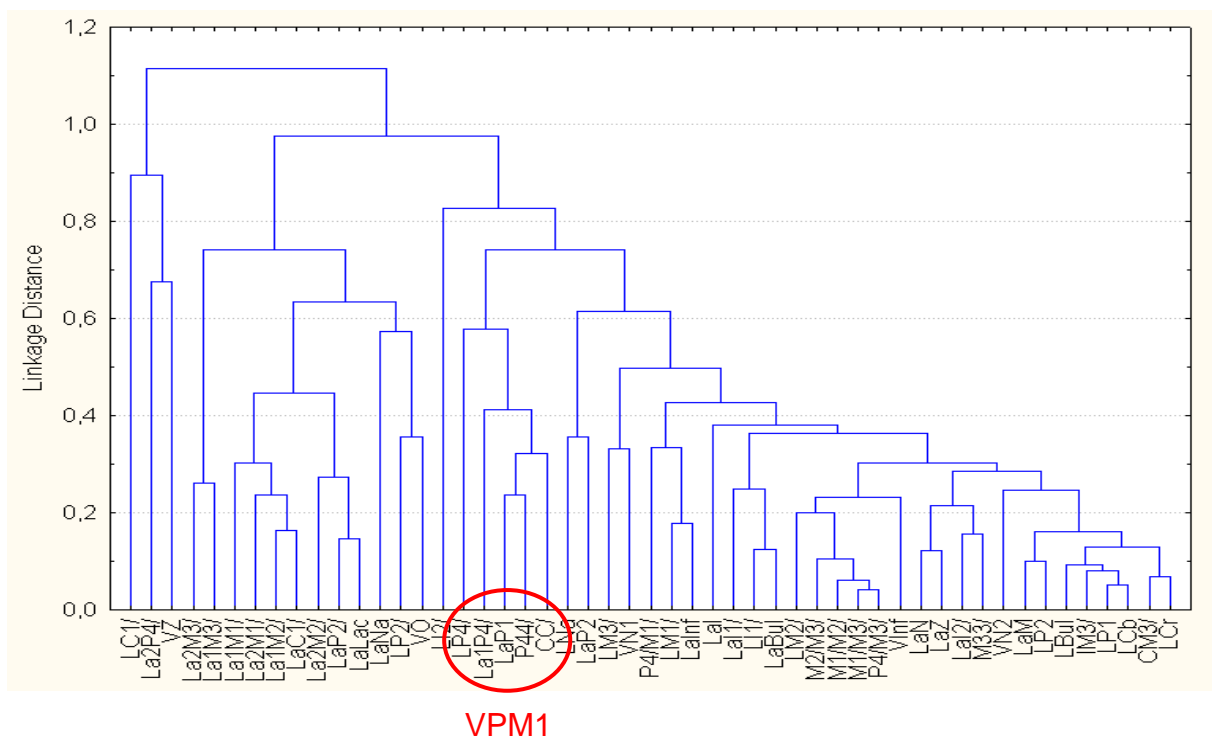
PM3) cingulum P/2 a P/3 má distální výběžek směrem vzhůru a z labiální strany má tvar písmene V

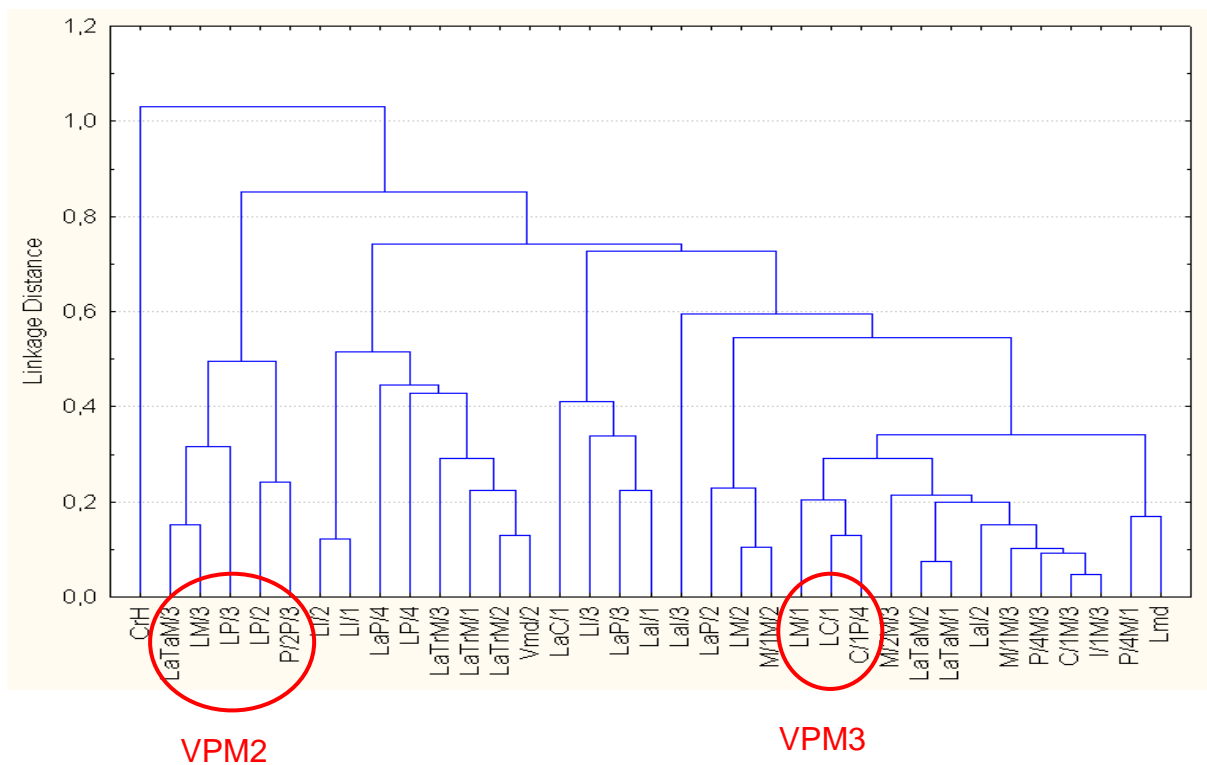
PM4) cingulum P/4 z labiální strany mírně prohnuté nahoru

PM5)

mesiální hrana paraconidu M/3 svírá ostrý úhel s distální hranou talonidu

Variační struktura fenotypu a typické korelace:



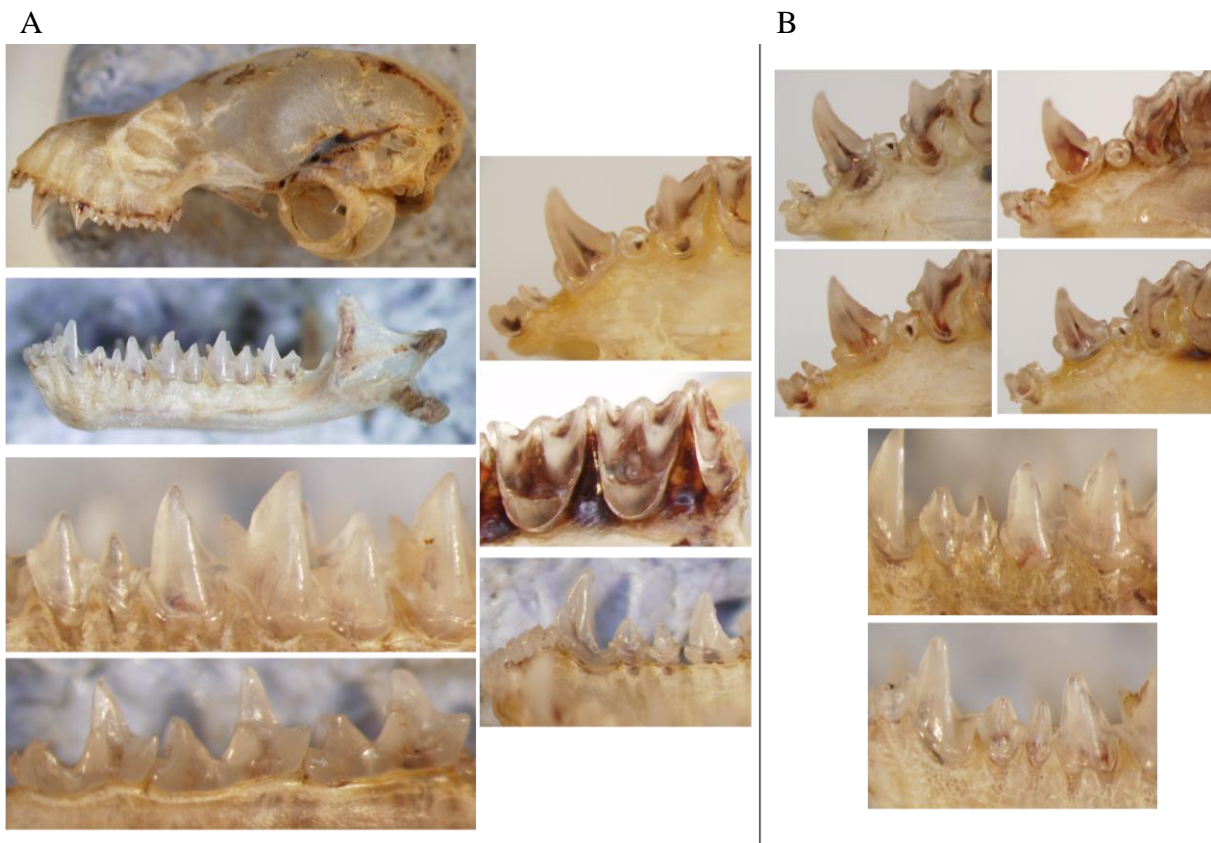


VPM1) souvislost šířkových charakteristik rostra a rozměrů P4/

VPM2) vztah délek P/2 a P/3, jejich vzdálenosti a rozměrů M/3

VPM3) vztah délek M/1 a C/1 a vzdálenosti C/1P/4

Typické tvarové charakteristiky (A) a extrémní fenotypy (B) *Plecotus m. macrobullaris* :



1.1.E *Plecotus kolombatovici*

Lebka: Jedná se o poměrně malý druh, jen o málo větší než *P. auritus* (LCr = 15,32 – 16,54 mm, LCb = 14,27 – 15,45 mm). Neurocranium je relativně vysoké (VN1 = 5,71 – 6,12 mm). Rostrum je velmi úzké (CC/ = 3,36 – 3,62 mm, P44/ = 4,40 – 4,74 mm, M33/ = 5,43 – 5,99 mm), zygomatická šířka je také velmi malá (7,91 – 8,51 mm). Nasální vykrojení je krátké a úzké (LNa = 1,68 – 1,98 mm, LaNa = 1,50 – 1,92 mm). Lacrymální hřeben je téměř vodorovný se sagitální rovinou lebky a má mohutný laterální výběžek. Zygomatický oblouk je vysoký, jeho středové zesílení je menší. Orbita a foramen infraorbitale jsou podobně utvářeny jako u druhu *P. austriacus*. Bula tympani je vůči velikosti lebky mohutná (4,05 – 4,61 mm). Délka mandibuly je 9,50 – 10,56 mm (odpovídá tedy druhu *P. auritus*), výška koronoidního výběžku se pohybuje mezi 2,77 – 3,08 mm a je tupěji zakončený. Processus angularis je široký, jeho hrany jsou výrazně zvlňené a ke konci se nerozšiřuje. Pozice a tvar foramen mentale odpovídá druhu *P. austriacus*.

Čelisti a zuby: Rozměry horní čelisti odpovídají přibližně druhu *P. auritus*, jsou tedy menší než u *P. austriacus*. (CM3/ = 5,17 – 5,70 mm, P4/M3/ = 3,81 – 4,31 mm, M1/M3/ = 3,12 – 3,39 mm), rozměry dolní čelisti jsou o něco větší (C1/M3 = 5,67 – 6,27 mm, P4/M3 = 4,22 – 4,66 mm, M1/M3 = 3,61 – 3,94 mm). Velmi významný rozdíl od *P. austriacus* poskytuje vzdálenost M2/M3/ (*P. kolombatovici* 2,02 – 2,18 mm, *P. austriacus* 2,16 – 2,41 mm). I1/ je velmi krátký (0,58 – 0,69 mm, I2/ úzký (jen 0,31 – 0,44 mm). Druhý hrot I1/ je velmi nízký, rýha mezi nimi je výrazná. C1/ je menší než u *P. austriacus* (LC1/ = 0,89 – 1,05 mm, LaC1/ = 0,73 – 0,84 mm), méně prohnutý dozadu a na průřezu oválný (poměr La/L je 0,70 – 0,87). Na distální hraně může být patrné rozšíření. Svrchní premoláry, M1/ a M2/ jsou menší než u *P. austriacus* a téměř odpovídají druhu *P. auritus*. (LP2/ = 0,42 – 0,51 mm, LP4/ = 0,95 – 1,11 mm, LM1/ = 1,26 – 1,41 mm, LM2/ = 1,26 – 1,43 mm). P2/ je velmi nízký. M3/ je velmi krátký (LM3/ = 0,54 – 0,66 mm), jeho proporce jsou podobné druhu *P. austriacus* (L/La = 0,39 – 0,46). Svrchní moláry svým tvarem odpovídají druhu *P. austriacus*. Spodní incisivy jsou užší než u *P. austriacus* i *P. auritus* (především LaI/3 je jen 0,31 – 0,46 mm). C/1 je drobný a má víceméně kruhový průřez (LC/1 = 0,68 – 0,88 mm, LaC/1 = 0,57 – 0,79 mm, La/L = 0,75 – 1,13). Svým vzhledem odpovídá druhu *P. auritus* (je rovný, neprohýbá se výrazně směrem dozadu), ale jeho labiální cingulum má tvar obráceného V. Spodní premoláry jsou menší než u *P. austriacus*, ale svým tvarem se jim velmi podobají. (LP/2 = 0,48 – 0,59 mm, LP/3 = 0,33 – 0,44 mm, LP/4 = 0,62 – 0,86 mm). Poměr šířky a

délky P/3 se pohybuje mezi 0,98 – 1,22. Cingulum P/4 je z labiální strany výrazně prohnuté nahoru, více než u *P. austriacus*.

Spodní moláry jsou menší než u *P. auritus* (LM/1 = 1,27 – 1,45 mm, LM/2 = 1,25 – 1,44 mm, LM/3 = 1,06 – 1,27 mm). Prohnutím báze a absencí hrbolu na labiálním cingulu trigonidu se shodují s druhem *P. austriacus*. Odlišují se pouze silně vypouklou mesiální hranou trigonidu. Talonid M/3 je výrazně redukovaný (LaTaM/3 = 0,50 – 0,59 mm, poměr talonid/trigonid = 0,67 – 0,84).

Klíčové diskriminační znaky:

PK1) malá velikost, úzké rostrum, velká bula tympani

PK2) druhý hrot I/1 nízký, rýha mezi nimi výrazná

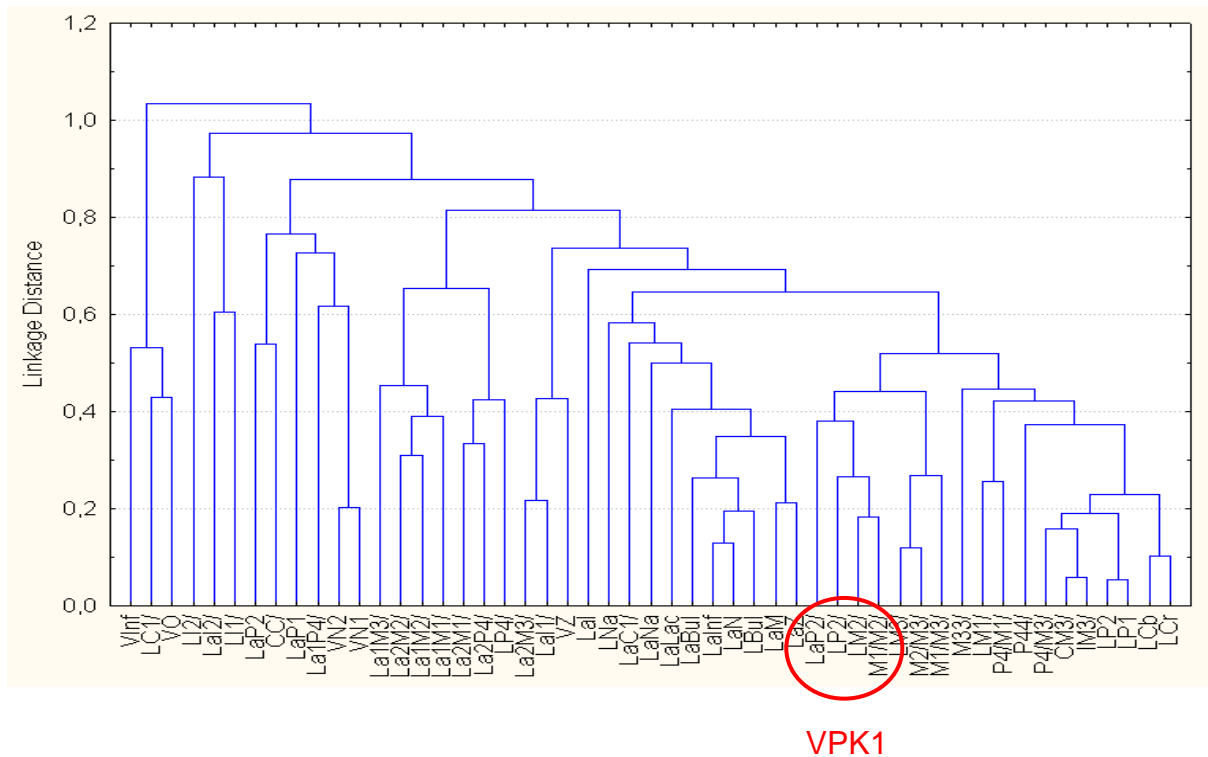
PK3) velmi nízký P2/

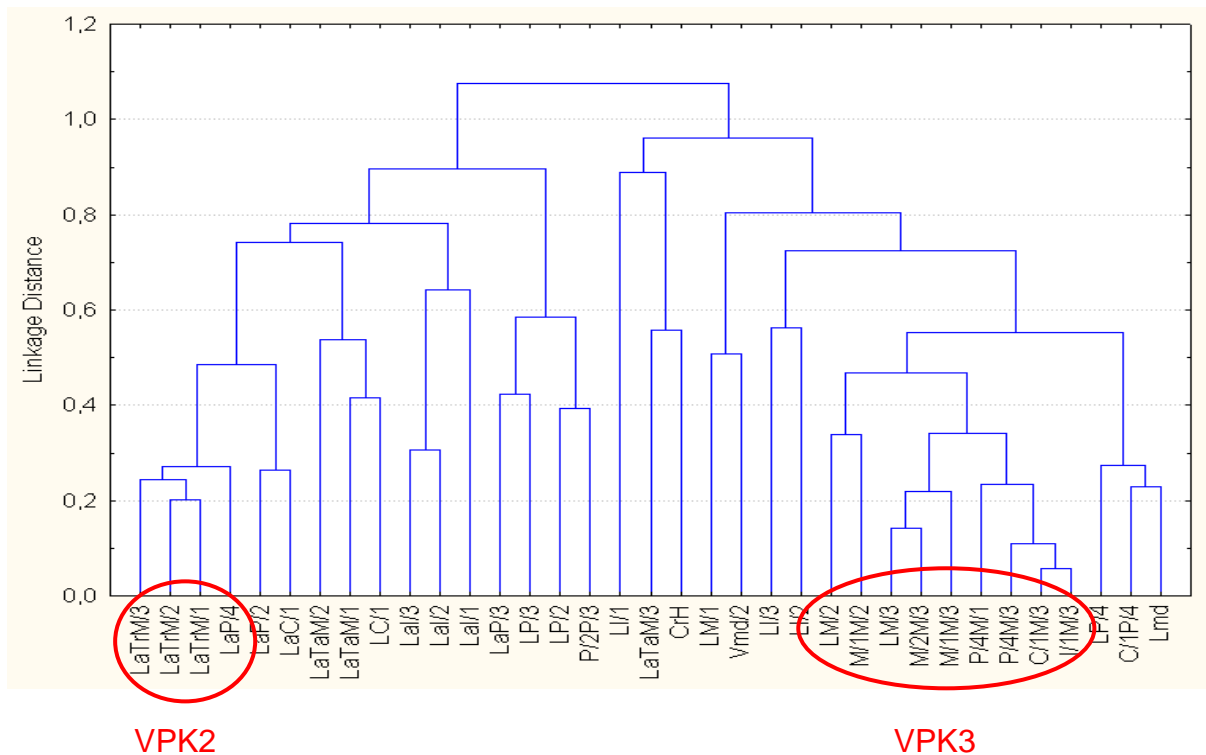
PK4) processus angularis má silně zvlněné hrany, ke konci se nerozšiřuje

PK5) cingulum P/4 z labiální strany výrazně prohnuté nahoru

PK6) redukovaný talonid M/3

Variační struktura fenotypu a typické korelace:





VPK1) souvislost rozměrů M2/ a P2/

VPK2) vztah trigonidových šířek spodních molárů a šířky P/4

VPK3) vztah délkových charakteristik mandibuly a délek M/2 a M/3 (obdobá VPS3)

Typické tvarové charakteristiky (A) a extrémní fenotypy (B) *Plecotus kolombatovici* :

A



B



1.1.F *Plecotus strelkovi*:

K dispozici byly jen 3 lebky a mandibuly, takže následující závěry lze brát pouze jako orientační.

Lebka: Tento druh je oproti *P. auritus* celkově větší (LCr = 16,36 – 16,9 mm, LCb = 15,36 – 16,13 mm) se širším rostrem (CC/ = 3,70 – 3,94 mm, P44/ = 5,00 – 5,22 mm, M33/ = 6,11 – 6,79mm) i neurocraniem (LaN = 8,70 – 9,34 mm, LaZ = 8,46 – 9,42 mm). Lacrymální hřeben se přiklání směrem k sagitální rovině podobně jako u *P. auritus*, ale jeho laterální výběžek je velmi malý. Nasální vykrojení, tvar zygomatického oblouku, pozice orbity a foramen infraorbitale odpovídá *P. auritus*. Bula tympani je velká (LBul = 4,55 – 4,65 mm) a odpovídá spíše druhu *P. austriacus*.

Mandibula je také výrazně delší (Lmd = 10,52 – 1,48 mm), koronoidní výběžek je vysoký (CrH = 3,05 – 3,47 mm). Processus coronoideus i angularis odpovídají svým tvarem *P. auritus*. Nevyskytovalo se zde víc otvorů foramen mentale.

Čelisti a zuby: Rozměry horní i dolní čelisti jsou výrazně větší než u *P. auritus*: CM3/ = 5,69 – 6,10 mm, P4/M3/ = 4,37 – 4,62 mm, M1/M3/ = 3,38 – 3,64 mm, C/1M/3 = 6,13 – 6,55 mm, P/4M/3 = 4,54 – 4,94 mm, M/1M/3 = 3,86 – 4,25 mm, velmi odlišné jsou také rozměry P4/M1/ = 2,42 – 2,64 mm, M/1M/2 = 2,76 – 3,10 mm a další vzdálenosti zubů.

Tvar I1/ a C1/ odpovídá *P. auritus*, C1/ je pouze poněkud větší (LC1/ = 1,00 – 1,06 mm). P2/ je velmi drobný a svou velikostí odpovídá *P. auritus* (LP2/ = 0,40- 0,46 mm). P4/, M1/ a M2/ jsou větší (LP4/ = 1,07 – 1,25 mm, LM1/ = 1,42 – 1,50 mm, LM2/ = 1,29 – 1,50 mm). Tvar P4/, M1/ a M2/ odpovídá *P. auritus*, pouze distální okraj M1/ je vypouklý. M3/ je stejně dlouhý jako u *P.auritus*, ale je širší (LM3/ = 0,64 – 0,70 mm, La1M3/ = 1,55 – 1,66), jeho poměr L/La = 0,41 – 0,42 je tedy výrazně menší než u *P. auritus*. Jeho metaconový hřeben je téměř vodorovný s mesiální hranou zubu, stejně jako u *P. auritus*.

Spodní incisivy se shodují s *P. auritus*, pouze I/3 je výrazně užší (LaI/3 = 0,30 – 0,38 mm). C/1 je delší a užší (LC/1 = 0,76 – 0,85 mm, LaC/1 = 0,54 – 0,69 mm) s oválným průřezem (poměr La/L = 0,71 – 0,81), a je lehce prohnutý dozadu. P/2 je větší (LP2/ = 0,46 – 0,60 mm), P/3 relativně menší (LP3/ = 0,36 – 0,42mm, LaP3/ = 0,37 – 0,42 mm) s kruhovým průřezem. P/4 je relativně drobný, odpovídá svou velikostí *P. auritus*, má však oválnější průřez.

Cingulum P/4 je z linguální i labiální strany oblé. Spodní moláry jsou větší (LM/1 = 1,40 – 1,61 mm, LM/2 = 1,41 – 1,54 mm LM/3 = 1,17 – 1,26 mm). Linguální báze molárů je silně prohnutá, hrbol na labiálním cingulu trigonidu výrazný. M/2 má velmi výrazný hypoconulid.

Talonid M/3 je velmi redukovaný ($LaTaM/3 = 0,49 - 0,60$ mm), poměr talonidové a trigonidové šířky je jen $0,67 - 0,74$.

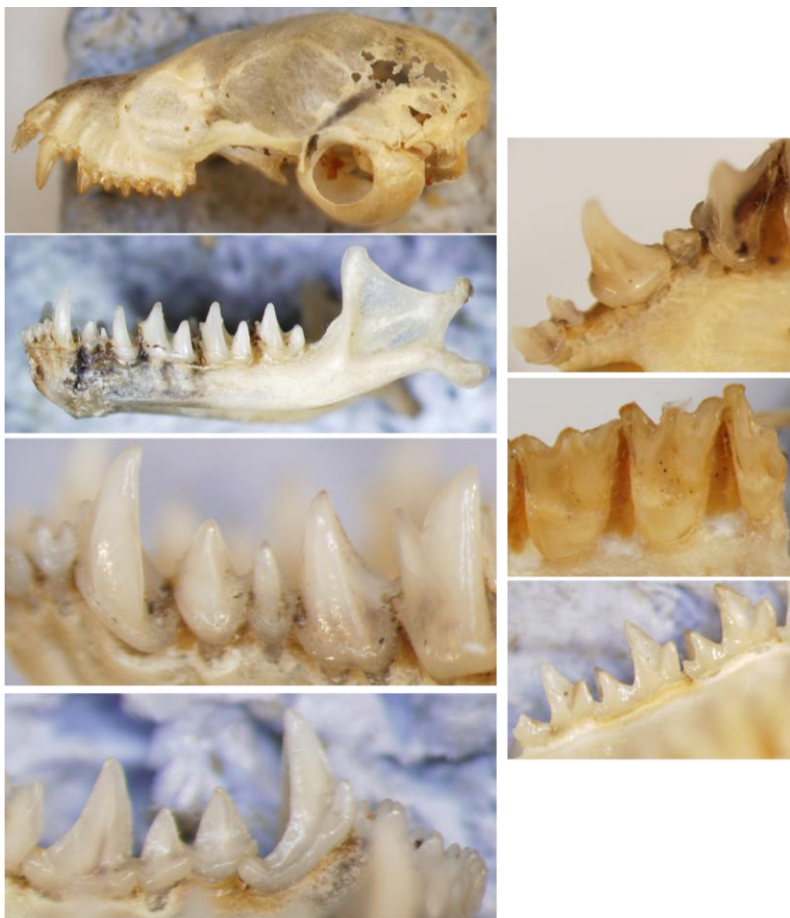
Klíčové diskriminační znaky:

PT1) úzký I/3

PT2) velmi silně redukovaný talonid M/3

Typické tvarové charakteristiky (A) a extrémní fenotypy (B) *Plecotus strelkovi*:

A



B



1.1.G *Plecotus christii*:

K dispozici byly jen 2 lebky a mandibuly, takže následující závěry lze brát pouze jako orientační.

Lebka: Lebka je delší (LCr = 16,31; 16,39 mm, LCb = 14,76; 14,88 mm), rostrum je velmi úzké (CC/ = 3,36; 3,38 mm, P44/ = 4,62 mm, M33/ = 5,77; 5,97mm), naopak neurocranium široké (LaN = 8,84; 8,88 mm). Laterální výběžek je lacrymálního hřebene je výrazný. Středové zesílení zygomatického oblouku není tak vysoké, jako u *P. auritus*, přední okraj orbity a foramen infraorbitale jsou posunuty více dopředu. Bula tympani je velká (LBul = 4,49; 4,63 mm).

Mandibula odpovídá svou délkou horní hranici rozpětí pro *P. auritus* (Lmd = 10,36; 10,41 mm), koronoidní výběžek je vyšší (2,98; 3,00 mm) a ostřeji zakončený. Významným rozdílem je tvar processus angularis, který je úzký, se silně zvlněnými okraji, a ke konci se zužuje. U dostupných kusů se nevyskytovalo víc otvorů foramen mentale. Ostatní charakteristiky lebky i mandibuly odpovídají *P. auritus*.

Čelisti a zuby: Rozměry horní i dolní čelisti jsou větší než u *P. auritus*: CM3/ = 5,66; 5,67 mm, P4/M3/ = 4,39 mm, M1/M3/ = 3,51; 3,54 mm, C/1M/3 = 6,04; 6,12 mm, P/4M/3 = 4,62; 4,72 mm, M/1M/3 = 3,97; 4,06 mm a větší jsou rovněž všechny vzdálenosti mezi zuby.

I1/ a I2/ svou velikostí a tvarem odpovídají *P. auritus*. C1/ je úzký (LaC1/ = 0,71; 0,72 mm), poměr jeho La/L je tedy jen 0,70 a 0,72. Jeho labiální cingulum je rovné bez jakéhokoliv zvlnění a je mírně prohnutý dozadu. P2/ a LP4/ odpovídají svou velikostí i tvarem situaci u *P. auritus*. Moláry jsou delší a širší (LM1/ = 1,44 mm, LM2/ = 1,37; 1,40 mm, LM3/ = 0,72 mm). Poměr L/La M3/ odpovídá *P. auritus* a rovněž mu odpovídá tvar molárů, pouze distální okraj M1/ je vypouklý a mesostyl M1/ je poněkud nižší.

Velikost spodních incisivů, C/1, P/2 a P/4 odpovídá *P. auritus* (LC/1 = 0,75; 0,77 mm, LP/4 = 0,78; 0,84 mm). P/3 je relativně užší a nižší P/3 (LaP/3 = 0,40; 0,43, La/LP/3 = 1,08; 1,13). Cingulum P/4 je z linguální i labiální strany prohnuté směrem nahoru. Moláry jsou větší (LM/1 = 1,47; 1,51 mm, LM/2 = 1,44; 1,53 mm, LM/3 = 1,25; 1,27 mm), míra redukce talonidu M/3 spadá do nižších hodnot u *P. auritus* (0,77; 0,81). Linguální báze molárů je rovná, hrbol na labiálním cingulu trigonidu není výrazný.

Klíčové diskriminační znaky:

PC1) úzký C1/

PC2) cingulum P/4 z linguální i labiální strany prohnuté směrem nahoru

Typické tvarové charakteristiky *Plecotus christii*:



1.1.H *Corynorhinus towsendii*

Lebka: Jedná se o malý druh, který svou velikostí spadá mezi menší jedince druhu *P. auritus* (LCr = 15,45 mm, LCb = 14,26 mm). Lebka je velmi vysoká (VN2 = 7,59 mm) se zřetelně vypouklým čelem, orbita i foramen infraorbitale jsou položeny vysoko. Šířka rostra spadá do rozmezí druhu *P. auritus* (CC/ = 3,74 mm, P44/ = 4,77 mm, M33/ = 5,74 mm). Lacrymální hřeben se ostře přiklání směrem k sagitální rovině a postrádá laterální výběžek. Nasální vykrojení je velmi široké a krátké (LNa = 1,86 mm, LaNa = 2,06 mm), totéž platí pro velikost ústního patra. (LP1 = 5,40 mm, LaP1 = 2,39 mm).

Zygomatický oblouk je úzký a uprostřed mírně rozšířený. Přední okraj orbity leží velmi vzadu, na úrovni posteriorního konce M/1. Foramen infraorbitale je drobný, má kruhový tvar a jeho distální okraj zasahuje přibližně do úrovně posteriorního konce M1/. Bula tympani je malá (3,87 mm).

Délka mandibuly je 9,92 mm, koronoidní výběžek je vysoký (3,10 mm) a ostře zakončený. Processus angularis je široký s rovnými hranami a ke konci se nerozšiřuje. Foramen mentale je malý, nachází se pod rozhraním C/1 / P/2 a má pouze 1 otvor.

Čelisti a zuby: Rozměry čelistí jsou: CM3/ = 5,13 mm, P4/M3/ = 4,08 mm, M1/M3/ = 3,39 mm, C/1M/3 = 5,50 mm, P/4M/3 = 4,24 mm, M/1M/3 = 3,72 mm. Výrazně malá je vzdálenost C/1P/4 (1,80 mm).

I1/ má pouze jeden hrot. Mezera mezi I2/ a C1/ není z boku vůbec viditelná. C1/ je krátký a subtilní (LC1/ = 0,80 mm) s kulatým průřezem (poměr jeho šířky a délky je 0,94). Je rovný, není vůbec prohnutý směrem dozadu a v laterálním pohledu je dokonale symetrický. Také premoláry jsou velmi krátké (LP2/ = 0,36 mm, LP4/ = 0,87 mm) a velmi odlišné od P.

auritus: P2/ je posunutý k labiální hraně čelisti, je nízký, tenký a zašpičatělý (u *P. auritus* je širší a tupě zakončený). Nejvýznamnější rozdíl poskytuje tvar P4/, který je širší než delší a velmi mohutný. Jeho mesiální hrana je konvexní a téměř bez mesiálního výběžku cingula. M1/ je široký, jeho paraconová šířka je větší než délka (LM1/ = 1,36 mm, La1M1/ = 1,46 mm). Distální hrana M1/ a M2/ je silně prohnutá, protoconový komplex má v okluzním pohledu polokruhový tvar. Protoconus je silně posunutý anteriorním směrem až pod paraconus. Mesostyl M2/ je hluboko pod úrovní metaconového záhybu. M3/ je velmi dlouhý (LM3/ = 0,81 mm) a široký (La1M3/ = 1,55 mm), poměr jeho délky a šířky je 0,52. Jeho metaconový hřeben svírá ostrý úhel s mesiální hranou zuby.

Spodní incisivy se pozicí podobají incisivům druhu *P. auritus*. I/2 je výrazně užší, přesto je na něm zřetelně patrný vnitřní hrbol na korunce. I/3 má na korunce dva vnitřní hrboly. C/1 je velmi subtilní (LC/1 = 0,61 mm, LaC/1 = 0,62 mm) s kruhovým průřezem (poměr La/L = 1,02). Mesiální hrana jeho hrotu je rovná, distální lehce prohnutá dozadu. Labiální cingulum má oválný tvar, linguální cingulum se stáčí nahoru do výrazných mesiálních a distálních výběžků. Premoláry jsou velmi drobné (LP/2 = 0,43 mm, LP/3 = 0,34 mm, LP/4 = 0,56 mm). P/2 a P/3 svým tvarem a výškou odpovídají situaci u druhu *P. auritus*. P/4 má téměř kruhový průřez, poměr jeho šířky a délky je 1,02. Distální okraj P/4 je oblý. Cingulum P/4 je tenké, z linguální strany rovné a z labiální strany lehce konvexní.

M/1 a M/2 svou velikostí odpovídají druhu *P. auritus* (LM/1 = 1,34 mm, LM/2 = 1,31 mm), M/3 je výrazně delší (LM/3 = 1,27 mm). Linguální báze molárů je silně prohnutá, na

labiálním cingulu trigonidu není žádný hrbol. Mesiální hrana trigonidu M/1 je silně vypouklá, v případě M/2 a M/3 je téměř rovná. M/2 nemá patrný hypoconulid. Talonid M/3 není příliš redukovaný, je téměř stejně široký jako trigonid ($LaTrM/3 = 0,66$ mm, $LaTaM/3 = 0,60$ mm, poměr talonid/trigonid = 0,91).

Klíčové diskriminační znaky:

CT1) zřetelně vypouklé čelo

CT2) přední okraj orbity na úrovni posteriorního konce M/1

CT3) I1/pouze jeden hrot

CT4) C1/ laterálním pohledu dokonale symetrický

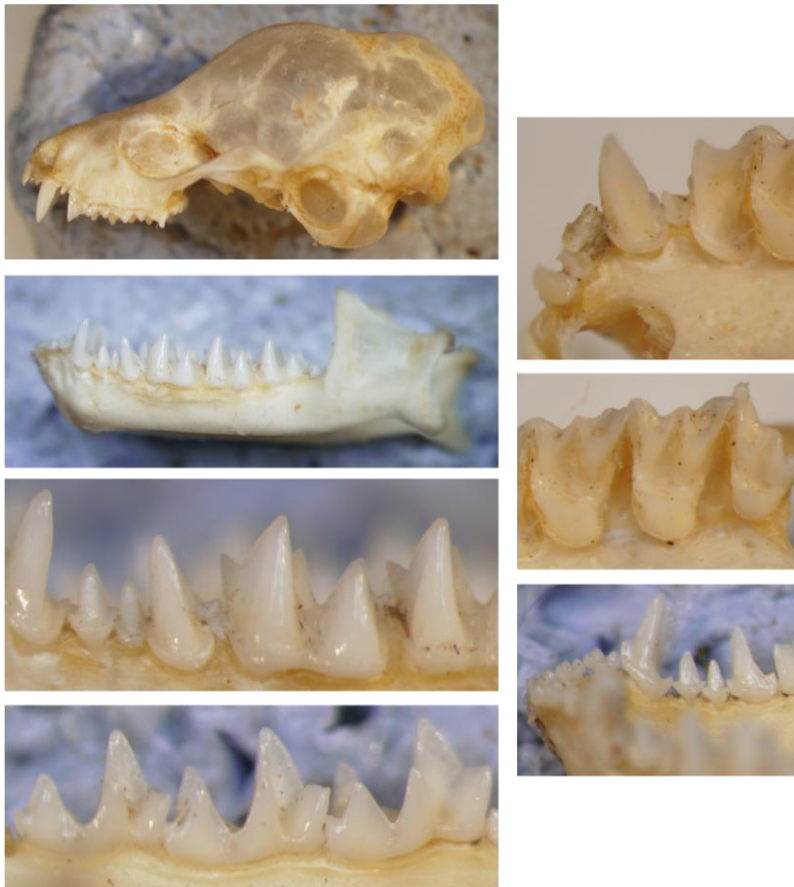
CT5) P4/ širší než delší, mesiální hrana konvexní

CT6) M3/ velmi dlouhý a široký

CT7) foramen mentale pod rozhraním C/1 / P/2

CT8) mesiální hrana P/4 kolmá na mandibulu

Typické tvarové charakteristiky *Corynorhinus townsendii*:



1.2 Popis a morfometrické charakteristiky fosilních populací

Přehled základních biometrických statistik všech souborů (N, průměr, minimum, maximum, variance, coef.var., skewness, kurtosis) je v příloze 4. Tabulka t-testů je v příloze ZZ na přiloženém CD.

1.2.A. Období Q4 (holocén a Viselský glaciál)

Z tohoto období je k dispozici záznam celkem z 12 lokalit. V případě některých se jedná jen o jednotlivé nálezy, u 6 lokalit jsou však k dispozici rozsáhlejší datové soubory, které umožňují statistické zpracování a aplikaci srovnávací analýzy. Zvláště významný je soubor z lokality Drachenhöhle bei Mixnitz představující typová série druhu *Plecotus abeli* Wettstein-Westersheim, 1923. Tomuto souboru byla věnována zvýšená pozornost.

Mixnitz (Q4h, typová série *Plecotus abeli*)

Charakter souboru: Jedná se o obsáhlou kolekci 1 lebky (lectotypu), 6 roster, 14 maxil a 52 mandibul. Na maxilárním materiálu jsou v různé míře zachovány P4/ - M3/, bohužel se zde nevyskytuje ani jeden zub přední části dentice (I1/ - P2/). Mandibuly jsou ve velmi dobrém stavu, v několika případech téměř kompletní i se zuby přední části dentice, processus angularis a coronoideus. Bylo tedy možné provést detailní srovnání s druhy *P. auritus* a *P. macrobullaris alpinus*.

Morfometrická charakteristika fosilní populace:

Jediná dostupná lebka je větší (LCr = 16,52 mm, LCb = 15,7 mm) než u *P. auritus*. Nasální vykrojení je krátké (1,65 – 1,84 mm), ústní patro je velmi dlouhé (LP1 = 6,43 – 6,71 mm). Foramen infraorbitale je níže položené. Všechny dostupné vzdálenosti svrchních zubů jsou signifikantně ($p < 0,01$) větší (P4/M3/ = 4,19 – 4,38 mm, M1/M3/ = 3,35 – 3,53 mm, P4/M1/ = 2,26 – 2,57) a totéž platí pro všechny dostupné rozměry svrchních zubů (LP4/ = 0,94 – 1,26 mm, LM1/ = 1,33 – 1,47 mm, LM2/ = 1,32 – 1,46 mm, LM3/ = 0,69 – 0,76 mm). Poměr paraconové a metaconové šířky M1/ = 0,82 – 0,95, což je výrazně více než u *P. auritus*. Tvar P4/, M1/, M2/ a poměr L/La u M3/ se od *P. auritus* neliší. Metaconový hřeben M3/ je položený buď vodorovně, nebo v ostrém úhlu s mesiální hranou zubu (Q4Mix_abel_20, 25, 39, 41).

Mandíbula je signifikantně ($p < 0,01$) delší a vyšší (Lmd = 10,14 – 10,54 mm, Vmd/2 = 1,21 – 1,60 mm), s většími vzdálenostmi zubů (C/1M/3 = 5,70 – 6,30 mm, P/4M/1 = 4,25 – 4,69

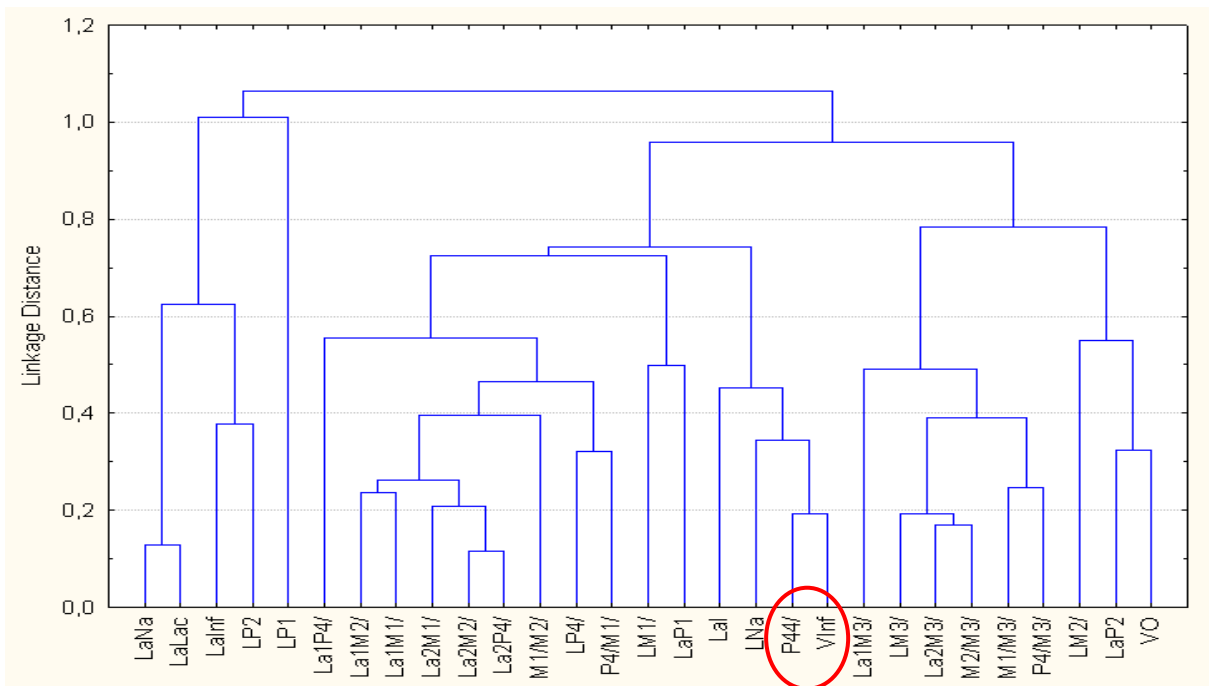
mm, M1M/3 = 3,52 – 4,04 mm, P/4M/1 = 1,94 – 2,25 mm). Může se vyskytnout více otvorů foramen mentale, processus angularis se ke konci nerozšiřuje. Jediný dostupný I/1 je kratší (LI/1 = 0,18 mm), I/2 jsou výrazně širší (LaI/2 = 0,49 – 0,57), I/3 je celkově větší (LI/3 = 0,33 – 0,47). C/1 je rovněž větší (LC/1 = 0,74 – 0,91) a poměr La/LC/1 = 0,92 – 1,07, C/1 má tedy kruhový průřez. Není výrazně prohnutý směrem dozadu a jeho distální výběžek cingula není prohnutý nahoru, což odpovídá *P. auritus*. Délka premolárů také odpovídá *P. auritus*, ale všechny jsou širší (LaP/2 = 0,52 – 0,70 mm, LaP/3 = 0,44 – 0,56 mm, LaP/4 = 0,50 – 0,71 mm). Tvar cingula P/2, P/3 a P/4 je stejný jako u *P. auritus*. Spodní moláry jsou celkově větší (LM/1 = 1,33 – 1,50 mm, LM/2 = 1,24 – 1,46 mm, LM/3 = 1,09 – 1,32 mm). Tvar molárů odpovídá *P. auritus*, pouze hrbol na labiálním cingulu trigonidu zde není tak výrazný.

Srovnání s recentními taxony: Od *P. auritus* se signifikantně ($P < 0,01$) odlišuje 47/91 dostupných metrických a 13/93 fenetických znaků, od *P. m. alpinus* 38/91 metrických a 23/93 fenetických znaků (od *P. austriacus* 28/91, 12/93, od *P. m. macrobullaris* 25/88, 18/93, od *P. kolombatovici* 45/88, 20/93).

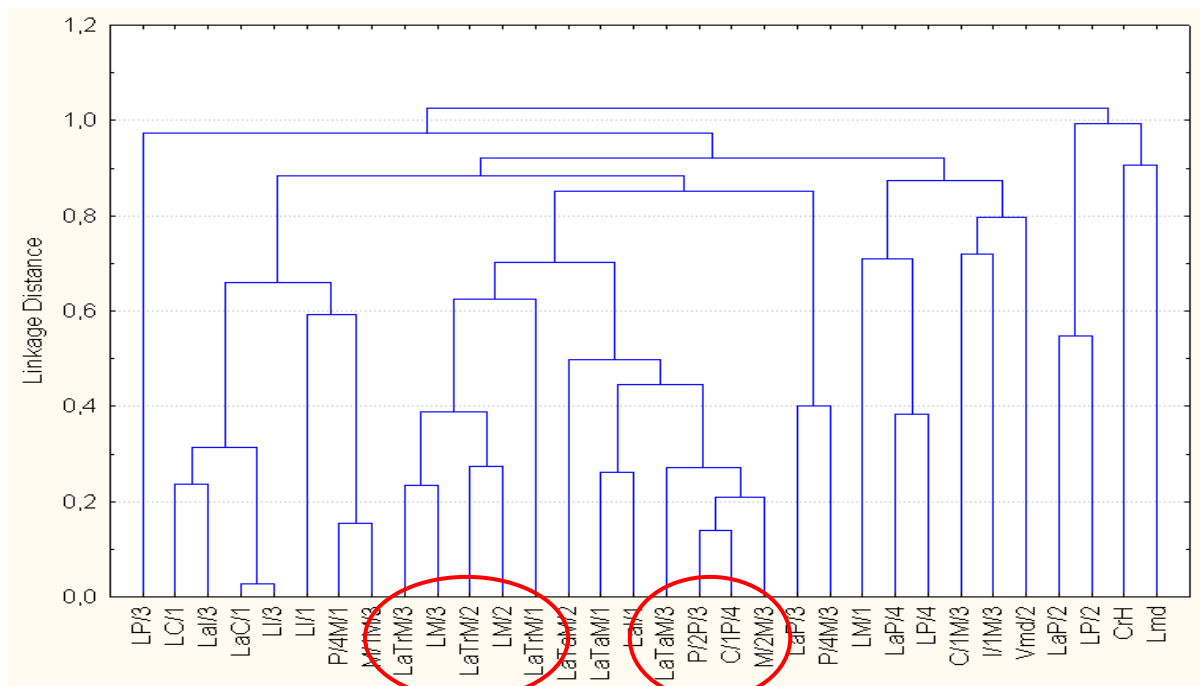
Z klíčových diskriminačních znaků zde nalezneme PA3, PA4, PL2 (=PM2), PL3, PA6, PA7. Struktura fenotypu obsahuje znaky shodné nebo podobné VPL1, 2, 3.

Závěr: Pokud bychom tento materiál posuzovali pouze podle tvaru zubů (jak horních, tak i spodních), mohli bychom ho zařadit ke druhu *P. auritus*. Všechny druhově typické znaky (šířka M3/, tvar C/1, M/3, cingulum P/2, P/3 a P/4) mu velmi dobře odpovídají, výjimkou je zakončení processus angularis a metaconový hřeben některých M3/. Neshodují se pouze však metrické rozměry, kdy *P. abeli* je téměř ve všech znacích signifikantně větší. Srovnání s druhem *P. macrobullaris* naopak ukázalo zcela zásadní tvarové rozdíly. Naopak variační struktura fenotypu odpovídá svými korelacemi poddruhu *P. m. alpinus*.

Variační struktura fenotypu *Plecotus abeli*:



podobnost s VPL1



podobnost s VPL2

shoda s VPL3

Typické tvarové charakteristiky (A) a extrémní fenotypy (B) v typové serii *Plecotus abeli* :

A



B



Belianská jaskyňa (Q4h)

Charakter souboru: Jedná se o obsáhlý soubor (n=180), kde výrazně převažuje maxilární materiál – celkem 118 lebek, roster a maxil v různém stavu, často s P4/ a moláry. Přední část dentice (I1/ - P2/) však zůstala zachována jen v několika případech a intaktní je jediná bula tympani. Mandibulární materiál je zastoupen pouze 18-ti kusy, které v různé míře obsahují zuby, a to včetně předních. Pouze některé jsou však kompletní, tj. použitelné i pro délková měření čelisti. Dále je k dispozici 51 jednotlivých zubů, především C1/.

Morfometrická charakteristika fosilní populace: Ve 39 z 51 metrických znaků na lebce, maxile a svrchních zubech spadají rozměry nálezů z Belianské jaskyně do variační šíře druhu *P. auritus*. Ve znaku VO (výška spodního okraje orbity nad maxilou) vykazuje výrazně větší rozpětí než *P. auritus* (0,63 – 1,33 mm). Jediná dostupná bula je velmi malá (LBul = 3,73 mm), zároveň lebka, jež ji obsahuje, je velmi vysoká (VN2 = 7,67 mm). Signifikantní rozdíly ($p < 0,01$) jsou dále zřetelně užší neurocranium (LaN = 7,40 – 8,64 mm, LaLaC = 4,22 – 5,24 mm) a menší nasální vykrojení (LNa = 1,54 – 2,12 mm, LaNa = 1,52 – 1,94 mm). Tvar

lacrymálního hřebene, zygomatického oblouku, pozice orbity a foramen infraorbitale se shodují s druhem *P. auritus*. V jednom případě (Q4hBel_80) se vyskytuje velmi dlouhý I1/ (0,85 mm), tvar I1/ odpovídá *P. auritus*. C1/ vychází delší než u *P. auritus*, zde však zřejmě sehrálo roli problematické focení samostatných zubů – je velmi obtížné nastavit je do pozice odpovídající přesně pozici v čelisti. Tento rozdíl se totiž vyskytuje právě jen u samostatně focených zubů. Mesiální hrana P4/ je více prohnutá. La1M1/ (1,18 – 1,69 mm) i La1M2/ (1,40 – 1,74 mm) je prokazatelně větší než u *P. auritus* ($p \ll 0,01$). Ostatní znaky nesoucí informaci o druhové příslušnosti (rozměry zubů, tvar C1/, P2/, P4/, M3/, výška mesostylu, prohnutí distální hrany a tvar protoconového komplexu M1/ a M2/) se dobře shodují s recentním druhem *P. auritus*.

Mandibulární znaky již neposkytují tak jasné indicie o druhové příslušnosti jako znaky maxilární, což je dáno hlavně malým počtem intaktních kusů. Signifikantně větší ($p < 0,01$) jsou rozměry Lmd, CrH, Vmd/2, I/1M/3, C/1M/3, M/1M/3 a M/1M/2. Ve 3 případech se zde vyskytnul větší počet otvorů foramen mentale, což se u recentního *P. auritus* nevyskytuje. Processus angularis se ve většině případů ke konci nerozšiřuje. I/1 je signifikantně ($p < 0,1$) kratší (LI/1 = 0,18 – 0,21 mm) a I/3 naopak delší a užší (LI/3 = 0,36 – 0,46 mm, LaI/3 = 0,35 – 0,51 mm), C/1 a P/4 širší (LaC/1 = 0,70 – 0,85 mm, LaP/4 = 0,55 – 0,67 mm). P/4 má tedy více kruhový průřez, jeho poměr La/L = 0,73 – 1,05, a také má užší cingulum. P/2 a P/3 se při linguálním pohledu téměř nepřekrývají, což je naopak typické pro *P. auritus*, tvar jejich cingula však *P. auritus* odpovídá. Talonidová i trigonidová šířka M/1 a M/2 jsou větší, ale jejich poměr odpovídá stavu u *P. auritus*, stejně tak i prohnutí báze molárů, hrbol na jejich labiálním cingulu, a tvar jejich mesiální hrany.

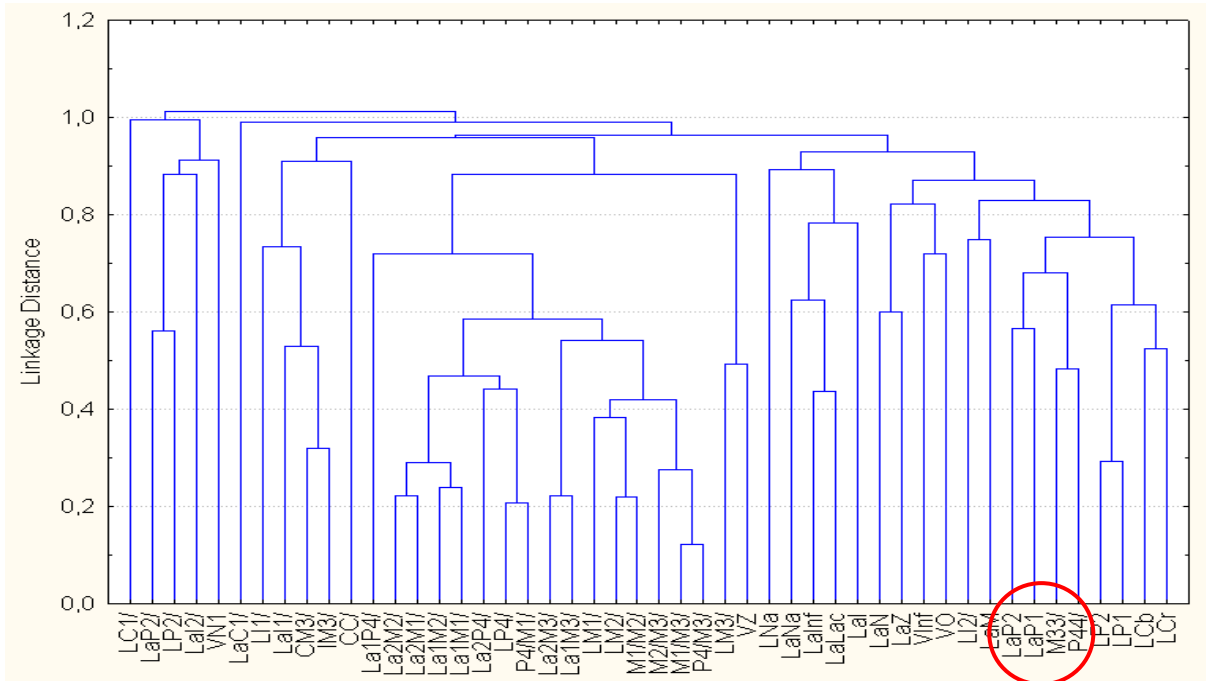
Srovnání s recentními taxony: Od *P. auritus* se signifikantně ($P < 0,01$) odlišuje 34/118 dostupných metrických a 10/109 fenetických znaků (od *P. austriacus* 70/118, 21/109, od *P. m. alpinus* 45/118, 21/109, od *P. m. macrobullaris* 45/115, 18/109, od *P. kolombatovici* 35/115, 28/109).

Z klíčových diskriminačních znaků zde nalezneme PA1, PA2, PA3, PA4, PA6, PA7, PL3. Struktura fenotypu obsahuje znak podobný VPA1.

Závěr: Pravděpodobně se jedná o druhově homogenní soubor, který odpovídá ve většině charakteristik druhu *P. auritus*. Vykazuje však nižší hodnoty v šířkových rozměrech lebky a také se vyznačuje menším nasálním vykrojením. Mandibulární rozměry jsou zřetelně větší,

ale díky malému počtu kompletních mandibul se zde výrazně uplatňují extrémně veliké kusy Q4hBel_62 a Q4hBel_66. Nejvýraznějším rozdílem zde je jiné zakončení processus angularis.

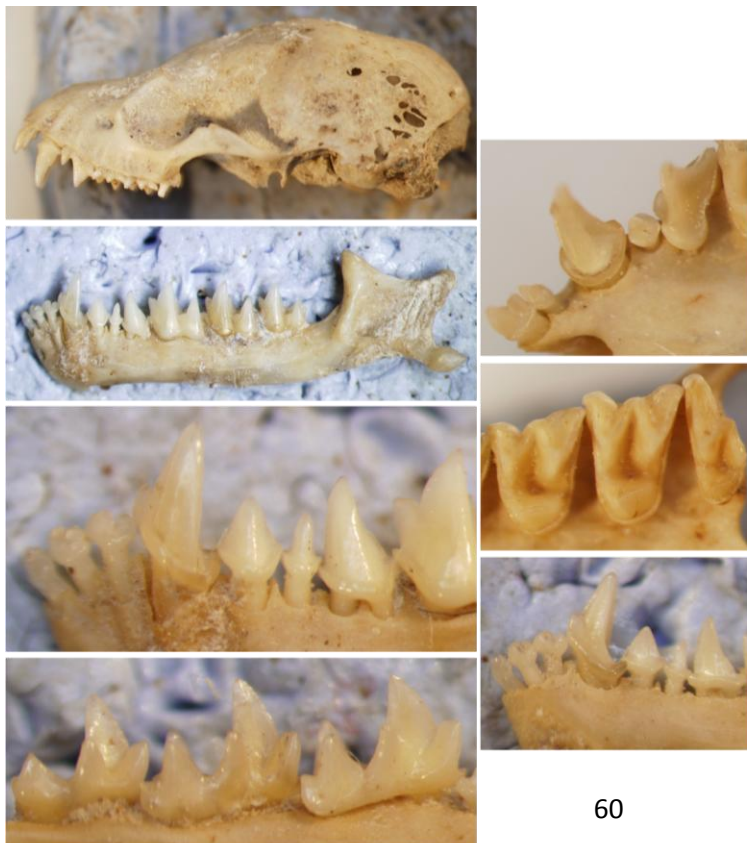
Variační struktura fenotypu:



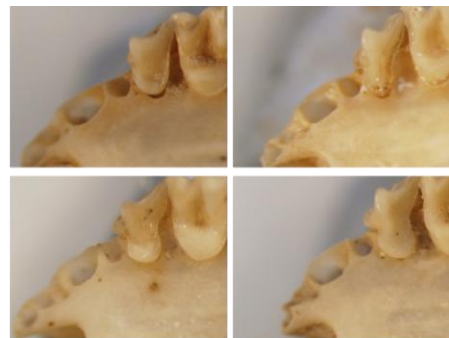
podobnost s VPA1

Typické tvarové charakteristiky (A) a extrémní fenotypy (B) v populaci z lokality Belanská j.:

A



B



Dobšinská ledová jaskyňa (Q4h)

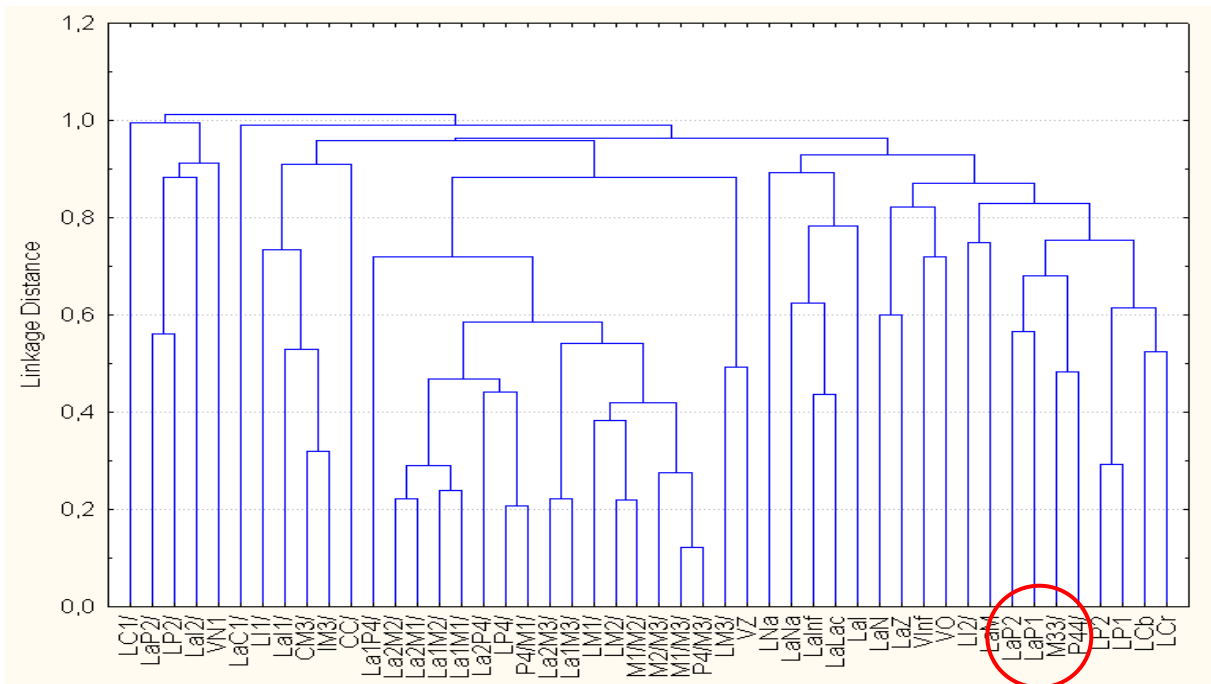
Charakter souboru: Tento obsáhlý soubor je charakteristický naprostou převahou maxilárního materiálu (16 lebek a 53 roster). Z toho 12 lebek je ve výborném stavu, bohužel však ani u jedné není zachována bula tympani ani zuby přední části dentice (I1/ - P2). Dále se zde nacházejí 3 jednotlivé zuby (P2/, C1/, M3/). Materiál spodní čelisti je reprezentován jedinou mandibulou s odlomenou koncovou částí, zachován je processus coronoideus, P/4 a M/3. Většina charakteristik této populace se tedy odvíjí od maxilárních charakteristik.

Morfometrická charakteristika fosilní populace: Stejně jako u předchozí lokality je lebka signifikantně ($p < 0,01$) užší (LaN = 7,88 – 8,76 mm, LaLaC = 4,32 – 5,20 mm) a nasální vykrojení menší (LNa = 1,68 – 2,30 mm, LaNa = 1,54 – 2,02 mm). Ústní patro je delší (LP1 = 5,85 – 6,48 mm). Délka lebky má výrazně větší rozpětí než u *P. auritus* a signifikantně se od něho liší (LCr = 14,90 – 16,53 mm, $p = 0,04011$, $t = -2,13189$), condylobasální délka je zřetelně menší (LCb = 13,72 – 14,80 mm, $p = 0,01607$, $t = 2,55140$). Tvarové charakteristiky lebky odpovídají *P. auritus*. Signifikantně ($p < 0,01$) se dále liší rozměry některých zubů: P/4 je užší (La1P4/ = 0,67 – 0,96 mm), paraconové šířky M1/ a M2/ jsou větší (La1M1/ = 1,19 – 1,46 mm, La2M2/ = 1,40 – 1,67 mm), M3 je kratší (LM3/ = 0,56 – 0,74 mm). Díky tomu je poměr paraconové a metaconové šířky M1/ větší a poměr L/La1M3/ naopak menší než u *P. auritus*. Mesiální hrana P4/ je více prohnutá. Moláry svým tvarem odpovídají *P. auritus*. Mandibulární rozměry, stejně tak i její tvar a tvar spodních zubů spadají do rozmezí druhu *P. auritus*.

Srovnání s recentními taxony: Od *P. auritus* se signifikantně ($P < 0,01$) odlišuje 15/69 dostupných metrických a 5/59 fenetických znaků (od *P. austriacus* 35/69, 13/59, od *P. m. alpinus* 21/69, 18/60, od *P. m. macrobullaris* 23/68, 12/59, od *P. kolombatovici* 13/69, 11/59). Z klíčových diskriminačních znaků zde nalezneme PA3, PA4, PA7. Struktura fenotypu obsahuje znak podobný VPA1.

Závěr: V případě této lokality se zřejmě jedná o druhově jednotnou populaci. Jediným zvláštním kusem je zde Q4hDob_64, jehož LCr je ze všech největší a velmi velké jsou i rozměry zubů, takže by spadaly do druhu *P. austriacus*. Tomu však odporuje tvar zubů. Ostatní kusy ve většině diskriminačních charakteristik odpovídají recentnímu druhu *P. auritus*, ale lebky jsou zřetelně užší, nasální vykrojení menší a moláry širší, stejně jako v případě populace z Belianské jaskyně.

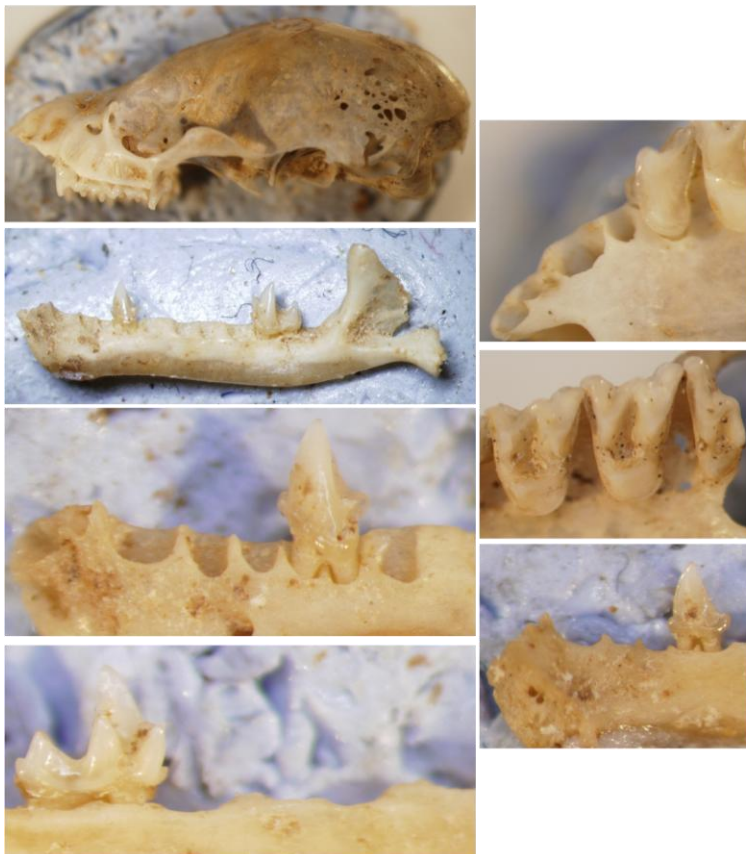
Variační struktura fenotypu:



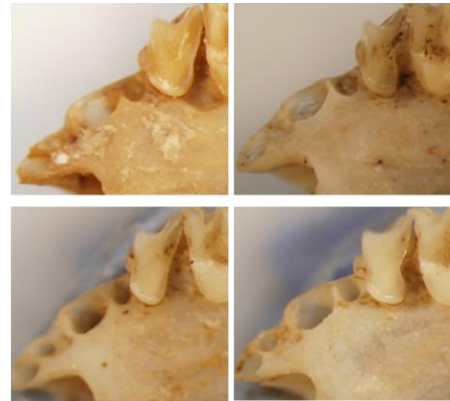
podobnost s VPA1

Typické tvarové charakteristiky (A) a extrémní fenotypy (B) v populaci lokality Dobšinská ledová jeskyně:

A



B



Niedzwiedzia (Q4h)

Charakter souboru: U této lokality je k dispozici srovnatelný počet kusů maxilárního a mandibulárního materiálu. Maxilární je zastoupen 6 rostry, 10 různě zachovalými maxilami a 3 samostatnými moláry. Rostra i maxily obsahují v různé míře P4/ - M3/, ale žádné I1/ - P2/ a zachován není ani žádný zygomatický oblouk. K mandibulárnímu patří 20 mandibul, z nichž velké množství má intaktní processus angularis a coronoideus, ale jsou často bezzubé, a 4 samostatné M/3.

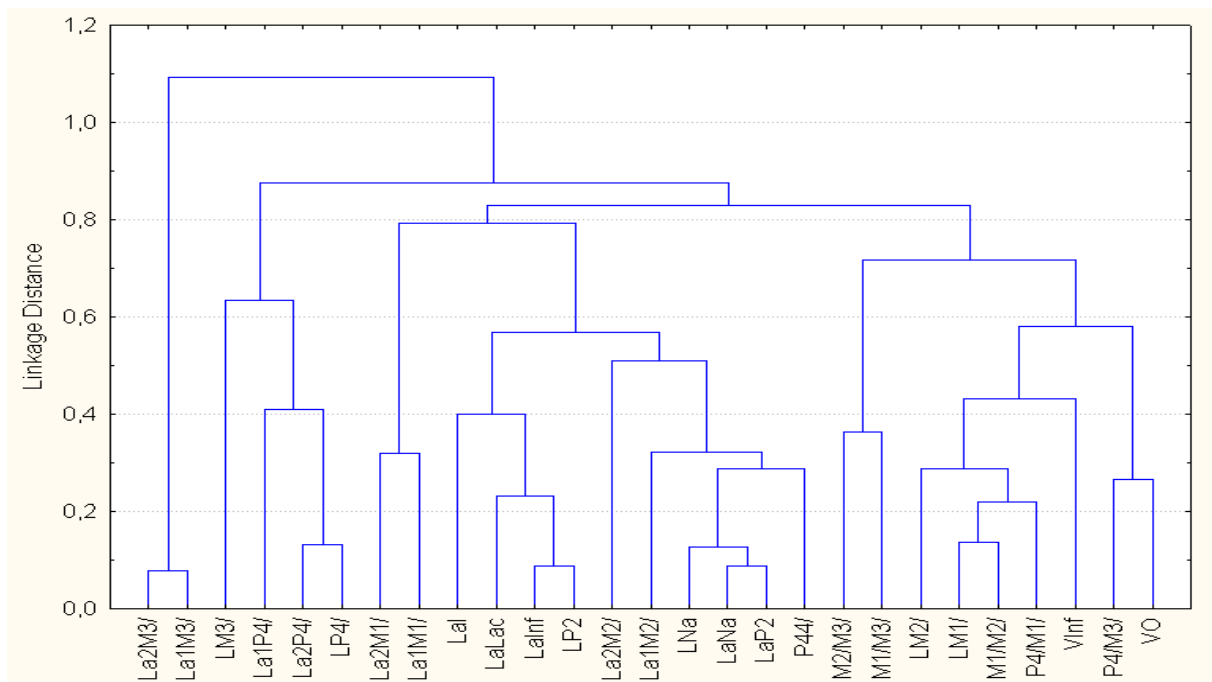
Morfometrická charakteristika fosilní populace: Rostra se od *P. auritus* odlišují menším nasálním vykrojením (LNa = 1,62 – 1,76 mm, LaNa = 1,74 – 2,10 mm).

Foramen infraorbitale víc posunutý dopředu a dolů, lacrymální hřeben svírá ostrý úhel vůči sagitální rovině lebky. Z rozměrů zubů jsou signifikantně ($p < 0,01$) větší paraconová šířka M1/ a M2/ (La1M1/ = 1,30 – 1,59 mm, La1M2/ = 1,47 – 1,71 mm), poměr paraconové a metaconové šířky u M1/ (0,85 – 0,96), kratší M3/ (LM3/ = 0,57 – 0,67 mm) a menší poměr L/la1M3/ (0,39 – 0,50). Mesiální hrana P4/ je velmi výrazně prohnutá, M1/ i M2/ mají pod metaconem velmi vysoký protoconový komplex. Rozdílem na mandibulárním materiálu je v 5 případech existence více otvorů foramen mentale. Delší jsou některé rozměry P/4M/3, M/1M/3 a M/2M/3. P/4M/1 je svou délkou na horní hranici rozpětí pro druh *P. auritus*. Rozměry spodních zubů jsou téměř všechny signifikantně větší ($p < 0,05$): LaP/4 = 0,62 a 0,64 mm, LM/1 = 1,29 – 1,44 mm, LaTrM/1 = 0,72 – 0,85 mm, LaTaM/1 = 0,83 – 0,88 mm, LM/2 = 1,26 – 1,40 mm, LaTrM/2 = 0,75 – 0,86 mm, LaTaM/2 = 0,84 – 0,90 mm, LaTrM/3 = 0,69 – 0,80 mm. Poměr talonidové a trigonidové šířky M/1 a především M/3 (0,75 – 0,85) je na spodní hranici rozpětí pro *P. auritus*. Je však třeba brát na zřetel malý počet zachovalých P/4 – M/3 z této lokality, a tedy možnou nepřesnost statistického zpracování. Tvar P/4 odpovídá *P. auritus*. Hrbol na labiálním cingulu trigonidu M/1 a M/2 je malý nebo chybí, M/2 má výrazný hypoconulid.

Srovnání s recentními taxony: Od *P. auritus* se signifikantně ($P < 0,01$) odlišuje 14/64 dostupných metrických a 10/75 fenetických znaků (od *P. austriacus* 25/64, 12/75, od *P. m. alpinus* 13/64, 10/75, od *P. m. macrobullaris* 9/61, 13/75, od *P. kolombatovici* 12/61, 16/75). Z klíčových diskriminačních znaků zde nalezneme PA4, PA5, PA7, PL3.

Závěr: V případě této lokality se pravděpodobně jedná o druhově homogenní populaci. Lépe zachovalý maxilární materiál, který obsahuje větší množství zubů klíčových pro analýzu, naznačuje její druhovou příslušnost k *P. auritus*. Opět se zde setkáváme s menším nasálním vykrojením a širšími moláry, stejně jako u předchozích lokalit. Foramen infraorbitale je oproti *P. auritus* posunutý dopředu. Mandibulární materiál, především spodní zuby, vykazuje větší velikost než u *P. auritus*. Vzhledem k malému počtu dochovaných zubů však nelze dělat jakékoli další závěry. Vyskytuje se zde opět víc otvorů foramen mentale.

Variační struktura fenotypu:



Typické tvarové charakteristiky (A) a extrémní fenotypy (B) v populaci lokality

Niedzwidzia:

A



B



Karlukovo (Q4)

Charakter souboru: Maxilární materiál je zastoupen jedním bezzubým rostrem, 6 různě zachovalými úločky maxil a samostatným P4/. Žádná z maxil neobsahuje I1/ - P2/.

V nálezech z této lokality výrazně převažuje mandibulární materiál, který sestává z 34 mandibul a jejich úlomků a 5 samostatných zubů. Žádná z mandibul nemá I/1 – P/3, pouze u 3 je processus angularis, u 10 processus coronoideus. Naprostá většina mandibul je úplně bezzubá, vzácně se zachovaly P/4 – M/3. Vzhledem k tomu je množství informací získaných z této lokality výrazně menší, než by odpovídalo množství nalezených kusů.

Morfometrická charakteristika fosilní populace: Z maxilárních rozměrů se tato populace signifikantně ($p < 0,01$) odlišuje od *P. auritus* především paraconovou šířkou M1/ a M2/ (La1M1/ = 1,40 – 1,45 mm, La1M2/ = 1,57 – 1,70 mm) a dále metaconovou šířkou M1/ (La2M1/ = 1,54 – 1,79 mm). Také poměry těchto šířek jsou výrazně větší (La1M1/ / La2M1/

= 0,81 – 0,92, La1M2/ / La2M2/ = 0,91 – 0,96). Délky M1/ a M2/ jsou na horní hranici rozpětí, tvar molárů odpovídá *P. auritus*. U 3 roster, u nichž je možné srovnání, je odlišná poloha foramen infraorbitale, který je posunutý více dopředu a dolů než u všech recentních evropských taxonů. Podobná situace se vyskytuje u předchozí lokality. U 2 ze 3 P4/ je patrný mesio palatální hrot a mesiální hrana všech je silně prohnutá.

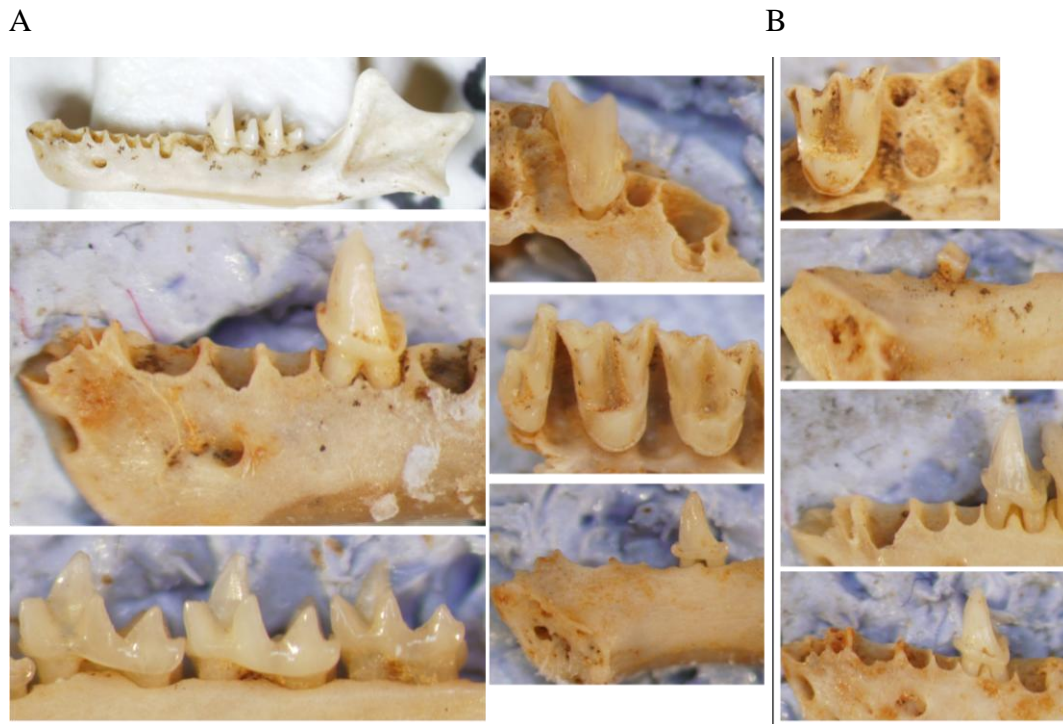
Mandibuly, u kterých je takové měření možné, se od *P. auritus* signifikantně ($p < 0,01$) odlišují v těchto rozměrech: Vmd/2, P/4M/3, M/1M/3, M/2M/3, M/1M/2, ve všech případech jsou větší. v 10 případech z 27 se vyskytuje víc otvorů foramen mentale. Processus angularis je ve 3 dostupných případech na konci výrazně rozšířený. Jediný zachovalý P/3 (kus Q4Kar_42) je širší (LaP/3 = 0,43 mm) a jeho cingulum vybíhá na distální straně výrazně nahoru, stejně jako tomu je u obou poddruhů *P. macrobullaris*. Labiální cingulum P/4 je jak oblé, tak rovné i prohnuté nahoru. 1 z 5 P/4 je delší (0,89 mm), 2 z 5 M/1 rovněž (1,41 a 1,50 mm). Z rozměrů zubů jsou signifikantně ($p < 0,01$) větší LaP/4, trigonidová a talonidová šířka M/1 i M/2, LaTrM/3, délka M/2 a M/3. M/2 má výrazný hypoconulid. LaTaM/3 odpovídá *P. auritus*, což znamená menší poměr LaTaM/3 / LaTrM/3 (0,74 – 0,86), a tedy relativně redukovanější M/3. Míra redukce spadá jak do rozmezí druhu *P. austriacus*, tak i *P. macrobullaris* a *P. kolombatovici*. Mesiální hrana paraconidu M/3 svírá v některých případech ostrý úhel s distální hranou talonidu. Od druhu *P. macrobullaris macrobullaris* se odlišuje tato populace v 11 ze 48 dostupných metrických znaků (LaP2, La1M1/, La1M2/, Lmd, P/4M/3, M/1M/2, LaP/4, LaTrM/1, LaTrM/2, LaTrM/3, LaTaM/3) a dále v poměrech šířek spodních i svrchních M1 a M2 a La/LP/4. Neodpovídá ani tvar M1/, M2/ a P/4.

Srovnání s recentními taxony: Od *P. auritus* se signifikantně ($P < 0,01$) odlišuje 18/64 dostupných metrických a 10/73 fenetických znaků (od *P. austriacus* 9/64, 8/73, od *P. m. alpinus* 13/64, 6/73, od *P. m. macrobullaris* 10/61, 6/73, od *P. kolombatovici* 11/61, 13/73). Z klíčových diskriminačních znaků zde nalezneme PA4, PL3, PL4 (=PM3), PA7, PL5 (=PM4).

Závěr: Je nepravděpodobné, že se v případě lokality Karlukovo jedná o populaci druhu *P. auritus*. Nejvýraznějším důkazem je především tvar cingula P/2, P/3 a P/4, dále míra redukce M/3, rozměry molárů a pozice foramen infraorbitale. Zároveň lze vyloučit příslušnost ke druhu *P. austriacus*, neboť rozměry maxil a mandibul jsou oproti tomuto druhu malé. Tyto rozměry se nejlépe shodují s druhem *P. macrobullaris macrobullaris*. Pro formulování jakýchkoliv závěrů ohledně druhové totožnosti této populace by byl nutný rozsáhlejší dobře

zachovaný materiál. Je možné, že v případě této lokality se nejedná o druhově homogenní skupinu a nálezy jsou směsí více druhů. Jisté je, že kus Q4Kar_42 patří ke druhu *P. macrobullaris*, u ostatních se bohužel nezachovaly P/2 a P/3, které jsou klíčové pro spolehlivou identifikaci tohoto druhu.

Typické tvarové charakteristiky (A) a extrémní fenotypy (B) v populaci lokality Karlukovo:



Kateřinská jeskyně (Q4h)

Charakter souboru: K dispozici jsou 4 rostra, která v různé míře obsahují P4/ - M3/. Žádné z nich nemá zachovány I1/ - P2/ ani zygomatický oblouk.

Morfometrická charakteristika fosilní populace: Ani jedno ze čtyř zkoumaných roster se úplně neshoduje s druhem *P. auritus*. Ve třech případech se však jedná o ojedinělé drobné rozdíly ve velikosti, které jsou těsně nad hranicí maxima u druhu *P. auritus*. Z těchto tří roster si zaslouží pozornost kus Q4hKat_3, který má velmi výrazně prohnutý distální okraj M1/, což se u druhu *P. auritus* nevyskytuje a může se vyskytnout u *P. austriacus*. Avšak rozměry čelisti a zubů případnou příslušnost ke druhu *P. austriacus* nepodporují, protože jsou výrazně menší. Nejzajímavějším kusem z této lokality je bezesporu Q4hKat_2, který v 11/32 dostupných metrických znacích přesahuje rozmezí u druhu *P. auritus*. Významné jsou především větší velikost M1/ (LM1/ = 1,43 mm, La1 m1/ = 1,46 mm) a širší M2/ (La1M2/ = 1,72 mm) a M3/

($La1M3/ = 1,6$ mm). Díky tomu je také větší vzdálenost mezi moláry. Tyto hodnoty spadají do rozpětí druhu *P. austriacus*. Poměr $LM3/ / La1M3/$ dosahuje pouze hodnoty 0,39, což je extrémně málo a odpovídá to pouze hodnotám u obou poddruhů *P. macrobullaris*. P4/ má neobvyklý tvar – jeho distální hrana je úplně rovná (což se ovšem vzácně vyskytuje u většiny druhů) a je zde patrný mesiopalatální hrot.

Srovnání s recentními taxony: Z klíčových diskriminačních znaků zde nalezneme PA4.

Závěr: Nelze jednoznačně tvrdit, že se v případě lokality Kateřinská jeskyně jedná o druhově homogenní populaci. Nebýt kusu Q4hKat_2, daly by se zbývající nálezy s jistými výhradami (tvar M1/ v jednom případě) přiřadit ke druhu *P. auritus*. 4hKat_2 se odlišuje v mnoha znacích, jež však tvoří mozaiku více druhů. Bohužel zde nezůstaly zachovány klíčové části lebky, které by dovolovaly přesnější determinaci (přední část zubní řady, bula tympani). Tento kus tedy nelze druhově určit.

Sovinec 12 (Q4)

Charakter souboru: V nálezech z této lokality převažuje maxilární materiál, který je zastoupen 2 lebkami, 5 rostry a 10 samostatnými zuby (především I1/ a C1/). Mandibulární obsahuje pouze 2 mandibuly, z nichž jedna je kompletní, ale bezzubá, druhá je ulomená a obsahuje P/2, P/3, M/2 a M/3. Při zpracovávání materiálu z této lokality se ukázalo problematickým nastavení samostatných C1/ do polohy, která by odpovídala pozici v čelisti.

Morfometrická charakteristika fosilní populace: Maxilární materiál se od *P. auritus* odlišuje především menším nasálním vykrojením ($Lna = 1,72 - 2,00$ mm, $LaNa = 1,58 - 1,90$ mm) a širšími M1/ – M3/. Zygomatický oblouk v jednom případě odpovídá *P. auritus*, ve druhém má méně výrazné středové zesílení. Vzdálenost P/4M/3 je poněkud větší (2,27 – 2,45mm). Poměr $La/LC1/$ je menší (0,72 – 0,77), zde je však třeba vzít v úvahu výše zmíněné komplikace s odpovídající pozicí. Mesostyl M/2 je zanořený hluboko pod úroveň metaconového záhybu. Liší se také poměr $LM3/ / La1M3/$ (0,41 – 0,44) a ve 2 případech svírá metaconový hřeben M3/ ostrý úhel s mesiální hranou zubu. Ostatní maxilární metrické a fenetické znaky odpovídají *P. auritus*.

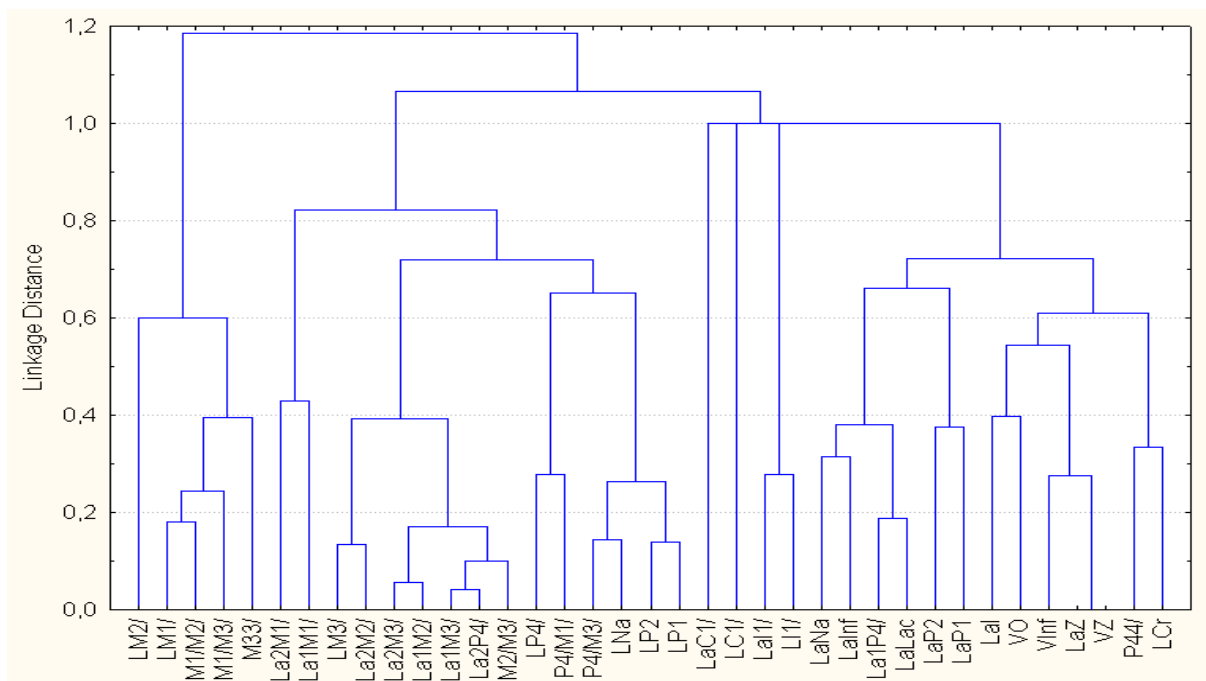
Mandibulární rozměry spadají do druhu *P. auritus*, výjimkou je mírně větší vzdálenost M/2M/3 (2,62mm). Cingulum P/3 se téměř nepřekrývá s P/2, což je pro *P. auritus* netypické,

jeho tvar mu však odpovídá, stejně jako rozměry a tvar premolárů. M/1 je delší (LM/1 = 1,41mm), šířky M/2 a rozměry M/3 jsou na horní hranici pro druh *P. auritus*.

Srovnání s recentními taxony: Od *P. auritus* se signifikantně ($P < 0,01$) odlišuje 12/70 dostupných metrických a 2/67 fenetických znaků (od *P. austriacus* 20/70, 10/67, od *P. m. alpinus* 8/70, 6/68, od *P. m. macrobullaris* 8/69, 8/67, od *P. kolombatovici* 8/69, 9/67). Z klíčových diskriminačních znaků zde nalezneme PA2, PA3, PA4, PL2 (=PM2), PA5, PA6.

Závěr: Většina rozměrů obou čelistí odpovídá druhu *P. auritus*, nasální vykrojení je menší, svrchní moláry jsou poněkud širší a spodní větší, stejně jako je tomu u dalších fosilních populací z tohoto období. Nejvýznamnějším rozdílem oproti recentnímu *P. auritus* je ve 2 případech jiný tvar M3/.

Variační struktura fenotypu:



Typické tvarové charakteristiky (A) a extrémní fenotypy (B) v populaci lokality Sovinec 12:

A



B



Jizbáň (Q4h)

Charakter souboru: Maxilární materiál je zastoupen 1 lebkou, 4 rostry, 3 maxilami a 6 samostatnými zuby (včetně I1/ a C1/). V čelistech jsou dobře zachovány P4/ - M3/, ve dvou případech se zachoval zygomatický oblouk. Mandibulární materiál převažuje – jedná se o 29 mandibul a jejich úlomků a 18 spodních zubů (většinou C/1a P/2). Mandibuly jsou v dobrém stavu, intaktní je relativně velké množství P/4 – M/3 a dokonce několik zubů z přední části dentice.

Morfometrická charakteristika fosilní populace: Z maxilárních rozměrů a rozměrů svrchních zubů se tato populace odlišuje od *P. auritus* především delším P4/ (LP4/ = 1,02 – 1,21 mm).

Tím se také zvětšuje vzdálenost P4/M3/ a P4/M1/. Foramen infraorbitale je položen poněkud níže. I1/ má nízký druhý hrot, což odpovídá *P. auritus*. Tvar premolárů i M1/ a M2/ také odpovídá tomuto druhu. M3/ je širší (L/La1M3/ = 0,43 – 0,49) a jeho metaconový hřeben svírá v některých případech ostrý úhel s mesiální hranou zubu, čímž se podobá *P.*

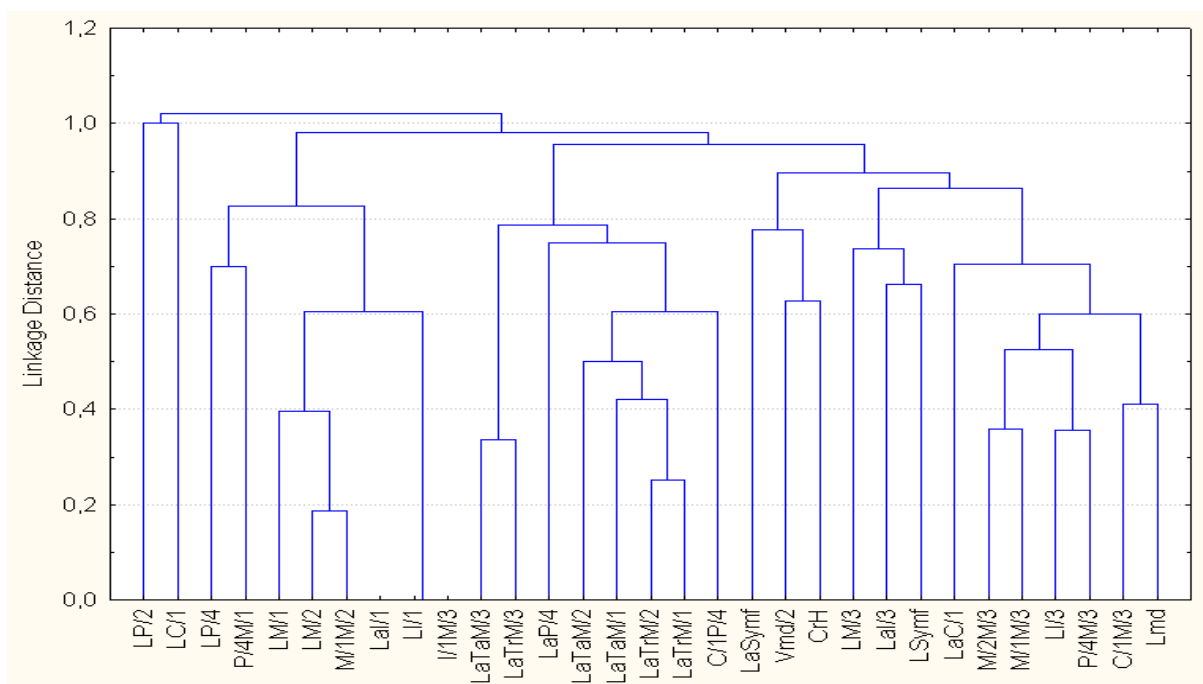
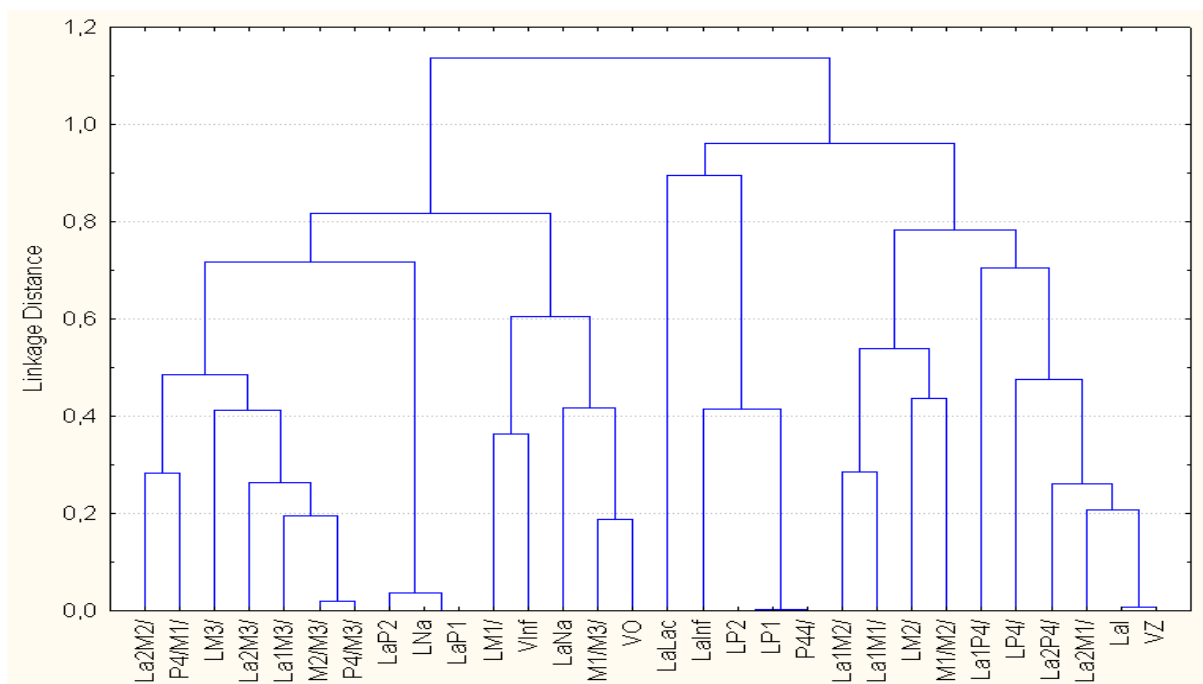
macrobullaris. Mandibula je delší (Lmd = 9,97 – 11,03 mm), processus coronoideus vyšší než

u *P. auritus* (CrH = 2,74 – 3,14 mm) a ostřeji zakončený. Processus angularis je široký s rovnými nebo mírně zvlňenými hranami, ke konci se nerozšiřuje. V 1 případě se vyskytly 2 otvory foramen mentale. Větší jsou také vzdálenosti P/4M/3, M/1M/3, M/2M/3, M/1M/2. C/1 jsou větší a ve 2 případech mírně prohnuté dozadu. P/2 má v jednom případě (Q4hJiz_70) poměrně výrazný distální výběžek cingula, cingula ostatních P/2 a P/3 odpovídají *P. auritus*. P/3 je protáhle oválný, velmi krátký a široký (poměr La/LP3/ = 1,63). S výjimkou LP/4 jsou všechny rozměry P/4 a spodních molárů signifikantně ($p < 0,01$) větší než u *P. auritus*. Tyto rozměry však dobře neodpovídají ani druhu *P. austriacus*, délky molárů spadají do rozmezí pro *P. macrobullaris*, ale jsou širší. Talonid je redukovanejší než u *P. auritus* (LaTaM/3 / LaTrM/3 = 0,75 – 0,89), průměrná hodnota tohoto indexu se shoduje s průměrem pro *P. m. alpinus*. Tvar P/4 a spodních molárů odpovídá *P. auritus*, ale M/2 má velmi výrazný hypoconulid.

Srovnání s recentními taxony: Od *P. auritus* se signifikantně ($P < 0,01$) odlišuje 22/93 dostupných metrických a 10/97 fenetických znaků (od *P. austriacus* 28/93, 14/97, od *P. m. alpinus* 21/93, 11/97, od *P. m. macrobullaris* 16/90, 8/97, od *P. kolombatovici* 22/90, 20/97). Z klíčových diskriminačních znaků zde nalezneme PA2, PA3, PA4, PL2 (=PM2), PA6, PL4 (=PM3), PA7, PL5 (=PM4).

Závěr: Velké množství metrických charakteristik této lokality výrazně přesahuje rozpětí druhu *P. auritus*, obzvláště patrné je to na rozměrech mandibuly a spodních zubů. Druhově specifické charakteristiky, jako je tvar M3/ a míra redukce M/3 odpovídají v některých případech druhu *P. macrobullaris*. Naopak tvar I1/, P/4, cingulum P/3 a tvar molárů odpovídají *P. auritus*. Cingulum P/2 vykazuje v jednom případě tvar blízcí se druhu *P. macrobullaris*, ostatní odpovídají *P. auritus*. Vzhledem k tomu, že velká část údajů pochází ze samostatných zubů, je možné, že se v případě této lokality jedná o pozůstatky více druhů.

Variační struktura fenotypu:

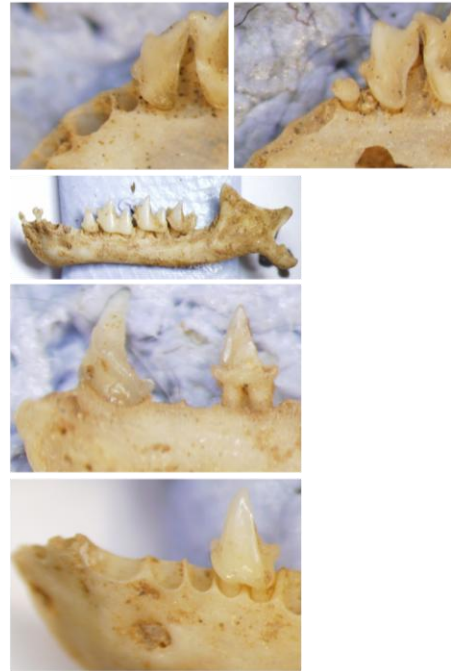


Typické tvarové charakteristiky (A) a extrémní fenotypy (B) v populaci lokality Jizbáň:

A



B



Javoříčko – Zkamenělý zámek (Q4)

Charakter souboru: Jedná se o 3 relativně dobře zachovalé maxily. Jedna z nich obsahuje kompletní řadu zubů P2/ - M3/, další P4/ - M3/ a třetí P4/ - M2/. Z těchto tří kusů se tedy dalo získat poměrně velké množství informací.

Morfometrická charakteristika fosilní populace: Maxila Q4ZkaZ_3

má větší vzdálenosti P/4M/ (4,31 mm) a M/2M/3 (2,27mm), maxila Q4ZkaZ_2 má širší P4/ (La1P4/ = 0,92 mm) a paracon M1/ (La1M1/ = 1,47 mm), maxila Q4ZkaZ_1 delší M2/ (LM2/ = 1,47 mm). Ostatní metrické rozměry odpovídají druhu *P. auritus*. U 2 M2/ se liší poměr jejich paraconové a metaconové šířky (La1M2/ / La2M2/ = 0,9 a 0,93 mm), což přesahuje poměry u všech recentních taxonů a odpovídá pouze typové sérii *P. abeli*. Foramen infraorbitale je posunut více dopředu a dolů, přední okraj orbity je také více vpředu. Tvar P4/ a molárů odpovídá *P. auritus*.

Srovnání s recentními taxony: Z klíčových diskriminačních znaků zde nalezneme PA4.

Závěr: Důležitě diskriminační kritérium, jakým je tvar a šířka M3/ řadí tyto kusy ke druhu *P. auritus*. Nejvýraznějším rozdílem je posun orbity a foramen. Pro spolehlivé určení by bylo nutné prozkoumat větší množství nálezů z této lokality.

Studnisko 2 (Q4h)

Charakter souboru: Materiál obsahuje 2 rostra se zachovalými P4/ – M3/ a dále 5 mandibul, u nichž zůstala zachována i část předních zubů (I/1 – P/3). Kromě toho obsahují také P/4 – M/3.

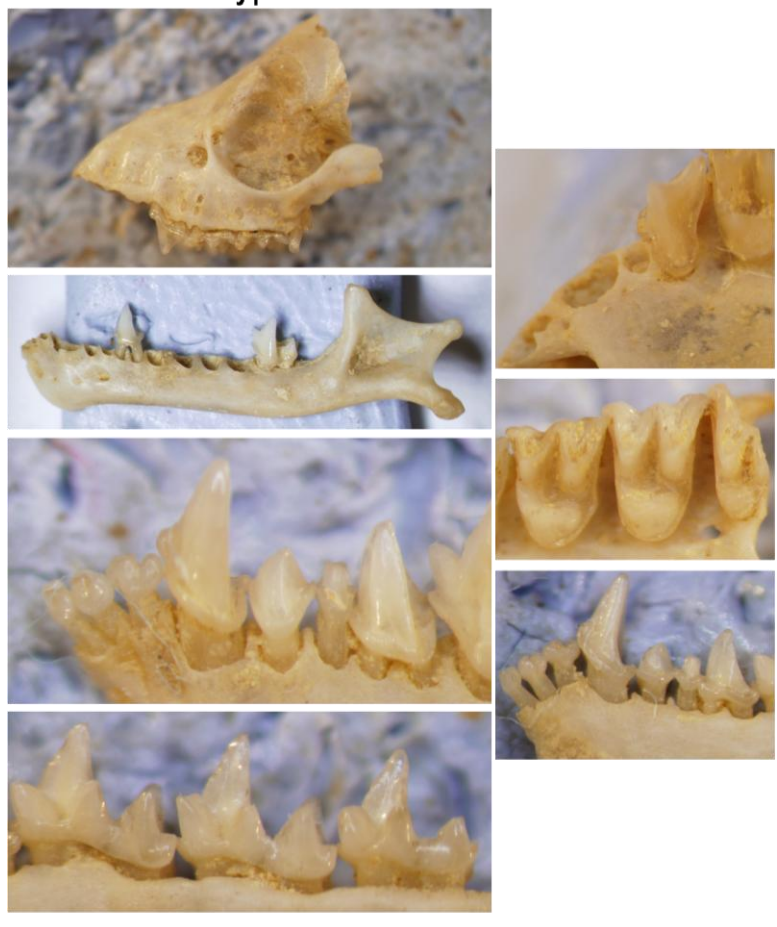
Morfometrická charakteristika fosilní populace: Rostrum Q4hStu2_1 spadá ve všech metrických rozměrech do rozpětí druhu *P. auritus*. Druhé dostupné rostrum (Q4hStu2_2) se odlišuje velmi dlouhým P4/ (LP4/ = 1,20 mm), což odpovídá pouze druhu *P. austriacus* nebo *P. macrobullaris macrobullaris*. Šířky jeho M1/ a M2/ jsou na horní hranici rozpětí pro druh *P. auritus*. Délka a paraconová šířka M1/ jsou téměř totožné (LM1/ = 1,38 mm, La1M1/ = 1,36 mm), což je naopak typické pro *P. auritus*. Distální okraje M1/ jsou silně vypouklé a mají výrazné zesílení cingula v hypoconové oblasti. M3/ je široký, jeho poměr L/La = 0,43 a jeho metaconový hřeben M3/ svírá v jednom případě ostrý úhel s mesiální hranou zubu. Mandibuly jsou poněkud delší (Lmd = 9,79 – 10,55 mm) než u *P. auritus* a větší jsou také téměř všechny vzdálenosti spodních zubů. Ve 2 případech se zde vyskytuje více otvorů foramen mentale. 1 ze 4 dostupných processus angularis má velmi výrazně zvlněnou hranu, všechny se ke konci rozšiřují. Velikost všech I/1 - P/3 odpovídá *P. auritus*, výjimkou je jeden I/2, který je větší (LI/2 = 0,35 mm, LaI/2 = 0,53 mm). Významným rozdílem je však poměr La/LC/1 u kusu Q4hStu2_6, který dosahuje hodnoty 1,11, což odpovídá pouze poddruhu *P. macrobullaris macrobullaris*. Velikost P/2 je na horní hranici pro *P. auritus*. Cingulum P/2 a P/3 kusu Q4hStu2_6 vybíhá nahoru v distální části, nemá však labiální cingulum tvaru V, což je typické pro oba poddruhy *P. macrobullaris*. U ostatních kusů odpovídá cingulum *P. auritus*. Také poměr La/L jak P/2 (1,02 – 1,08), tak i P/3 (1,26 – 1,48) odpovídá pouze *P. auritus*. Velikost P/4 – M/3 je na horní hranici *P. auritus* nebo větší, nejlépe by tyto velikosti spadaly do druhu *P. austriacus*. Tvarem P/4 a spodních molárů se tyto kusy zásadně neliší od *P. auritus*.

Srovnání s recentními taxony: Z klíčových diskriminačních znaků zde nalezneme PA3, PA4, PL2 (=PM2), PA5, PA6, PA7.

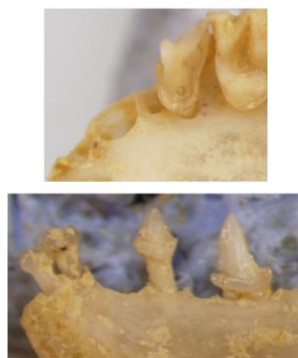
Závěr: Materiál z této lokality je svými charakteristikami velmi různorodý. Jsou zde pomíchány typické indexové znaky druhů *P. auritus* a *macrobullaris*. Z dostupných znaků se dají kusy Q4hStu2_1 a Q4hStu2_7 určit jako *P. auritus*. U ostatních kusů nelze spolehlivě rozhodnout, pro další závěry ohledně této lokality by bylo potřeba prozkoumat další nálezy.

Typické tvarové charakteristiky (A) a extrémní fenotypy (B) v populaci Studnisko 2:

A



B



Balcarka (Q4)

Charakter souboru: Materiál z této lokality obsahuje 2 bezzubé maxily, na nichž obou je zachován foramen infraorbitale. Dále 17 úlomků mandibuly, na kterých jsou v různé míře zachovány processus coronoideus a P/4 – M/3. Celkem se jedná o 3 P/4 a 8 molárů. Processus angularis je intaktní v jediném případě, I/1 – P/3 se zde nenachází vůbec. Naprostá většina úlomků je bez zubů a většinou nenese prakticky žádnou použitelnou informaci.

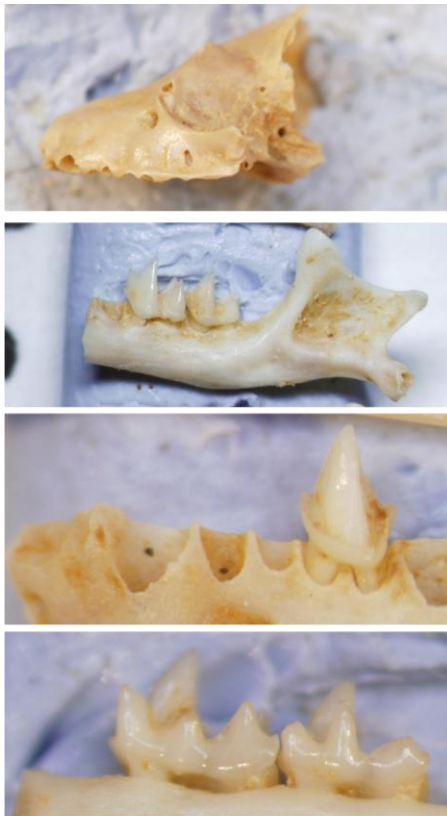
Morfometrická charakteristika fosilní populace: Velmi pozoruhodná je zde pozice foramen infraorbitale vůči orbitě. Jejich spodní okraje jsou téměř na stejné úrovni, což je stav, který se u recentních druhů vůbec nevyskytuje. Jednou se tento jev objevil v typové sérii *P. abeli* a velmi vzácně byl zaznamenán i na 5 dalších fosilních lokalitách (Belianská jaskyňa, Karlukovo, Jizbáň, Javoříčko, Urwista). Dalším rozdílem oproti *P. auritus* je, že se zde ve dvou případech vyskytují 2 otvory foramen mentale. Processus coronoideus i jediný zachovalý processus angularis odpovídají svým tvarem *P. auritus*, ale processus coronoideus je ve 2 případech vyšší (3,11 a 3,15 mm). Téměř všechny vzdálenosti zubů (8/10 dostupných rozměrů) přesahují rozmezí *P. auritus*, což je dáno větší délkou molárů. P/4 odpovídají velikostí i tvarem situaci u *P. auritus*, pouze ve 2 případech jsou nepatrně širší (0,65 mm). Moláry jsou větší (LM/1 = 1,40 – 1,49 mm. LM/2 = 1,38 – 1,40 mm, LM/3 = 1,18 – 1,32 mm), poměry jejich talonidových a trigonidových šířek odpovídají *P. auritus*. Moláry u mandibuly Q4Bal_6 mají linguální bázi mírně vypouklou.

Srovnání s recentními taxony: Z klíčových diskriminačních znaků zde nalezneme PA5, PA7.

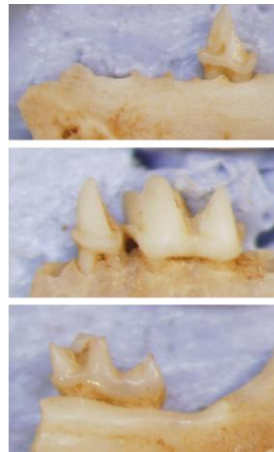
Závěr: Vzhledem ke svému fragmentárnímu stavu poskytuje materiál z Balcarky jen velmi omezené množství informací, a to i přes relativně vysoký počet jednotlivých nálezů. Od *P. auritus* se liší pouze poněkud větší velikostí, především u molárů. Nejvýraznějším rozdílem je však pozice foramen infraorbitale, která neodpovídá žádnému recentnímu taxonu. Vzhledem k výskytu tohoto znaku ojediněle v různých obdobích a na různých lokalitách je možné, že se jedná pouze o neobvyklý tvar, který nenes taxonomickou informaci

Typické tvarové charakteristiky (A) a extrémní fenotypy (B) v populaci lokality Balcarka:

A



B



Ochozská jeskyně (Q4h)

Charakter souboru: Jedná se o jednu mandibulu se zachovanými P/4, M/1 a M/2. Mandibula je kompletní, to jest včetně processus coronoideus a processus angularis.

Morfometrická charakteristika fosilní populace: K dispozici je celkem 48 metrických a nemetrických znaků. Pouze 9 z 20 metrických znaků spadá do rozpětí druhu *P. auritus* a neodpovídají ani poddruhu *P. macrobullaris alpinus*. Svou velikostí spadají pouze do *P. austriacus* nebo na horní hranici pro *P. macrobullaris macrobullaris*. Významné jsou především velké rozměry molárů (LM/1 = 1,5 mm, LM/2 = 1,49 mm). Větší délce pak odpovídá i proporčně větší talonidová a trigonidová šířka. P/4 odpovídá svým tvarem druhu *P. auritus*, je pouze o něco širší (LaP/4 = 0,69 mm). Fenetické znaky se také liší od typických charakteristik druhu *P. auritus*. Lingvální báze molárů je rovná, hrbol na labiálním cingulu trigonidu je extrémně dobře vyvinutý, hypoconulid M/2 je mohutný. Vyskytují se zde 3 otvory foramen mentale a velmi ostře zalomený angulus mandibulae, který je u *P. auritus*

obvykle téměř rovný. Processus angularis má téměř rovné hrany a na konci se mírně rozšiřuje, processus coronoideus je tupě zakončený, což odpovídá *P. auritus*.

Srovnání s recentními taxony: Z klíčových diskriminačních znaků zde nalezneme PA5, PA7.

Závěr: Mandibula svými rozměry přesahuje rámec druhu *P. auritus* a ani tvar molárů mu příliš neodpovídá. Naopak pro příslušnost k tomuto druhu svědčí tvar processus coronoideus a P/4. Zvláštností je výrazné zalomení spodní čelisti, které se v takové míře vyskytuje pouze u recentního *P. kolombatovici* a v typové sérii *P. abeli*. Bližší druhové určení není možné.

1.2.B. Období Q3 (střední pleistocén)

K dispozici je záznam ze 4 lokalit. Ve všech případech se jedná o mandibulární materiál, jehož počet nepřesahuje 10 kusů na lokalitu. Navíc je tento materiál, obzvláště v případě lokality Koněprusy, značně úlomkovitý.

Turoid (Q3)

Charakter souboru: K dispozici je 8 různě zachovalých úlomků mandibul, které ovšem obsahují pouze malé množství intaktních zubů (celkem 10), a dále 1 ulomený M/3.

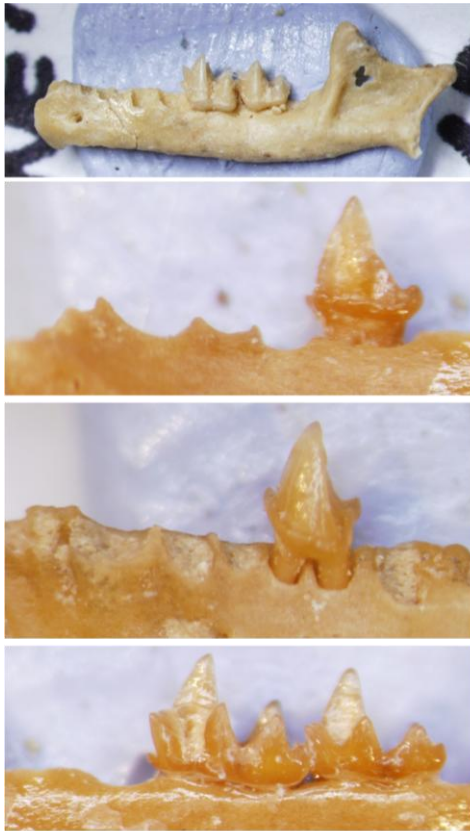
Morfometrická charakteristika fosilní populace: Na žádné z mandibul se nevyskytuje více otvorů foramen mentale. Mandibula je vyšší než u *P. auritus* (1,28 – 1,50mm), jediná dostupná CrH = 0,30 mm, což je na horní hranici pro tento druh. Totéž platí o šířce P/4, rozměrech M/2 a délce M/3 (LaP/4 = 0,56 – 0,64 mm, LM/2 = 1,33 – 1,39 mm, LM/3 = 1,15 – 1,31 mm). Cingulum 3 ze 4 P/4 je z linguální strany rovné, z labiální strany je u všech rovné až oblé. Hypoconulid u všech molárů je výrazný, mesiální hrana trigonidu M/3 je rovná, což se u *P. auritus* vyskytuje.

Srovnání s recentními taxony: Z klíčových diskriminačních znaků zde nalezneme PA7.

Závěr: Velikostně spadají tyto mandibuly na horní hranici rozpětí pro druh *P. auritus*, pouze jsou vyšší. Fenetické znaky (tvar P/4, molárů) tomuto druhu rovněž odpovídají.

Typické tvarové charakteristiky (A) a extrémní fenotypy (B) v populaci Turoid NE:

A



B



Koněprusy KN 2/3 Nová propast (Q3)

Charakter souboru: Z této lokality pocházející materiál je jen maxilární, je však ve velmi špatném stavu a poskytuje pouze velmi omezené množství informací. Jedná se o neúplnou maxilu bez zubů, dva samostatné M3/, a M1/, dva úlomky M2/ a úlomek M1/.

Morfometrická charakteristika fosilní populace: M1/ je poněkud širší než u *P. auritus* (La1M1/ = 1,44 mm, La2M2/ = 1,67 mm), ale poměr protoconové a metaconové šířky (0,86) a tvar zubu situaci a *P. auritus* odpovídají. Oba M3/ tvarem i rozměry spadají do rozmezí druhu *P.auritus*, totéž platí pro dostupné znaky na M2/.

Srovnání s recentními taxony: Z klíčových diskriminačních znaků zde nalezneme PA4.

Závěr: Všechny dostupné rozměry s výjimkou šířky M1/ odpovídají *P. auritus*. Nejvýznamnějším argumentem pro zařazení do tohoto druhu je tvar M3/.

Lažánky 2 (Q3)

Charakter souboru: K dispozici je 7 různě zachovalých úlomků mandibul. 1 je zcela bezzubý a nenes prakticky žádnou informaci, 2 obsahují i zuby přední části dentice, ostatní v různé míře P/4 – M/3. Ani v jedné případě není zachován processus coronoideus ani angularis. Jediný dostupný C/1 je bohužel odlomený a nelze tudíž zjistit důležité informace o jeho tvaru a prohnutí.

Morfometrická charakteristika fosilní populace: Dostupné rozměry mandibuly a vzdálenosti zubů se pohybují na horní hranici pro druh *P. auritus* nebo ji mírně překračují (P/4M/3 = 4,47 – 4,61 mm, M/1M/3 = 3,76; 3,78 mm, P/2P/3 = 0,92 mm, P/4M/1 = 2,09 – 2,18 mm). V jednom případě se vyskytly 2 otvory foramen mentale. P/2 je široký (LaP/2 = 0,57 mm). P/4 a moláry spadají svou velikostí mezi větší rozměry *P. auritus* (LP/4 = 0,73 – 0,85 mm, LM/1 = 1,38; 1,40 mm, LM/2 = 1,35; 1,48 mm, LM/3 = 1,13 – 1,17 mm). Poměry délek a šířek všech zubů a jejich tvar odpovídají *P. auritus*, pouze labiální cingulum P/4 je ve 2 případech mírně prohnuté nahoru.

Srovnání s recentními taxony: Z klíčových diskriminačních znaků zde nalezneme PA6, PA7, PL5 (=PM4).

Závěr: Tvarové a indexové charakteristiky se v naprosté většině případů shodují s druhem *P. auritus*, metrické rozměry jsou na horní hranici pro tento druh. Není zde žádná jednoznačná indicie, která by naznačovala příslušnost k jinému druhu.

Mladeč (Q3)

Charakter souboru: K dispozici je samostatný C/1 a tři úlomky mandibuly, z nichž jeden obsahuje dobře zachovanou řadu zubů P/4 – M/3. Zbylé dva sice obsahují zuby (jeden M/1 a M/3, druhý M/1 a M/2), ale ty mají ulámané hroty a jsou velmi silně erodované. Jedna z mandibul má intaktní processus coronoideus.

Morfometrická charakteristika fosilní populace: Rozdílem oproti *P. auritus* je špičaté zakončení processus coronoideus. Další odlišnosti jsou ve větších vzdálenostech zubů (P/4M/3 = 4,54 mm, M/1M/3 = 3,93 a 3,81 mm) a větších velikostech molárů (LM/1 = 1,44 a 1,45 mm, LM/2 = 1,44 mm, LM/3 = 1,18 a 1,25 mm). Trigonidová a talonidová šířka jsou také příslušně zvětšené a jejich poměr vůči délce spadá do rozmezí *P. auritus*. Totéž platí pro

tvárové charakteristiky molárů a C/1. P/4 je široký (0,65 mm), poměr jeho La/L je 0,89, má tedy téměř kruhový průřez. Jeho cingulum je z linguální strany silně prohnuté, z labiální oblé.

Srovnání s recentními taxony: Z klíčových diskriminačních znaků zde nalezneme PA3, PA7.

Závěr: Z dostupných údajů je zřejmé, že se nálezy velikostně liší od druhu *P. auritus*. Jediným fenetickým rozdílem je však špičaté zakončení processus coronoideus. Vzhledem k tomu, že v nálezě je processus coronoideus zachován jen v jednom případě, není možné usuzovat, zda se jedná o typický znak této populace nebo pouze individuální odchylku.

1.2.C. Období Q2 (mladší úsek spodního pleistocénu)

K dispozici je záznam pouze z několika nalezišť lokality Koněprusy a 2 kusy z lokality Skalka A. Materiál je pouze mandibulární a značně fragmentární.

Koněprusy C718H, C718H3, C718H7, C718sp., Jižní komín (Q2)

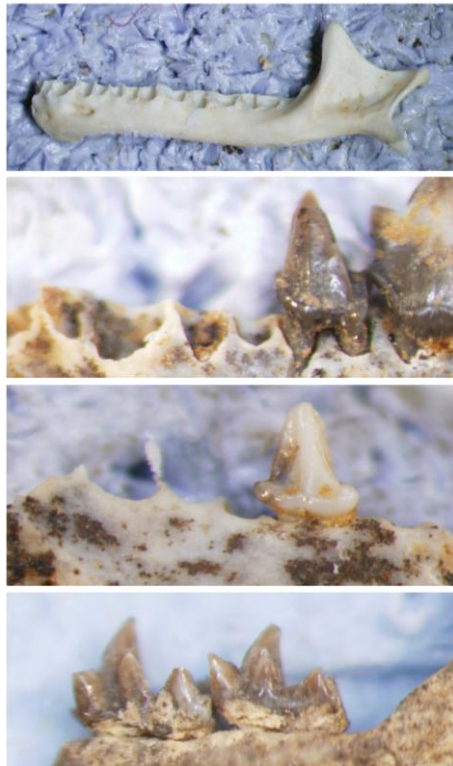
Charakter souboru: Materiál je pouze mandibulární, celkem se jedná o 34 různě zachovalých mandibul a jejich úlomků, většinou ve velmi špatném stavu. Z velké části neobsahují zuby, vzácně se vyskytují P/4 – M/3 a také processus coronoideus a angularis.

Morfometrická charakteristika fosilní populace: Mandibuly jsou poněkud vyšší (CrH = 2,64 – 3,20 mm) a větší jsou také vzdálenosti jednotlivých zubů. V jednom případě se vyskytly 2 otvory foramen mentale. Processus angularis se většinou ke konci rozšiřuje, ve 2 případech však šířku nemění. P/4, M/1 a M/2 jsou větší (LP/4 = 0,74 – 0,88 mm, LM/1 = 1,40 – 1,53 mm, LM/2 = 1,28 – 1,45 mm). Velikost M/3, poměr L/LaM/3 a tvar P/4 i molárů se shoduje s *P. auritus*, pouze hypoconulid M/2 je velmi výrazný.

Srovnání s recentními taxony: Z klíčových diskriminačních znaků zde nalezneme PA5, PL3, PA7.

Závěr: Tento materiál odpovídá tvarem zubů *P. auritus*, některé metrické rozměry jsou však větší. Ve 2 případech se odlišuje zakončení processus angularis.

Typické tvarové charakteristiky populace z lokality Koněprusy C718:



Skalka A (Q2)

Charakter souboru: K dispozici jsou pouze 2 úlomky předních částí mandibul. Jeden z nich je zcela bez zubů, druhý obsahuje P/4. Získaná informace je tedy velmi omezená.

Morfometrická charakteristika fosilní populace: Mandibuly vykazují některé rozdíly oproti *P. auritus*. Foramen mentale je posunutý hodně dozadu, až na úroveň P/3. Především se však jedná o šířku P/4 (0,69 mm), která je značně nad rámec *P. auritus*. V ostatních znacích (tvar cingula, jeho výška a prohnutí) P/4 spadá do rozpětí druhu *P. auritus*.

Srovnání s recentními taxony: Z klíčových diskriminačních znaků zde nalezneme PA7.

Závěr: Vzhledem k počtu kusů a jejich stavu se o populaci z lokality Skalka A nedá říct nic určitého. Od druhu *P. auritus* se liší především šířkou P/4, tvarem mu odpovídá.

1.2.D. Období Q1 (starší úsek spodního pleistocénu)

Jedná se o poměrně bohatě zastoupené období, neboť zde máme záznam ze 7 lokalit. Přestože je materiál poměrně fragmentární, existuje zde poměrně bohatá lokalita Žabia a výborně zachovalé lokalita Sovinec.

Sovinec (Q1)

Charakter souboru: Nálezy z této lokality jsou v poměrně velmi dobrém stavu. Převažuje zde mandibulární materiál, maxilární byl zastoupen pouze 6 rostry, 7 maxilami a jejich úlomky a 1 samostatným M2/. Naproti tomu mandibulární obsahoval 107 mandibul a jejich úlomků a 2 jednotlivé zuby. Velká část mandibul nese zuby, některé z nich i z přední části dentice.

Zachováno zůstalo také velké množství processus coronoideus a angularis

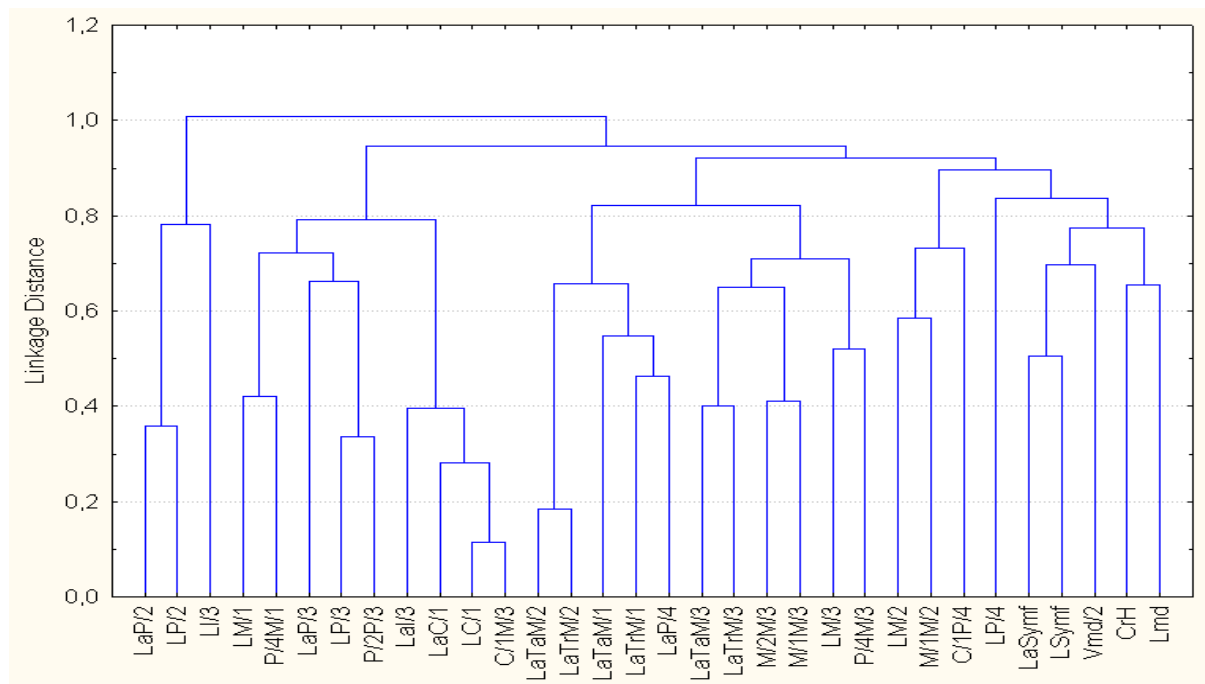
Morfometrická charakteristika fosilní populace: Rostrum je poměrně úzké (P44/ = 4,47; 4,84 mm). Ústní patro je delší a užší (LP1 = 6,30 mm) a nasální vykrojení spadá na spodní hranici pro *P. auritus* (LNa = 1,78 – 2,08 mm, LaNa = 1,68 – 1,86 mm). Ve 2 případech se zde vyskytla neobvyklá pozice foramen infraorbitale, jehož spodní hrana byla téměř na stejné úrovni jako spodní hrana orbity. Vzdálenosti svrchních zubů (P4/M1/ = 2,19 – 2,39 mm) a délka P4/ - M3/ odpovídají *P. auritus* (LP4/ = 0,94 – 1,14 mm, LM1/ = 1,26 – 1,42 mm, LM2/ = 1,26 – 1,44 mm, LM3/ = 0,67 – 0,71 mm), moláry jsou však širší (La1M1 = 1,32 – 1,51 mm, La1M2 = 1,40 - 1,71 mm, La1M3 = 1,45 – 1,62 mm). Tvar svrchních zubů odpovídá *P. auritus*, jediným rozdílem je velmi nízký protoconový komplex pod metaconem molárů. Mandibula je poněkud delší (Lmd = 9,70 – 11,01 mm) a vzdálenosti spodních zubů větší (P/4M/3 = 4,21 – 4,65 mm, M/1M/3 = 3,71 – 4,00 mm, P/2P/3 = 0,82 – 0,95 mm, P/4M/1 = 1,97 – 2,14 mm). Vyskytovalo se zde více otvorů foramen mentale. Tvar processus coronoideus a angularis odpovídá *P. auritus*. C/1 je širší (LaC/1 = 0,78 – 0,82 mm), P/2 větší (LP/2 = 0,52 – 0,63 mm), P/3 a P/4 délkou odpovídají *P. auritus*, ale jsou širší (LaP/3 = 0,43 – 0,52 mm, LaP/4 = 0,51 – 0,75 mm). P/3 má tedy výrazně oválný tvar. Tvar C/1, premolárů a jejich cingula odpovídá *P. auritus*. Moláry jsou celkově větší (LM/1 = 1,31 – 1,54 mm, LM/2 = 1,23 – 1,56 mm, LM/3 = 1,12 – 1,31 mm) a jejich talonidy mírně redukovánější. Jejich tvar je shodný s *P. auritus*, pouze hypoconulid M/2 je výraznější.

Srovnání s recentními taxony: Od *P. auritus* se signifikantně ($P < 0,01$) odlišuje 35/87 dostupných metrických a 9/93 fenetických znaků (od *P. austriacus* 31/87, 16/93, od *P. m. alpinus* 24/87, 10/93, od *P. m. macrobullaris* 19/84, 6/93, od *P. kolombatovici* 20/84, 22/93).

Z klíčových diskriminačních znaků zde nalezneme PA3, PA4, PA5, PA6, PA7.

Závěr: Tvarové charakteristiky určují tuto populaci jako druh *P. auritus*, metrické rozměry, především šířka premolárů a celková velikost molárů, jsou však větší.

Variační struktura fenotypu:

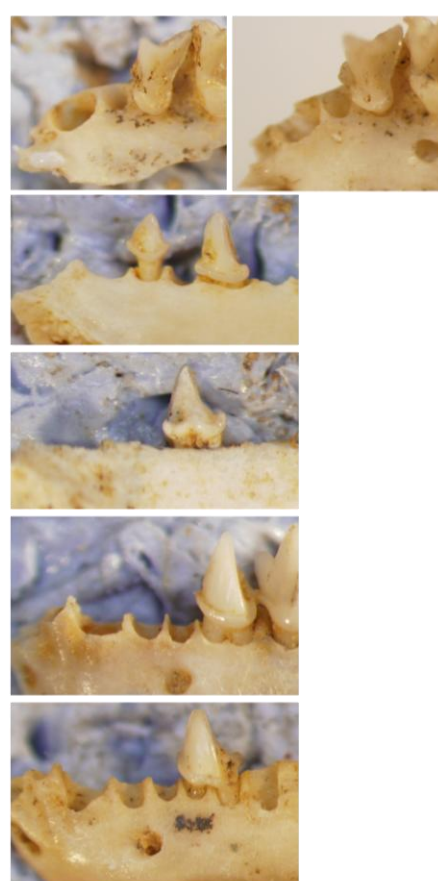


Typické tvarové charakteristiky (A) a extrémní fenotypy (B) v populaci lokality Sovinec 4:

A



B



Žabia (Q1)

Charakter souboru: K dispozici je 17 úlomků mandibul, většina z nich je velmi špatném stavu a neobsahují zuby. Vzácně zde zůstaly intaktní P/4 – M/3, ani v jednom případě není zachován processus coronoideus nebo angularis. Dále k tomuto materiálu patří ještě 15 samostatných zubů, 6 ze svrchní a 9 ze spodní dentice. V některých případech se zde opět vyskytl metodický problém s nastavením zubů do pozice odpovídající pozici v čelisti.

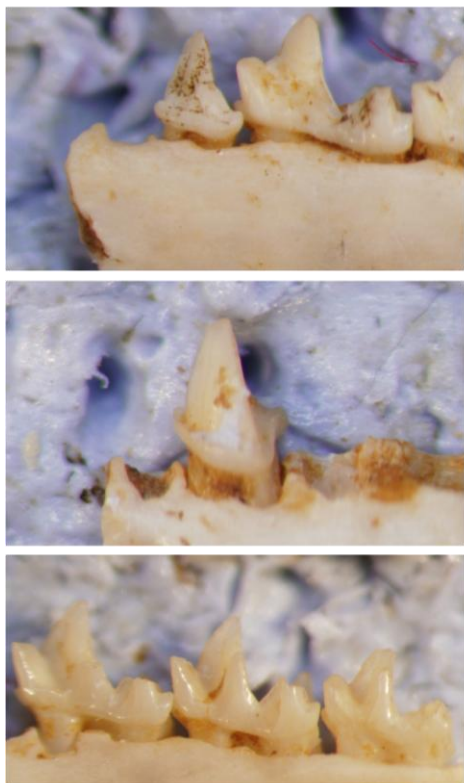
Morfometrická charakteristika fosilní populace: Rozměry a tvar C1/, P4/, M1/ a M2/ spadají do rozmezí *P. auritus*, ačkoliv v některých metrických znacích na horní hranici pro tento druh. Mandibula je značně vysoká ($V_{md}/2 = 1,30 - 1,59$ mm). V některých případech se zde vyskytovalo víc otvorů foramen mentale. Vzdálenosti spodních zubů jsou veliké ($P/4M/3 = 4,58$ mm, $M/1M/3 = 3,86; 3,87$ mm, $P/4M/1 = 2,12; 2,21$ mm). Délky P/4 a spodních molárů jsou poněkud větší než u *P. auritus* ($LP/4 = 0,73 - 0,89$ mm, $LM/1 = 1,26 - 1,49$ mm, $LM/2 = 1,34 - 1,51$ mm, $LM/3 = 1,12 - 1,39$ mm). Tvar C/1a P/4 a poměr talonidové a trigonidové šířky M/3 odpovídá *P. auritus*. Hrboly na labiálním cingulu trigonidu molárů nejsou výrazné, báze molárů má velmi různorodý tvar, od vypouklé až po silně prohnutou.

Srovnání s recentními taxony: Od *P. auritus* se signifikantně ($P < 0,01$) odlišuje 16/40 dostupných metrických a 4/48 fenetických znaků (od *P. austriacus* 3/40, 3/48, od *P. m. alpinus* 10/40, 6/48, od *P. m. macrobullaris* 7/37, 3/48, od *P. kolombatovici* 11/37, 5/48). Z klíčových diskriminačních znaků zde nalezneme PA3, PA7.

Závěr: Tvarová charakteristika určuje tuto populaci jako *P. auritus*, metrické hodnoty jsou větší.

Typické tvarové charakteristiky (A) a extrémní fenotypy (B) v populaci jeskyně Žabia:

A



B



Koněprusy PD1 (Q1)

Charakter souboru: V nálezech je zastoupen pouze mandibulární materiál, konkrétně se jedná o 16 mandibul a jejich úlomků. Ve dvou případech se zachovaly i některé zuby přední části dentice a dále je zde intaktních několik P/4 – M/3.

Morfometrická charakteristika fosilní populace: Mandibula je vyšší ($V_{md/2} = 1,31 - 1,49$ mm) a vzdálenosti mezi zuby ($M/1M/3 = 3,86$ mm, $P/2P/3 = 0,91$ mm) také přesahují rozmezí *P. auritus*. Totéž platí pro velikosti C/1, P/2, P/3, M/1 a M/2. Velikost P/4 a M/3 se neliší od *P. auritus*. 2 dostupné poměry talonidové a trigonidové šířky M/3 (0,73; 0,81) jsou na spodní hranici pro *P. auritus*. Tvar P/4, molárů a především P/2 a P/3 a jejich cingula tomuto druhu odpovídá. Většina molárů nemá patrný hrbol na labiálním cingulu trigonidu.

Srovnání s recentními taxony: Z klíčových diskriminačních znaků zde nalezneme PA3, PA6, PA7.

Závěr: Tvarové charakteristiky zařazují nálezy z této lokality do blízkosti druhu *P. auritus*, metrické se od něj ve většině případů liší větší velikostí.

Studnisko I/1 (Q1)

Charakter souboru: Maxilární materiál obsahuje pouze 2 úlomky maxily (jeden s P4/, druhý s P4/ a M2/) a 3 samostatně moláry. Mandibulární sestává z 5 mandibul, které v různé míře obsahují P/4 – M/3, a jednoho úlomku mandibuly (oblast ramu mandibulae).

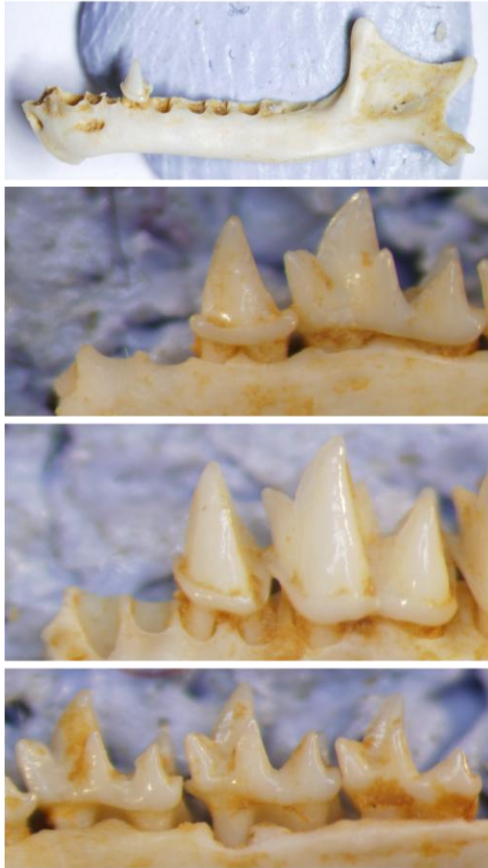
Morfometrická charakteristika fosilní populace: Processus angularis se v jednom dostupném případě na konci rozšiřuje, ve druhém ne. Ze dvou P4/ je jeden ve všech měřených rozměrech větší než u *P. auritus*, druhý je na horní hranici rozmezí pro tento druh. U obou je silně prohnutá mesiální hrana. Metaconová šířka obou měřených M1/ je větší ($La2M1/ = 1,63$ a $1,7$ mm), paraconová šířka je větší v jednom případě ($La1M1/ = 1,47$ mm), rozměry M2/ a poměry šířek P4/ a M1/ spadají do rozpětí *P. auritus*. Délka mandibuly je na horní hranici rozmezí *P. auritus*. Ve dvou případech se vyskytly 2 otvory foramen mentale. Měřené P/4 a M/1 jsou ve většině případů širší ($LaP/4 = 0,59 - 0,67$ mm, $LaTrM/1 = 0,74 - 0,86$ mm, $LaTaM/1 = 0,83 - 0,90$ mm), M/1 delší ($LM/1 = 1,39 - 1,49$ mm), rozměry M/2 na horní hranici druhu *P. auritus*. M/2 i M/3 mají výrazný hypoconulid. Všechny zuby svými fenetickými znaky odpovídají *P. auritus*.

Srovnání s recentními taxony: Z klíčových diskriminačních znaků zde nalezneme PA5, PL3, PA7.

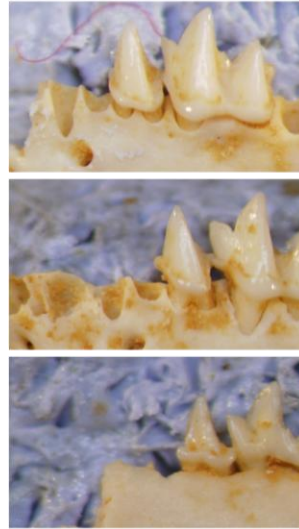
Závěr: Od recentního *P. auritus* se tato populace liší většími rozměry zubů i spodní čelisti. Naopak tvarové charakteristiky tomuto druhu odpovídají až na tvar jednoho processus angularis.

Typické tvarové charakteristiky (A) a extrémní fenotypy (B) v populaci Studnisko I:

A



B



Chlum 6 Sluj (Q1)

Charakter souboru: Jedná se o 4 velmi dobře zachovalé mandibuly, z nichž jedna dokonce obsahuje kompletní zubní řadu, a ulomenou přední část mandibuly se zuby. Ani v jednom případě není zachován processus coronoideus ani angularis.

Morfometrická charakteristika fosilní populace: Mandibuly z této lokality jsou velmi velké a rozměry a vzdálenostmi zubů přesahují výrazně rozpětí jak druhu *P. auritus*. Především kus Q1Chlum_1 odpovídá pouze druhu *P. austriacus*., kromě tohoto kusu by ostatní spadaly i na horní hranici rozpětí poddruhu *P. macrobullaris macrobullaris*. Ve 2 z 5 případů se zde vyskytuje větší množství otvorů foramen mentale. Významný je rozdíl v délce I/3 ($LI/3 = 0,38 - 0,45$ mm), který se naprosto vymyká rozpětí pro *P. auritus*. C/1 mají kruhový průřez ($La/LC/1 = 0,92 - 1,07$) a jejich labiální cingulum má tvar V. Ostatní tvarové charakteristiky odpovídají *P. auritus*, totéž platí pro tvar cingula P/2 a P/3. U kusu Q1Chlum_1 je relativně velmi malý P/3. P/4 i moláry jsou velké ($LP/4 = 0,75 - 0,90$ mm, $LM/1 = 1,47 - 1,59$, $LM/2 =$

1,40 – 1,49 mm, LM/3 = 1,21 – 1,35 mm), a M/1 tedy odpovídá pouze *P. austriacus*. Moláry mají velmi výrazné hrbolky na labiálním cingulu trigonidu a M/2 má výrazný hypoconulid.

Srovnání s recentními taxony: Z klíčových diskriminačních znaků zde nalezneme PA3, PA6, PA7, PS5.

Závěr: Mandibuly z této lokality by svou velikostí dobře odpovídaly druhu *P. austriacus* (především Q1Chlum_1, kde je zároveň malý P/3), avšak délkou I/3 a především tvarem C/1 se od tohoto druhu liší. Bylo by potřeba prozkoumat větší množství mandibul z této lokality, aby se ukázalo, zda velikost těchto mandibul je typický znakem populace.

Včeláre (Q1)

Charakter souboru: K dispozici je 1 mandibula s M/1 a M/3 z lokality Včeláre 6/7 a 4 úlomky mandibul a lokality Včeláre 5. Jeden z nich obsahuje M/1, druhý M/3, zbylé dva jsou bez zubů.

Morfometrická charakteristika fosilní populace: Od druhu *P. auritus* se tyto nálezy liší v několika podstatných bodech: Mandibula je značně vysoká (1,33 – 1,47 mm), výrazně větší je také délka obou dostupných M/1 (1,43 a 1,47 mm). Tím se zároveň zvětšuje i vzdálenost P/4M/1 (2,16 mm). V jednom případě je talonid M/1 skoro stejně široký jako trigonid, jejich poměr je 1,04. Výška entoconidu tohoto zubu je také v porovnání s výškou metaconidu velmi malá. Jeden ze dvou dostupných M/3 je delší (1,24 mm), druhý (1,12 mm) spadá do rozmezí *P. auritus*. Hypoconulid M/3 je nevýrazný. U žádného z molárů není patrný hrbol na labiálním cingulu trigonidu, který u *P. auritus* bývá výrazný.

Srovnání s recentními taxony: Nenalezneme zde žádný z klíčových diskriminačních znaků.

Závěr: Metrickými i nemetrickými údaji se tyto nálezy odlišují od recentního druhu *P. auritus*, vzhledem k nedostatku informací je však těžké určit míru odlišnosti.

Žirany (Q1)

Charakter souboru: Z této lokality je k dispozici pouze jediný úlomek mandibuly, který obsahuje P/4 – M/2 a trigonid M/3. Talonid M/3, processus angularis, coronoideus a foramen mentale nejsou zachovány.

Morfometrická charakteristika fosilní populace: V 11 z 15 dostupných metrických znaků spadá tato mandibula do rozmezí druhu *P. auritus*. Trigonidová šířka všech 3 molárů a talonidová šířka M/1 a M/2 je na horní hranici rozmezí pro tento druh (LaTrM/1 = 0,79 mm, LaTaM/1 = 0,86 mm, LaTrM/2 = 0,84 mm, LaTaM/2 = 0,85, LaTrM/3 = 0,80mm). Hrbol na labiálním cingulu trigonidu není výrazný. P/4 je relativně krátký a široký, poměr La/L = 0,90, což je již nad hranici rozmezí u *P. auritus*. Jeho průřez je téměř kruhový, labiální i linguální cingulum je vypouklé a oblé.

Srovnání s recentními taxony: Z klíčových diskriminačních znaků zde nalezneme PA7.

Závěr: Dostupné tvarové charakteristiky řadí tuto populaci ke druhu *P. auritus*.

1.2.E. Období MN17 (svrchní pliocén)

K dispozici je poměrně obsáhlý záznam ze dvou lokalit (Javoříčko, Urwista) a několik fragmentů z dalších dvou lokalit. Většina materiálu je mandibulární, ale z lokality Javoříčko pochází i úlomky roster a další maxilární materiál. Jeho stav však není příliš dobrý. Dále je k dispozici kresba mandibuly z lokality Deutsch-Altenburg 12.

Javoříčko (MN17)

Charakter souboru: Jedná se o velmi bohatý nález s převahou mandibulárního materiálu. Maxilární je zastoupen 11 rostry a maxilami, a dále 7 samostatnými zuby. Jedna z maxil má intaktní C1/, zachovány jsou v různé míře také P4/ - M3/. Mandibulární materiál obsahuje 43 mandibul a jejich úlomků, některé s P/4 – M/3, a 2 samostatné zuby.

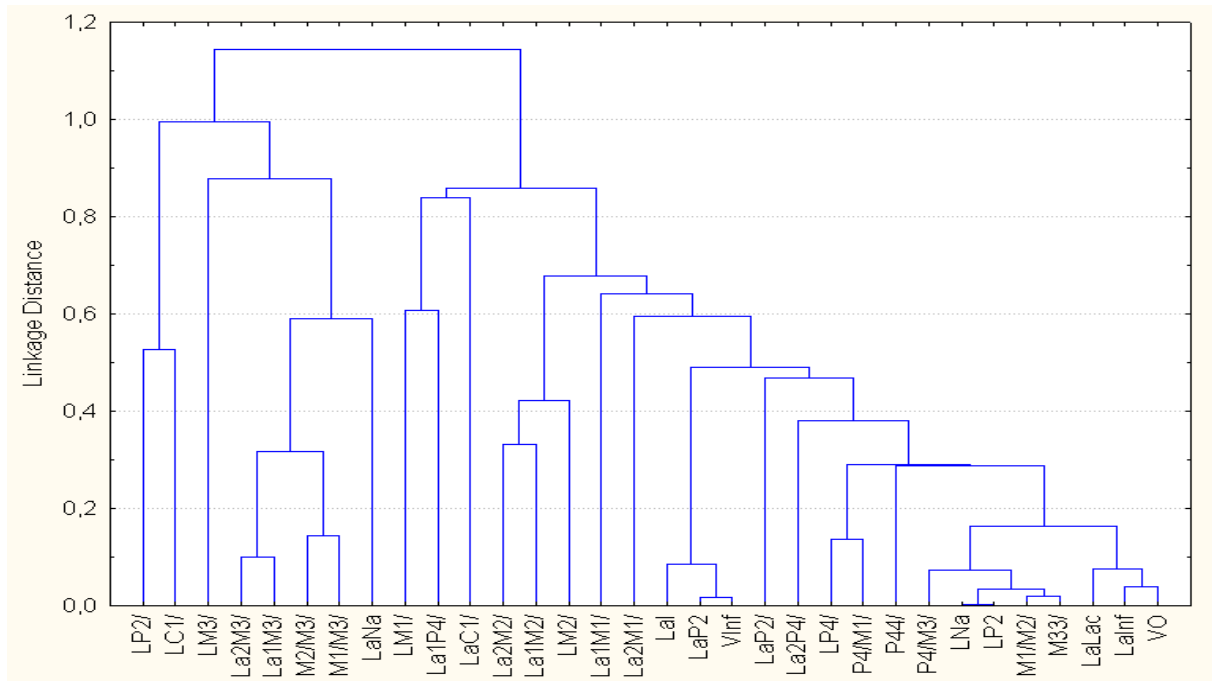
Morfometrická charakteristika fosilní populace: Foramen infraorbitale je vůči orbitě níže položený než u *P. auritus*. Šířka rostra (P44/ = 4,84 – 5,14 mm, M33/ = 6,14 – 6,34 mm) spadá do vyšších hodnot rozmezí pro *P. auritus*. Totéž platí pro vzdálenosti svrchních zubů a jejich rozměry, které toto rozmezí v některých případech i přesahují (P4/M3/ = 4,19 – 4,46 mm, M1/M3/ = 3,31 – 3,48 mm, LC1/ = 0,93 – 1,04 mm, LP4/ = 1,01 – 1,18 mm, LM1/ = 1,25 – 1,38 mm, LM3/ = 0,65 – 0,78 mm). Poměry délek a šířek svrchních zubů spadají do rozpětí *P. auritus*. Mesiální hrana P4/ je velmi silně vykrojená, tvar C1/ a molárů odpovídá *P. auritus*.

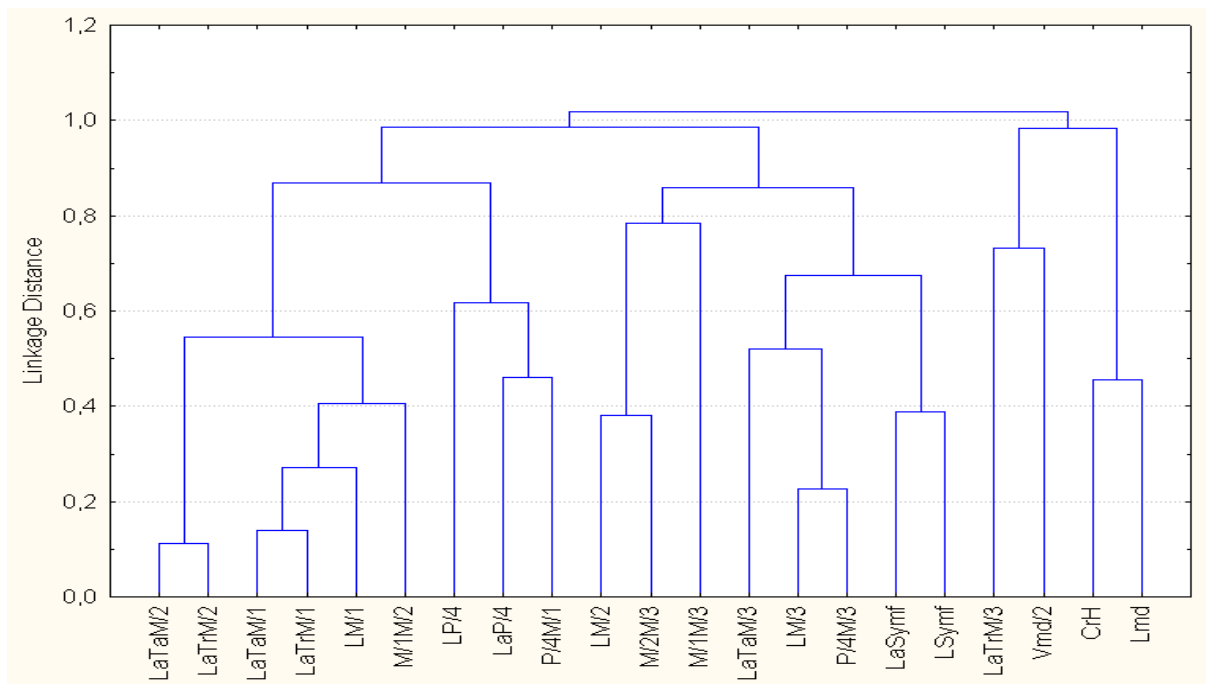
Mandibula je delší a koronoidní výběžek vyšší (Lmd = 1,20 – 1,33 mm, CrH = 2,65 – 3,43 mm), větší jsou také vzdálenosti spodních zubů (P/4M/3 = 4,48 – 4,98 mm, M/1M/3 = 3,79 –

3,98mm). Vyskytuje se zde víc otvorů foramen mentale, processus angularis se ve většině případů nerozšiřuje. C/1 a P/3 jsou relativně velmi drobné (LC/1 = 0,79 mm, LP/3 = 0,33 mm), cingulum P/3 se shoduje svým tvarem s *P. auritus*. P/4 a moláry jsou větší (LP/4 = 0,73 – 0,86 mm, LM/1 = 1,25 – 1,58 mm, LM/2 = 1,30 – 1,50 mm, LM/3 = 1,19 – 1,35 mm). V jednom případě (MN17Jav_21) je cingulum P/4 mírně prohnuté nahoru. Míra redukce talonidu M/3 odpovídá *P. auritus*. Hypoconulid M/2 je výraznější, ostatní tvarové charakteristiky spodních zubů odpovídají *P. auritus*.

Srovnání s recentními taxony: Od *P. auritus* se signifikantně ($P < 0,01$) odlišuje 33/84 dostupných metrických a 6/90 fenetických znaků (od *P. austriacus* 11/84, 7/90, od *P. m. alpinus* 28/84, 10/90, od *P. m. macrobullaris* 12/81, 12/90, od *P. kolombatovici* 34/81, 10/90). Z klíčových diskriminačních znaků zde nalezneme PA3, PA4, PL3, PA6, PA7, PL5 (=PM4). Závěr: Materiál se vyznačuje větší velikostí a zároveň poměrně dobrou tvarovou shodou s *P. auritus*. Rozdíl spočívá pouze v odlišném zakončení processus angularis a v jednom případě jiném tvaru cingula P/4.

Variační struktura fenotypu:





Typické tvarové charakteristiky (A) a extrémní fenotypy (B) v populaci lokality Javoříčko :

A



B



Urwista (MN17)

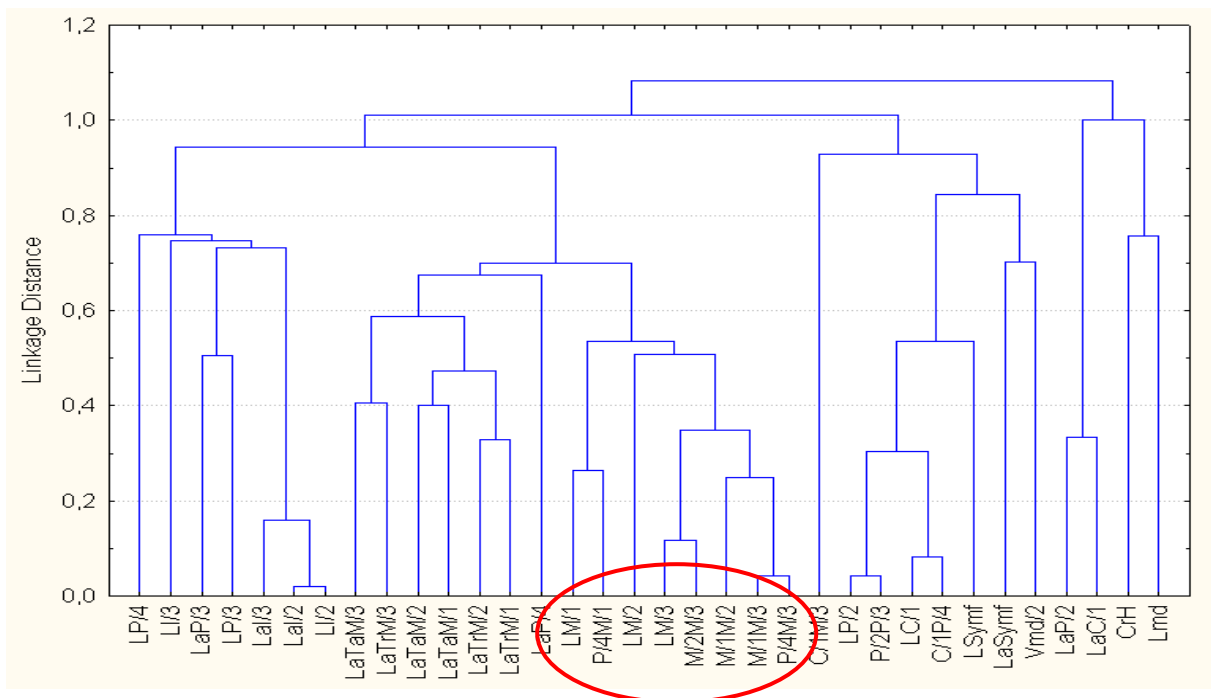
Charakter souboru: K dispozici je 10 úlomků mandibul z naleziště Urwista III. Tyto kusy jsou velmi dobře zachovalé a obsahují velké množství zubů, a to včetně několika I/2 – P/3.

Zároveň s nimi jsem analyzovala 2 maxily, 2 jednotlivé M1/ a 34 mandibul a jejich úlomků z naleziště Urwista I. Z toho u 8 mandibul zůstal zachován processus coronoideus, ale pouze u jedné processus angularis. Mandibuly obsahují velké množství P/4 – M/3 a také 2 x P/3, 1 x C/1 a 1 x I/3.

Morfometrická charakteristika fosilní populace: Všechny dostupné rozměry i tvarové charakteristiky svrchních molárů spadají do rozmezí *P. auritus*. Zajímavá je pozice foramen infraorbitale, jehož spodní okraj je téměř na stejné úrovni jako spodní hrana orbity. Mandibula je delší, koronoidní výběžek vyšší (Lmd = 10,34 – 10,59 mm, CrH = 2,83 – 3,12 mm). Jediný zachovalý processus angularis je velmi mohutný s výrazným hrbolem a ke konci se nerozšiřuje. Vzdálenosti mezi zuby jsou také větší. Incisivy, C/1 a P/4 odpovídají svými rozměry a tvarem *P. auritus*. P/2 je větší (LP/2 = 0,51 – 0,65 mm), P/3 delší, ale užší (poměr La/LP/3 = 0,87 – 1,21). Tvar cingula P/2 a P/3 se shoduje s *P. auritus*, stejně tomu je u většiny labiálních cingul P/4, výjimkou jsou MN17Urw1_24, MN17Urw1_25 a MN17Urw1_36, kde jsou mírně prohnutá nahoru. M/1 a M/2 jsou poněkud větší (LM/1 = 1,28 – 1,56 mm, LM/2 = 1,26 – 1,43 mm), velikost M/3 a tvar molárů odpovídá *P. auritus*.
Srovnání s recentními taxony: Od *P. auritus* se signifikantně ($P < 0,01$) odlišuje 18/62 dostupných metrických a 11/79 fenetických znaků (od *P. austriacus* 19/62, 10/79, od *P. m. alpinus* 12/62, 9/79, od *P. m. macrobullaris* 10/59, 8/79, od *P. kolombatovici* 8/59, 15/79). Z klíčových diskriminačních znaků zde nalezneme PA3, PA4, PK4, PA6, PA7, PL5 (=PM4). Struktura fenotypu obsahuje znak podobný VPK3.

Závěr: Metrické rozměry jsou v některých případech větší než *P. auritus*, tvarové charakteristiky dostupného materiálu však tomuto druhu z větší části odpovídají. Výjimkou je velmi neobvyklý tvar processus angularis, který je však zastoupen pouze jedním kusem. Nelze tedy říci, zda se jedná o typický znak populace, nebo pouze individuální odchylku.

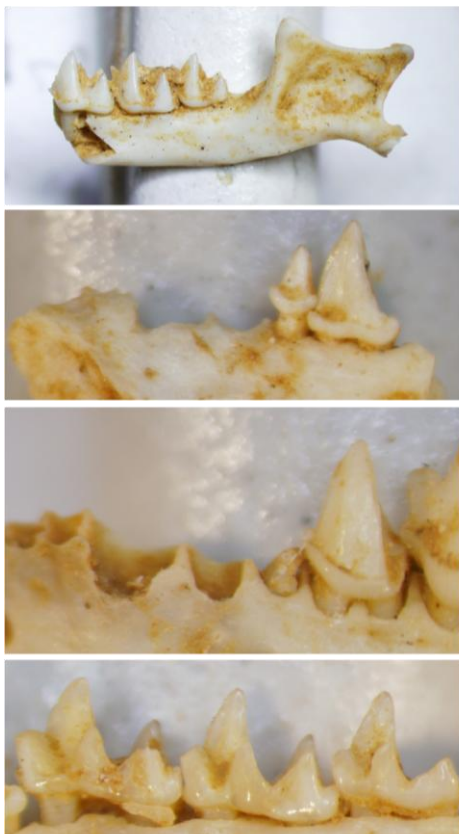
Variační struktura fenotypu:



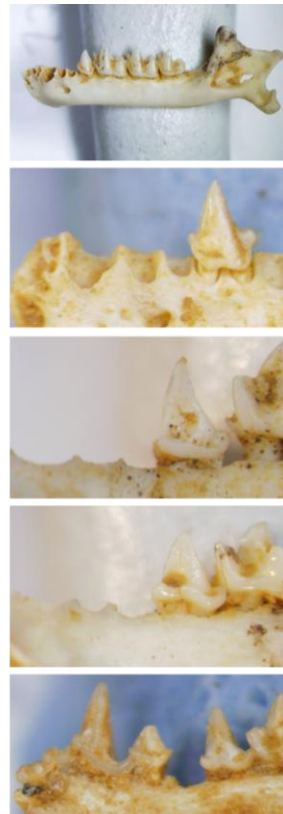
podobnost s VPK3

Typické tvarové charakteristiky (A) a extrémní fenotypy (B) v populaci lokality Urwista :

A



B



Kielniky I/2, 2 (MN17)

Charakter souboru: Z naleziště Kielniky I/2 pochází 2 téměř kompletní mandibuly, bohužel s málo zuby, a jeden bezzubý úlomek přední části mandibuly. Z Kielniky 2 pak 2 úlomky mandibuly, jeden s P/4 a M/1, druhý s M/2 a M/3.

Morfometrická charakteristika fosilní populace: Od *P. auritus* se materiál odlišuje delším M/1 (LM/1 = 1,43 mm) a jedním M/3 (LM/3 = 1,27 mm). Tento M/3 má také širší trigonid (LaTrM/3 = 0,81 mm), poměry šířky talonidu a trigonidu všech molárů nicméně spadají do rozmezí druhu *P. auritus*. Rovněž tvar molárů tomuto druhu velmi dobře odpovídá. Významným rozdílem je šířka P/4 (LaP/4 = 0,55 – 0,68 mm), poměr jejich je La/L = 0,8 – 0,87, což je na horní hranici rozpětí u druhu *P. auritus*. P/4 svým celkovým tvarem odpovídají rodu *Plecotus*, nikoliv *Paraplecotus*.

Srovnání s recentními taxony: Z klíčových diskriminačních znaků zde nalezneme PA7.

Závěr: Tento materiál spadá do rodu *Plecotus* a svými tvarovými a indexovými charakteristikami je blízký *P. auritus*.

Panska góra 1/2a (MN17)

Charakter souboru: Nález obsahuje 2 úlomky mandibuly, z nichž na jednom jsou zachovány P/4 a všechny moláry, druhý je pouze drobným zlomkem bez zubů.

Morfometrická charakteristika fosilní populace: Vzhledem k tomu, že jeden z kusů nese prakticky žádnou použitelnou informaci, budu se zde zabývat pouze úlomkem se zuby (MN17PaG_1). Jedná se o velkou a mohutnou mandibulu, která svými rozměry a vzdálenostmi zubů přesahuje stav u *P. auritus* (P/4M/3 = 4,71 mm, M/1M/3 = 4,12 mm, M/2M/3 = 2,64 mm, P/4M/1 = 2,13 mm, M/1M/2 = 2,88 mm). P/4 je široký (0,64 mm), téměř kruhového průřezu (poměr La/L = 0,9), linguální cingulum je prohnuté, labiální rovné. M/1 je velmi dlouhý (LM/1 = 1,55 mm), talonid svou šířkou odpovídá trigonidu (jejich poměr je 1,05). M/2 je také delší než u *P. auritus* (LM/2 = 1,42 mm). Mesiální hrana trigonidu všech molárů je velmi silně vypouklá, ostatní znaky spadají do variační šíře jak *P. auritus*.

Srovnání s recentními taxony: Z klíčových diskriminačních znaků zde nalezneme PA7.

Závěr: Mandibula z této lokality v mnoha svých metrických rozměrech neodpovídá druhu *P. auritus*, tvarově se mu blíží. Pro jakékoliv další závěry by bylo nutné prozkoumat další materiál, který by ukázal, zda velká velikost této mandibuly je typickým znakem populace, nebo pouze náhodou.

Deutsch Altenburg 12 (MN16/17)

Materiál: Jedná se o náčrt mandibuly určené jako *P. crassidens* pořízený prof. Horáčkem. Kus je uložen ve sbírkách Paleontologického ústavu Universty ve Vídni

Morfometrická charakteristika: Z náčrtu je zřejmá existence dvou otvorů foramen mentale, které se oba nachází pod P/2 – P/3. Processus angularis se ke konci nerozšiřuje. Tvar C/1 odpovídá *P. auritus*, stejně tak cingulum P/3 a P/4.

Srovnání s recentními taxony: Z klíčových diskriminačních znaků zde nalezneme PA3, PL3, PA6, PA7.

Závěr: Oproti původnímu určení zde nelze nalézt žádný typický znak podrodu *Paraplecotus*, jakým je např. pozice foramen mentale nebo tvar P/4. Zdá se, že jde o formu z blízkosti druhu *P. auritus*.

1.2.F. Období svrchního miocénu

Z tohoto období pochází 1 kus z lokality Podlesice I/5 a 5 úlomků z lokality Suchomasty. Ty jsou nejstarším mnou zpracovávaným materiálem. Množství dat, jež bylo možné získat z těchto nálezů, je malé, neboť jsou ve velmi fragmentárním stavu. Dále je zde kresba mandibuly z lokality Kohfidish.

Podlesice I/5 (MN14)

Charakter souboru: K dispozici je pouze úlomek mandibuly obsahující M/3. Bohužel processus coronoideus ani processus angularis nejsou zachovány.

Morfometrická charakteristika fosilní populace: Svými rozměry i tvarem spadá M/3 do rozmezí druhu *P. auritus*. Talonid není příliš redukováný, je téměř stejně velký jako trigonid (jejich poměr je 0,91), což opět odpovídá situaci u *P. auritus*. Mesiální hrana trigonidu je rovná, což se u *P. auritus* vyskytuje vzácněji.

Srovnání s recentními taxony: Na našem materiálu není k dispozici žádný z klíčových diskriminačních znaků.

Závěr: M/3 tohoto kusu odpovídá rozměry, tvarem i mírou redukce druhu *P. auritus*.

Podrobnější závěry nejsou vzhledem k nedostatku informací možné.

Suchomasty (MN10)

Charakter souboru: Z této lokality jsou k dispozici samostatný M1/ a M2/, dále úlomek M2/ a 2 úlomky mandibuly. Jeden z nich obsahuje P/4, druhý je zcela bez zubů, ale má zachován processus coronoideus. Ani jeden nemá zachován processus angularis. Zuby i čelisti byly v minulosti foceny na elektronovém mikroskopu a jsou pozlacené, což snižuje kvalitu mnou pořízených snímků.

Morfometrická charakteristika fosilní populace: Pozice foramen mentale pod P/2 odpovídá *P. auritus* a liší se od fosilního podrodu *Paraplecotus*. M1/ se odlišuje od *P. auritus* tím, že její protoconová šířka je větší než délka (LM1/ = 1,29 mm, La1M1/ = 1,35 mm). Rozměry M2/ a tvar molárů spadají do charakteristiky *P. auritus*. Vyskytují se zde 3 otvory foramen mentale, z nichž jeden je extrémně veliký. Koronoidní výběžek je ostře zakončený. Cingulum P/4 je z linguální strany rovné, z labiální oblé, celkový tvar P/4 neodpovídá podrodu *Paraplecotus*.

Diskriminační kritéria: Z klíčových diskriminačních znaků je třeba zdůraznit přítomnost znaku PA7.

Závěr: V případě této populace se jedná o některý z druhů rodu *Plecotus*, nikoliv *Paraplecotus*. Tvar P/4 ji zařazuje do blízkosti druhu *P. auritus*. Bohužel zde nejsou zachovány další klíčové znaky, jako je M3/, C/1 nebo P/3.

2. Srovnávací analýza

2.1 Základní faktory variability

Analýza variance recentního materiálu ukazuje průkazně ($p < 0,05$), že druhová příslušnost je rozhodujícím faktorem vysvětlujícím variabilitu 180/223 dostupných znaků. Většina znaků kde podíl druhové příslušnosti na celkové variabilitě nebyl průkazný, jsou fenetické znaky, které se i prostým srovnáním fotografií a průměrů ukázaly být nepoužitelné jako diskriminační kritéria. Pouze 3 z 83 metrických znaků nenevlykazoaly průkazné ovlivnění druhovou příslušností - konkrétně jde o délky I1/, I2/ a I/1. Podrobný tabelární přehled výsledků analýzy variance poskytuje příloha č. JJ (na přiloženém CD).

V případě fosilních souborů nebylo podobně robustní kritérium nalezeno. Lokalita, stratigrafický horizont a velikost vzorku jsou jako vysvětlující proměnné průkazné jen pro malou část znaků. Nejvyšších hodnot vykazuje v tomto směru faktor lokality, ale i ten vysvětluje pouze 96/219 dostupných znaků (stratigrafický horizont 50/203, velikost vzorku 59/219).

2.2. Objem variance – test druhové homogenity

Z výsledků předchozího odstavce vyplývá, že druhová nehomogenita představuje základní zdroj zvýšení úrovně proměnlivosti a tedy celkového objemu variance. Zpětně je tedy možné údaje o objemu variance použít jako nepřímý test druhové homogenity, což je zvláště v případě fosilních souborů možnost velmi důležitá. Tabulka variancí jednotlivých recentních a fosilních populací viz příloha XY (na přiloženém CD). Srovnáme-li varianci zjištěnou u větších fosilních populací a u recentních druhů, neshledáme zde významnější rozdíly. V případě metrických kraniálních znaků je poněkud větší míra variance pouze u délkových a šířkových rozměrů molárů, konkrétně v případě lokalit Mixnitz a Urwista. Z délkových rozměrů mandibuly výška koronoidního výběžku je variabilnější u lokalit Mixnitz, Javoříčko a Karlukovo. Další rozměry mandibuly, spodních incisivů, C/1 a premolárů odpovídají svou variabilitou recentním taxonům. Metrické znaky na spodních molárech jsou opět proměnlivé, a to u lokalit Belianská jaskyňa, Karlukovo, Mixnitz, Javoříčko, Koněprusy (Q2) a Balcarka. Indexové proměnné počítající s délkou a šířkou M3/, P/4 a spodních molárů mají poměrně vysokou variabilitu téměř u všech lokalit. Variance kraniálních i mandibulárních fenetických znaků je naopak srovnatelná u recentních i fosilních skupin. Výjimkou je lokalita Karlukovo

(viz níže) a dále znaky Flac1, Fp4u3, Fm1u4 u lokality Mixnitz a Fm1u1, Fm112 u lokality Niedzwiedzia.

Lokalita Karlukovo, kde je předpoklad přítomnost smíšené populace druhů *P. auritus* a *P. macrobullaris*, vykazuje vysokou varianci ve znacích LaM1/, CrH, LM/1, LM/2, LaTrM/3, dále v indexových poměrech délek a šířek svrchních premolárů a molárů a ve fenetických znacích Fp4u3, Fm1u1, Fm1u3, Fm1u4, Fm1u7, Fm2u7 a Fm112.

Naopak lokalita Jizbáň, kde byly zaznamenány nálezy zubů odpovídajících fenotypovými charakteristikami jak *P. auritus*, tak s *P. m. alpinus*, vykazuje vyšší varianci pouze ve 4 indexových znacích, které jsou proměnlivé téměř u všech fosilních lokalit. Nehomogenost populace z této lokality tedy nebyla potvrzena.

Srovnání variancí tedy ukazuje, že kromě lokality Karlukovo lze ostatní lokality brát jako homogenní populace jednoho druhu. To se shoduje (s výjimkou nejasné situace u nálezů z Jizbáně) se závěry z předchozí kapitoly.

2.3. Diskriminační analýza

Bylo provedeno 100 pokusů o získání nejlepších kraniální a mandibulárních proměnných, jejichž kombinace by dokázala jasně od sebe oddělit recentní druhy. Několik z těchto pokusů bylo úspěšných a povedlo se získat soubor metrických a fenetických znaků (zvláště pro lebeční a zvláště pro mandibulární materiál), které mohou být použity jako základ diskriminační analýzy. Nejlepší ze získaných kombinací znaků viz tab. AA, BB a obr CC, DD. Problém nastává v případě fosilního materiálu, jehož značná neúplnost, především absence zubů přední části dentice, neumožňuje takto získaná diskriminační kritéria využít. Pokus o vytvoření diskriminační funkce pouze z takových proměnných, které se vyskytují na fosilním materiálu často (např. rozměry a tvar molárů či P4) nebyl úspěšný. Zdá se tedy, že diskriminační analýzu jako nástroj pro určování fosilních nálezů nelze použít.

Tab. 5 a 6. Kořeny diskriminační funkce pro recentní druhy.

Tab. 5 – kraniální znaky

znak	Root 1	Root 2	Root 3	Root 4
LCr	0,3786	0,2102	-0,7460	-0,2565
CC/	-0,3869	-0,7653	-0,0403	-0,0742
LBul	0,7400	-0,0639	0,2349	0,1165
LC1/	0,1287	-0,2669	0,0438	0,4818
LP2/	0,4270	0,1584	-0,1525	-0,9727
LM3/	-0,3376	-0,1925	0,5135	0,7244
LM3//La1M3/	-0,3493	0,2792	-0,3316	-0,5012
Flac2	0,1808	0,4500	0,5433	0,3309
Flac3	0,2651	0,1443	-0,4444	-0,0883
Fi1u2	0,1254	-0,4430	0,5889	-0,2401
Fc1u3	0,1721	-0,2885	0,2329	-0,0431
Eigenval	7,3451	5,2218	1,0388	0,1995
Cum.Prop	0,5321	0,9103	0,9856	1,0000

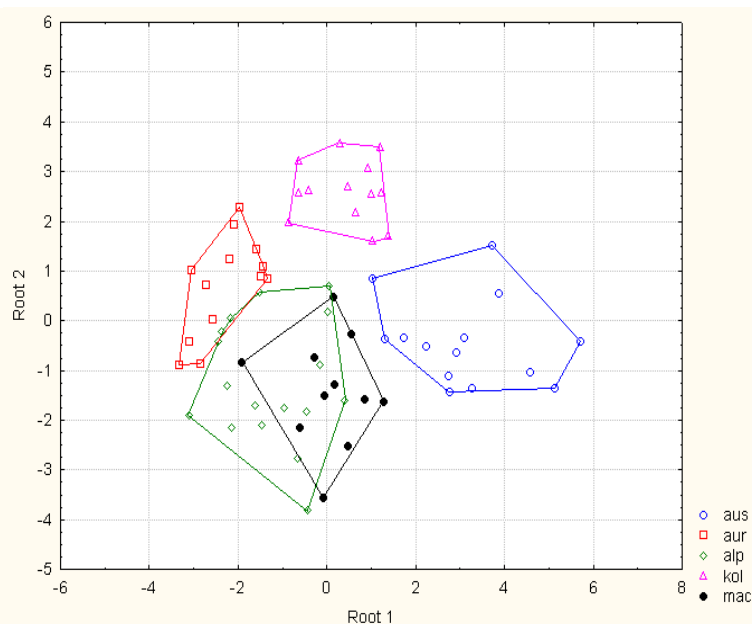
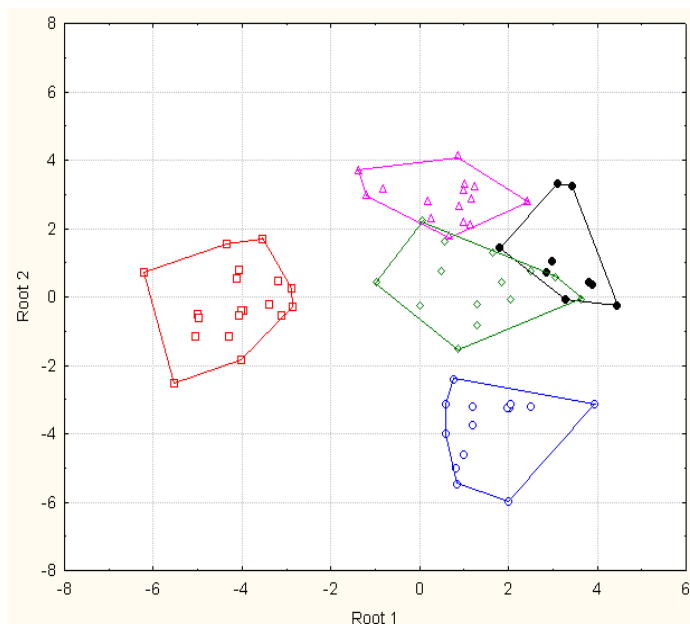
Tab. 6 – mandibulární znaky

znak	Root 1	Root 2	Root 3	Root 4
Lmd	-0,2895	-0,5869	0,6612	-0,3341
CrH	0,8031	0,2809	-0,3642	0,1238
M/1M/3	1,0076	-0,1856	0,2684	-0,0815
LM/1	0,1327	0,1725	-0,3722	-0,1847
LaTaM/	-0,4247	-0,3578	-0,2475	0,3774
Fang1	-0,4157	-0,2512	-0,4364	-0,4877
Fang3	-0,1374	-0,1890	0,4556	0,0086
Fc112	-0,5525	-0,1511	0,0050	0,4203
Fc113	0,3834	-0,5749	0,0001	0,1621
Fp416	0,2989	0,8440	-0,0576	-0,3661
Fp417	-0,0231	-0,3172	-0,6010	-0,1461
Fm312	-0,1196	-0,4415	-0,3808	-0,0243
Fm314	-0,0135	-0,4372	0,0243	-0,4941
Eigenval	3,7516	2,3141	0,7727	0,4119
Cum.Pro	0,5174	0,8366	0,9432	1,0000

Obr. 1 a 2. Diskriminační analýza recentních taxonů. □ *P. auritus*, ○ *P. austriacus*, △ *P. kolombatovici* ● *P. m. macrobullaris*, ◇ *P. m. alpinus*

Obr. 1 – kraniální znaky

Obr. 2 – mandibulární znaky

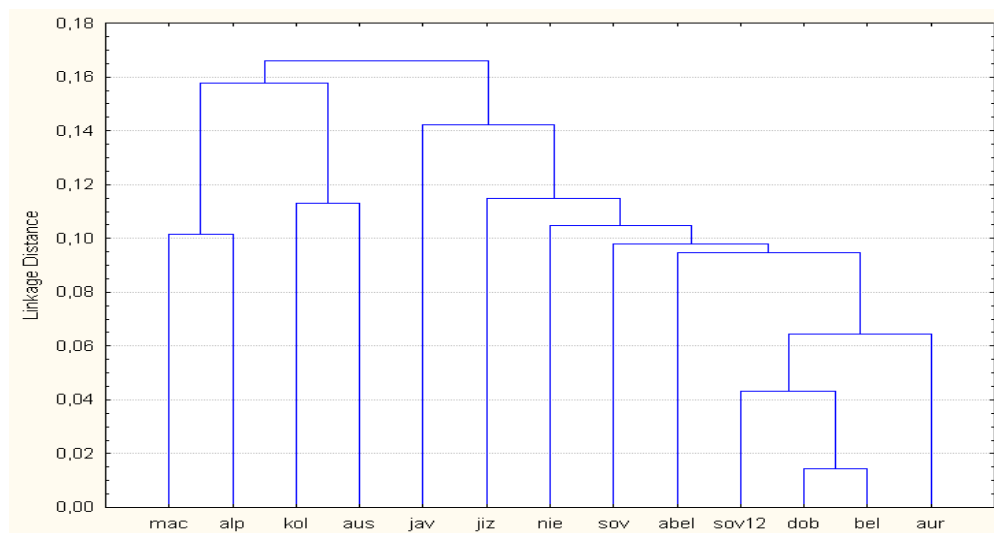


2.4. Morfometrická podobnost jednotlivých populací

Vedle bezprostředního srovnání základních statistik jednotlivých zkoumaných populací (tabelární přehled dat viz Příloha 3, 4 a dále CC a HH na přiloženém CD) byla podobnost morfometrických charakteristik výběrových souborů vyšetřována technikou shlukové analýzy korelačních dat. Ta byla aplikována zvláště na lebečním a mandibulárním materiálu a

kombinaci obou na těch znacích, které se vyskytovaly ve všech analyzovaných populacích alespoň jednou (podrobněji použité znaky viz metodika). Její výsledky (viz obr. EE) v podstatě potvrzují závěry o vztahu jednotlivých populací k druhu *P. auritus* z předchozí části výsledků. Jedině pozice lokality Urwista těmto zjištěním neodpovídá.

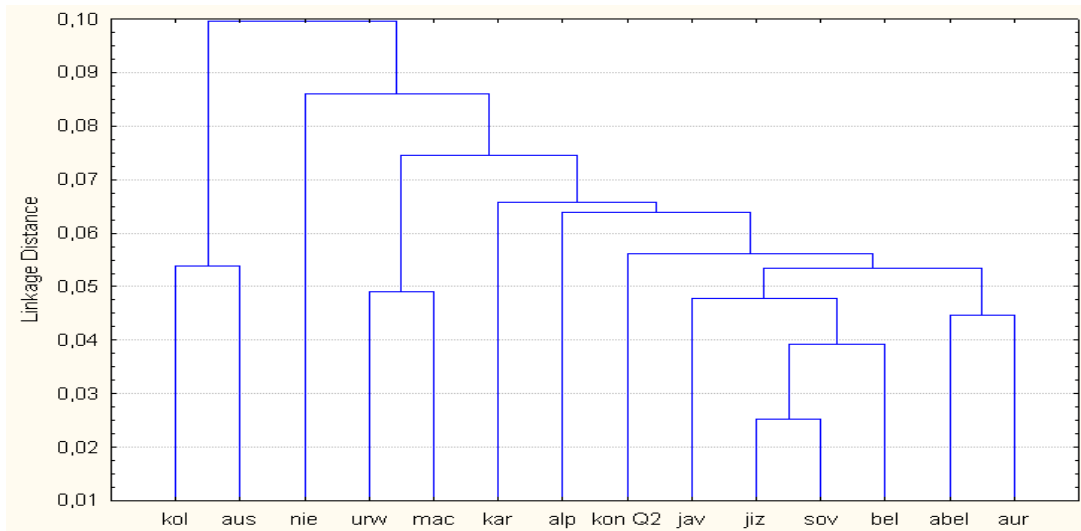
Velmi blízké druhu *P. auritus* se ukazují populace z lokalit Belianská a Dobšinská jaskyňa, Sovinec 12 a Jizbář (Q4h), a také je zde jasný vztah tohoto druhu a materiálu z lokalit Javoříčko (MN17) a Sovinec (Q1). Ve všech 3 analýzách se také do okruhu populací blízkých *P. auritus* dostala typová série *P. abeli*, v případě analýzy mandibulárního materiálu dokonce vychází jako skupina nejbližší. To odpovídá zjištěním uvedeným v části 1 výsledků o vztahu těchto dvou druhů. Podivná je pozice lokality Niedzwiedzia v analýzách, kde byl použit i mandibulární materiál. Může to být dáno malým množstvím kvalitně zachovalých mandibulárních nálezů z této lokality.



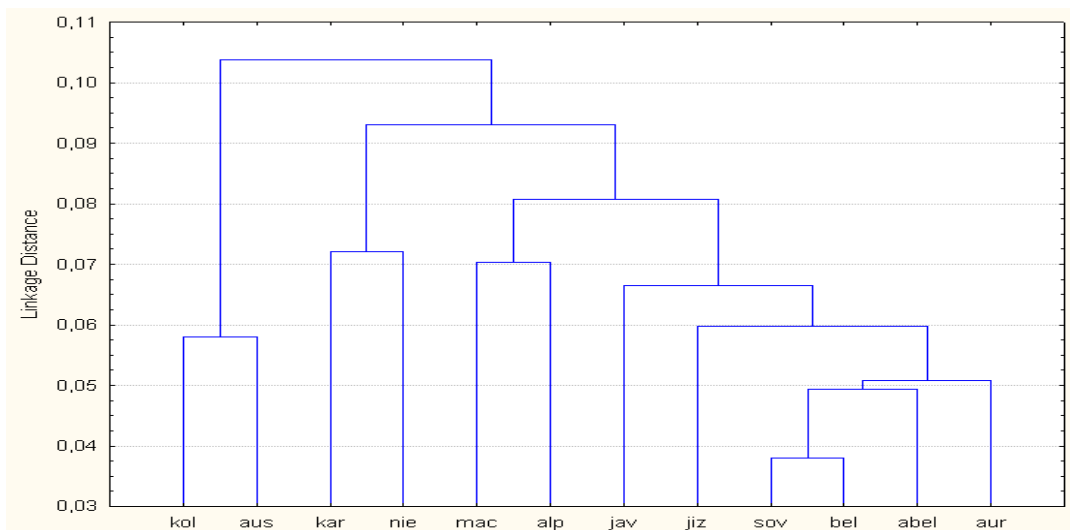
Obr. 3 Výsledky shlukové analýzy (UPGMA, 1-r) morfometrických charakteristik

kraniálních znaků jednotlivých populací. aur – *P. auritus*, aus – *P. austriacus*, mac – *P. m.*

macrobullaris, alp – *P. m. alpinus*, kol – *P. kolombatovici*, abel – typová série *P. abeli*, bel – Belianská j., dob – Dobšinská j., nie – Niedzwiedzia, kar – Karlukovo, sov12 – Sovinec 12, sov- Sovinec, jiz – Jizbář, jav - Javoříčko



Obr. 4 Výsledky shlukové analýzy (UPGMA, 1-r) morfometrických charakteristik mandibulárních znaků jednotlivých populací. Zkratky jako obr. GG, kromě toho urw – Urwista, konQ2 – Koněprusy (Q2).



Obr. 5 Výsledky shlukové analýzy (UPGMA, 1-r) morfometrických charakteristik všech metrických znaků jednotlivých populací. Zkratky jako obr. GG.

Diskuze

Základním úkolem diplomního projektu bylo provést fyzickou revizi dostupného fosilního materiálu rodu *Plecotus* středoevropského prostoru a posoudit možnosti jeho druhové determinace s ohledem na současné názory o taxonomické skladbě západopalearktických forem rodu. Základním vstupním úkolem tedy bylo ověření spolehlivosti morfologických diskriminačních kritérií jednotlivých recentních druhů a zohlednění jejich použitelnosti pro určování fosilního materiálu. Provedená srovnání

potvrdila ve většině případů reálnou použitelnost diskriminačních znaků pro odlišení recentních evropských druhů *P. auritus*, *austriacus*, *macrobullaris* a *kolombatovici*, navrhovaných v literatuře (Lanza 1959; Bauer 1960; Hanák 1962, 1966; Ruprecht 1983; Haussler et Braun 1991; Spitzenberger et al. 2002; Horáček et al. 2004; Horáček et Dulic 2004; Kiefer et Helversen 2004a, 2004b; Spitzenberger et al. 2002, 2006, Strelkov 1988). S potenciálním významem pro aplikaci na fosilní materiál jde konkrétně o délkové poměry jednotlivých částí lebky, mandibuly a zubů, zakončení processus angularis, tvar spodních i svrchních incisivů a caninů, velikost P2/ a P3/, šířku a tvar M3/. Oproti stávajícímu názoru (Kiefer et Helversen 2004a) se nepotvrdila diskriminační použitelnost přítomnosti hrbolu na hraně processus angularis pro odlišení druhu *P. macrobullaris* – znak je přítomen pouze u některé kusů naší serie, avšak jiné ho zcela postrádají. Tento znak je naopak typický pro druh *P. kolombatovici*. Jako nevhodné diskriminační kritérium se také ukazuje tvar P4/, který je velmi proměnlivý v rámci jednotlivých druhů, stejně jako přítomnost mesiopalatálního hrbolu na jeho cingulu.

Aparát diskriminačních kritérií by rozšířen o další znaky specifické pro druhy *P. macrobullaris* a *kolombatovici*, které v literatuře nejsou zmiňovány. Pro druh *P. macrobullaris* je to především tvar cingula P/2 a P/3, které má výrazný distální výběžek směrem vzhůru a z labiální strany má tvar písmene V. Charakteristická pro něj je rovněž pozice metaconového hřebene M3/, který svírá ostrý úhel s mesiální hranou zubu, oválný průřez C/1 a mírné prohnutí labiálního cingula P/4 směrem nahoru. *P. kolombatovici* se kromě již zmíněného hrbolu na processus angularis odlišuje také labiálním cingulem P/4, které je velmi silně prohnuté vzhůru.

Byly nalezeny velikostní rozdíly mezi poddruhy *P. macrobullaris alpinus* a *P. m. macrobullaris*. Většinou tvarových charakteristik se tyto dva poddruhy shodují, výjimkou je pozice mesiální hrany paraconidu *P. m. macrobullaris*, která je ukloněná směrem k bázi a svírá ostrý úhel s distální hranou talonidu.

Výrazné rozdíly mezi druhy *P. auritus* a *macrobullaris* byly nalezeny ve variační struktuře fenotypových znaků, kde se zcela liší vazba trigonidových a talonidových šířek k ostatním znakům. Blíže příbuzné druhy *P. austriacus* a *kolombatovici* vykazují podobnost v úzké vazbě délkových charakteristik mandibuly a molárů.

Bohužel, vzhledem k charakteru zachování fosilního materiálu a dostupnosti naznačených znaků ve vzorcích fosilních, spolehlivá druhová identifikace byla možná pouze u malé části materiálu. Nicméně, ve většině případů bylo možné vyloučit alespoň některé z alternativních interpretací.

Jedním ze základních úkolů práce, k němuž tato šetření byla vztahována, bylo přezkoumání morfometrických poměrů a taxonomické posice fosilního druhu *Plecotus abeli* Wettstein-Westersheim 1923. Tento taxon, popsáný z klasické paleontologické lokality posledního glaciálu, Drachenhöhle bei Mixnitz, byl opakovaně identifikován v podstatné části pleistocenního fosilního záznamu rodu (srv. např. Rabeder 1972, Horáček 1979). I když někteří autoři (Kowalski 1962a; Rabeder 1974) vyjádřili svou pochybnost ohledně samostatného druhového statutu této formy (s odkazem ke skutečnosti, že diagnostické charakteristiky *P. abeli* jsou jednoznačně velmi blízké recentnímu *P. auritus*) jistou odlišnost od recentního druhu nepopírají a *Plecotus abeli* chápají jako fosilní poddruh *Plecotus auritus*. Nedávné objevy nových kryptických druhů (srv. Spitzenberger et al. 2001, 2006) otevírají ovšem možnost možné identity diskutovaného fosilního taxonu s některou z nich. V první řadě přichází v úvahu *P.m.alpinus (=microdontus)* jehož současný areál zahrnuje rovněž oblast typové lokality *P.abeli*. Tuto možnost zvláště zdůrazňují Horáček et Dulic (2004) s odkazem na korespondenci některých diagnostických znaků *abeli* a *alpinus*, např. celkově větších rozměrů obou forem oproti *P.auritus*. Základním krokem testování naskýtajících se hypotéz bylo podrobné revizní zhodnocení poměrů typové série *Plecotus abeli* a přímé srovnání se stavem jednotlivých znaků u recentních druhů *P. auritus* a *macrobullaris* (především jeho alpského poddruhu *P. m. alpinus*). Podle očekávání mé šetření potvrdilo

odlišnost ve velikosti, kdy rozměry formy *P. abeli* jsou při srovnání s *P. auritus* ve 45/93 metrických znaků větší (délka lebky i mandibuly, výška mandibuly a koronoidního výběžku, vzdálenosti spodních i svrchních zubů, rozměry svrchních zubů a spodních I/2, I/3, C/1, šířka P/4 a spodních molárů), ve 2 znacích menší (délka nasálního vykrojení a délka jediného dostupného I/1). Metrické charakteristiky této typové série se nejvíce blíží poddruhu *P. m. macrobullaris*, od kterého se odlišuje 25/88 dostupných znaků. Užší rostrum, uváděné jako typický znak *P. abeli* (Topál 1989a), je ve srovnání *P. auritus*, patrné pouze na poměrných hodnotách – absolutní šířka je shodná.

Porovnáním indexových proměnných metrických znaků, především poměrů délek a šířek zubů, zjistíme pouze 3 odlišnosti od druhu *P. auritus* (poměr metaconové a paraconové šířky M1/, poměr talonidové a trigonidové šířky M/1 a poměr šířky a délky C/1). V těchto 3 znacích se *P. abeli* odlišuje rovněž od *P. m. alpinus*, kromě nich je zde však odlišnost v dalších 6 znacích (poměr délky M/3 a M/1M/3, poměry šířky a délky spodních premolárů a poměr talonidové a trigonidové šířky M/2). Redukce talonidu M/3 (poměr talonidové a trigonidové šířky) je poněkud výraznější než u *P. auritus*, statisticky by spíše odpovídala *P. m. alpinus*, ale překryv hodnot je zde téměř úplný.

Srovnáním variační struktury metrických znaků vychází zřetelná podobnost s poddruhem *P. m. alpinus*. U typové série *P. abeli* nalezneme zcela shodnou vazbu znaků k talonidové šířce M/3, obdobnou vazbu délek a šířek spodních molárů a také vztah šířky rostra a pozice foramen infraorbitale. Nepodařilo se nalézt vazbu znaků obdobnou *P. auritus*.

Tvarové charakteristiky typové série *P. abeli* a jejich srovnání s původními (Rabeder 1972, 1974, Topál 1989a, Wettstein-Westersheim 1923, 1931) diagnostickými znaky jsou následující: K diskriminačním znakům *P. abeli* dle Rabedera (Rabeder 1972, 1974) patří nevýrazná crista lacrymalis. Tak tomu skutečně je u lectotypu *P. abeli*, avšak rostrum Q4Mix_abel_16 se naopak vyznačuje cristou zcela zřetelnou. Rozdíly ve výraznosti cristy celkově spadají do variační šíře druhu *P. auritus*.

Foramen infraorbitale je u typové série *P. abeli* níže položený (vůči orbitě) než u recentního *P. auritus* i *P. m. alpinus*.

Processus angularis se ke konci nerozšiřuje (typický znak *P. macrobullaris*), vyskytují se zde všechny tvarové varianty od zcela hladkých hran (Q4Mix_abel_88) až po hrany s výrazným hrbolem (Q4Mix_abel_86).

Ve zpracovávaném materiálu se nevyskytoval žádný I/1 – P/2, což znemožňuje využití I1/ jako důležitého diskriminačního znaku a zároveň také srovnání míry redukce P2/. Právě redukce a tvar průřezu P2/ jsou považovány (Rabeder 1972, 1974) za další znak odlišující *P. abeli*.

Přítomnost resp. nepřítomnost výběžku na mesiálním cingulu P/4 (Rabeder 1972, 1974) je v typové sérii *P. abeli* znak velmi variabilní - u některých exemplářů se vyskytuje výběžek velmi výrazný (Q4Mix_abel_20, 23, 27, 38, 39), u některých naopak zcela chybí (Q4Mix_abel_15, 18, 19, 41, 42) a u ostatních je středně veliký.

Míra redukce a tvarové charakteristiky M3/ odpovídají poměrům u recentního *P. auritus*. Nicméně, Rabeder (Rabeder 1972, 1974) uvádí výrazný rozdíl *P. abeli* oproti *P. auritus* v pozici metaconového hřebene: u *P. abeli* svírá ostrý úhel s mesiální hranou zubu, zatímco u *P. auritus* je souběžný. Tato odlišnost by dobře odpovídala diagnostickým odlišnostem druhů *P. auritus* a *P. m. alpinus* (viz výše) a mohla by být silným argumentem pro závěr o identitě *P. abeli* a recentní formy *P. m. alpinus* s příslušnými nomenklatorickými důsledky (priorita jména *abeli* pro celou skupinu forem okruhu *P. macrobullaris*). Provedená analýza variability typové serie však ukázala, že v typové sérii *P. abeli* se vyskytuje jak tvar M3/ typický pro *P. m. alpinus* (ostrý úhel metaconového hřebene), tak poměry identické se situací u *P. auritus* (hřeben souběžně), a to zhruba v poměru 2:1. Také v ilustračních tabulkách v Rabederově práci (Rabeder 1974) jsou zachyceny 3 M3/ *P. abeli*, přičemž 2 mají metaconový hřeben v ostrém úhlu, ale 1 souběžně.

I/3 je velmi mohutný a svou délkou odpovídá poddruhu *P. m. alpinus*. C/1 má kulatý průřez, čímž se naopak od tohoto poddruhu výrazně odlišuje, a není prohnutý dozadu, což je důležitý diskriminační znak druhu *P. auritus*.

P/3 je téměř stejně veliký jako P/2, jejich labiální cingula nemají distální výběžek směrem vzhůru a z labiálního pohledu mají tvar písmene U. Labiální cingulum P/4 je rovné nebo oblé.

Tyto znaky jsou klíčové diskriminační charakteristiky druhu *P. auritus* a naprosto se odlišují od obou poddruhů *P. macrobullaris*.

Celkově podle korelačních poměrů přítomných kraniálních i mandibulárních znaků a kombinaci obou, se typová serie *P. abeli* objevuje v těsné blízkosti recentního druhu *P. auritus*.

Z předchozích charakteristik je zřejmé, že *P. abeli* nelze jednoznačně přiřadit k druhu *P. auritus* či *P. macrobullaris*. Svou velikostí tato forma přesahuje oba zmíněné druhy, bližší je však *P. macrobullaris*. Variační struktura fenotypu vykazuje výrazné shody s poddruhem *P. m. alpinus*. V poměrech tvarových diskriminačních znaků (šířka a tvar M3/, tvar C/1, processus angularis, cingula P/2, P/3, P/4), je neméně přesvědčivě zřejmá výrazná podobnost s recentním druhem *P. auritus*. Jediným rozdílem je nerozšiřující se zakončení processus angularis. M3/ se zde vyskytuje jak ve formě typické pro *P. auritus*, tak i *P. macrobullaris*. Nelze však přehlédnout, že je M3/ velmi dlouhý a míra jeho redukce se tedy shoduje s *P. auritus*, zatímco u *P. macrobullaris* je M3/ redukovánější. Shrňme-li uvedené skutečnosti, můžeme konstatovat následující: (a) identita typové serie *P. abeli* a *P. m. alpinus* jednoznačně prokázána nebyla, (b) znaky uváděné jako jednoznačná diagnostická kritéria *P. abeli* vykazují i v rámci typové serie větší variabilitu než uváděno s výraznými přesahy do variační šíře obou recentních taxonů, (c) tato skutečnost nepodporuje vymezení formy *abeli* jako dobře definovaného morfologického druhu. (d) Ve většině charakteristik vykazuje forma *abeli* větší podobnost s poměry u druhu *P. auritus* zatímco klíčové kvalitativní diagnostické znaky *P. alpinus* nebyly zde zjištěny. Jakkoliv provedená sledování neprokázala druhovou příslušnost *P. abeli* zcela jednoznačně, přikláním se z uvedených důvodů k tradiční interpretaci, že spíše než o samostatný druh jedná se extrémní fenotypovou variantu uvnitř druhu *P. auritus*. Navrhovanou interpretací je, že *P. abeli* s.str. je glaciální ekomorfou druhu *P. auritus*, charakterisovanou výrazně větší velikostí a odpovídajícími alometrickými změnami, podobně jako tomu je v případě glaciálních forem jiných skupin drobných savců (Horáček et Sánchez-Marco 1984), u nichž příslušné změny jsou vysvětlovány v duchu Bergmannova pravidla působením klimatických podmínek glaciálu.

Důležitým závěrem provedených šetření je skutečnost, že výrazné podobnosti se shora naznačenými specifikami formy typové serie *P. abeli* vykazují rovněž soubory ze staršího holocenu a rovněž většina zkoumaných populací pleistocenního stáří. Za zmínku v této souvislosti stojí zejména poměry početných vzorků z Belianská jaskyňa a Dobšinská Íadová jaskyňa, kde podobnost s *P. abeli* vykazují rovněž poměry variační struktury kraniálního fenotypu.

Zajímavým nálezem je samostatný P/2 z lokality Jizbáň (Q4h), jehož cingulum má tvar blížící se typickému tvaru u *P. m. alpinus*. Také některé M3/ z této lokality mají tvar charakteristický pro tento druh. Nicméně, ostatní fenetické znaky z této lokality se neodlišují od *P. auritus* a rovněž porovnání variancí *P. auritus* a poměrů v této lokalitě nenaznačuje přítomnost více druhů.

Podobnou strukturou znaků jako *P. abeli* (větší velikost, tvarová shoda s *P. auritus*) se vyznačují i nálezy z lokalit středo- a staropleistocenního stáří.

Souborně lze tak na základě analýzy pleistocenního materiálu rodu *Plecotus* ze střední Evropy konstatovat následující: (a) v žádné ze zkoumaných lokalit nebyla jednoznačně prokázána přítomnost více než jednoho druhu, (b) v případech kdy dochovaný materiál umožňuje jednoznačné určení, náleží pozůstatky rodu *Plecotus* jednoznačně do okruhu *P. auritus-abeli*. (c) Zdá se tedy, že v průběhu celého pleistocenu byla oblast střední Evropy osídlena patrně výlučně druhem *P. auritus*, přičemž, jak dokládají nálezy z kontextu glaciálních společenstev (Balcarcka, Zkamenělý zámek) tento druh zde patrně souvisle přežíval i úseky glaciální.

Uvedeným závěrům se zřetelně vymykají poměry doložené v bulharské lokalitě Karlukovo – jeskyně za monastýrem. Nálezy z lokality Karlukovo jsou jediným materiálem z jihovýchodní Evropy, který jsme zpracovávala – jde však současně pravděpodobně o nejpočetnější fosilní soubor rodu, který z této oblasti k dispozici. V každém případě jde o jediný fosilní materiál revidovaný podle nejnovějších poznatků o druhové struktuře rodu *Plecotus*, který nepochází ze střední Evropy.

Materiál z této lokality je v dosti špatném stavu, a proto je formulování přesných závěrů o druhové příslušnosti populace poměrně složitě. Velikostní charakteristiky poměrně dobře

odpovídají balkánskému poddruhu *P. m. macrobullaris*, tvarové naznačují přítomnost jak druhu *P. macrobullaris*, tak i *P. auritus* na lokalitě. Tomu napovídá i výrazně vysoká míra variance u některých znaků.

Jediný dostupný M3/ a tvar proessus angularis odpovídají *P. auritus*. V případě tvaru cingula P/4 se vyskytuje jak typ charakteristický pro *P. auritus* (oblé), tak i pro *P. macrobullaris* (prohnuté nahoru). Nejvýraznějším argumentem pro přítomnost *P. macrobullaris* je však jediný zchovalý P/3, jehož cingulum vybíhá na distálním konci charakteristicky vzhůru a labiální cingulum má tvar V, což je velmi důležitým diskriminačním kritériem tohoto druhu. Navíc se zde v některých případech vyskytuje unikátní znak poddruhu *P. m. macrobullaris*, kterým je mesiální hrana paraconidu M/3 svírající ostrý úhel s distální hranou talonidu.

Poměrně s jistotou lze tedy konstatovat, že z lokality Karlukovo byl prokázán (první a jediný) fosilní záznam druhu *P. macrobullaris*.

Zhodnocení pliocenního a miocenního materiálu, který jsem měla k dispozici, je již poněkud obtížnější. Ve většině pramenů je z tohoto úseku uváděn druh *P. crassidens* Kormos, 1930 (popsaný z Q1 lokality Betfia 2) jehož příbuznost recentnímu americkému rodu *Corynorhinus* byla konstatována Kowalským (1956), a pro něj byl posléze vytvořen samostatný rod *Paraplecotus* Rebeder 1974. Diagnostické odlišnosti od rodu *Plecotus* s.str. (pozice foramen mentale, tvar premolárů a M3/) jsou velmi výrazné. Celkem odpovědně mohu tedy konstatovat, že v žádný ze zkoumaných kusů v mém materiálu disagnostické znaky rodu *Paraplecotus* nevykazuje. Přes odlišnosti od recentního *P. auritus* a mladopleistocenního *abeli* (týká se i velikostních poměrů) lze všechny doklady celkem jednoznačně přiřadit do okruhu *P. auritus* – odlišnosti od jiných recentních druhů jsou ještě výraznější než v případě *abeli*. Do okruhu tohoto druhu patří také doklad z rakouské lokality Deutsch Altenburg 12 původně určený jako *Plecotus (Paraplecotus) crassidens*, který jsem měla k dispozici. Zjevně chybné určení v tomto případě naznačuje, že zdaleka ne všechny pliocenní a staropleistocenní nálezy v literatuře řazené k tomuto taxonu je možno bez zevrubné revize akceptovat.

Pro přesnější závěry ohledně výskytu druhu *P. (P.) crassidens* ve střední Evropě by bylo potřebné prostudovat srovnávací materiál popsany z typové lokality Betfia 2 (Kormos 1930)

a dále z lokalit Deutsch-Altenburg (Rabeder 1974), Beremend 17 (Topál 1989a, 1989b), Gundersheim 1 (Heller 1936) a dalších. Předběžně se tak zdá pravděpodobné, že *P. (P.) crassidens* byl prvkem omezeným na oblast jižní části střední Evropy (Panonie), kde přežíval až do nejstraššího pleistocenu, dále na sever přinejmenším v mladším pliocenu však nepronikal. V téže době (Javoříčko, Urwista) bylo naše území osídleno předkovskými formami recetního druhu *P. auritus*. Za zmínku stojí, že rovněž velmi fragmentární miocenní doklady v mém materiálu vykazují nejbližší vztahy právě k tomu druhovému okruhu.

Proti očekávání lze tedy konstatovat, že fosilní záznam rodu *Plecotus* ve střední Evropě charakterizuje průběžné zastoupení jediné druhové linie – *P. auritus*. Jeho nálezy pochází i z oblastí, které dnes obývá poddruh *P. m. alpinus*. Zdá se tedy, že zatímco druh *P. auritus* souvisle osídluje území střední Evropy přinejmenším od pliocénu, druh *P. macrobullaris* se zde objevuje patrně teprve v nedávné minulosti. Tento závěr se shoduje se závěry molekulární fylogeografie (Juste et al. 2004) , které ukazují výraznou geotypovou rozrůzněnost druhu *P. auritus* a velmi nízkou genetickou variabilitu druhu *P. macrobullaris* s.l., která naznačuje nedávnou expansi z oblasti původního rozšíření (pontokaspické refugium?). Tuto možnost celkem dobře podporuje také první fosilní doklad tohoto okruhu doložený v této práci z Bulharské lokality Karlukovo.

Souhrn

Byla provedena fyzická revize rozsáhlého materiálu fosilních dokladů rodu *Plecotus* ve střední Evropě, zahrnující stratigrafický úsek od středního miocenu do současnosti.

Aparátem podrobné morfometrické analýzy byly srovnány fenotypové charakteristiky jednotlivých fosilních populací včetně variačních poměrů kraniálního a dentálního fenotypu.

Souběžnou analýzou reprezentativních vzorků většiny recentních západopaleoarktických forem rodu byla upřesněna diagnostická dentální a kraniální kriteria se zvláštním zřetelem ke znakům použitelným při hodnocení fosilního materiálu.

Analýzou typové serie byla zevrubně revidována morfometrická proměnlivost a diagnostická kriteria fosilního taxonu *Plecotus abeli* Wettstein-Westersheim a testovány naskýtající se hypotézy o jeho taxonomické příslušnosti. Závěry provedených sledování ukazují, že velmi pravděpodobně jde o extrémní fenotypovou variantu druhové skupiny *Plecotus auritus*.

Analogicky, tytéž charakteristiky vykazují rozvněž zkoumané populační vzorky holocenního a pleistocenního stáří.

V početných souborech pliocenního stáří nebyla proti očekávání potvrzena přítomnost rodu *Paraplecotus*.

Všechny pleistocenní a pliocenní soubory zdají se být druhově homogenní a vykazují jasné vztahy k recentnímu druhu *Plecotus auritus*.

Uvedené závěry svědčí pro představu, že druhová skupina *Plecotus auritus* je residentním a po většinu sledovaného období jediným zástupcem rodu ve střední Evropě. Druh *Plecotus macrobullaris* se do střední Evropy rozšiřuje patrně v nedávné minulosti, pravděpodobně z oblasti pontokaspické resp. baltánské, kde jej prvním fosilním dokladem z bulharské pleistocenní lokality Karlukovo, tato práce rovněž prokazuje.

Literatura

- Anderson, M. E., Racey, P. A., 1991.** Feeding-Behavior of Captive Brown Long-Eared Bats, *Plecotus auritus*. *Animal Behaviour* **42**:3, 489-493.
- Bauer, K., 1960.** Die Säugetiere des Neusiedlersee Gebietes (Österreich). *Bonner Zoologische Beiträge* **11**: 141-344.
- Bauerová, Z., 1982.** Contribution to the Trophic Ecology of the Grey Long-Eared Bat, *Plecotus austriacus*. *Folia Zoologica* **31**(2): 113-122.
- Benda, P., Ivanova, T., 2003.** Long-eared bats, genus *Plecotus* (Mammalia:Chiroptera), in Bulgaria: A revision of systematic and distributional status. *Časopis Národního Muzea, Řada přírodovědná* **172**(1-4): 157-172
- Benda, P., Kiefer, A, Hanák, V., Veith, M., 2004.** Systematic status of African populations of long-eared bats, genus *Plecotus* (Mammalia : Chiroptera). *Folia Zoologica* **53**, Monograph 1, 47pp.
- Bogdanowicz, W., 1999.** *Plecotus auritus* (Linnaeus, 1758). Pp. 148 - 149. In Mitchell-Jones A., Amori G., Bogdanowicz W. et al. (Eds.): *The Atlas of European Mammals*. London: Academic Press.
- Bogdanowicz, W., Kasper, S., Owen, R. D., 1998.** Phylogeny of plecotine bats: Reevaluation of morphological and chromosomal data. *Journal of Mammalogy* **79**(1): 78-90.
- Bosák, P., Horáček, I., 1982:** Kwartérní sedimenty jeskyně Niedzwiedzia v u Klentna (Polsko). *Čs.kras, Praha*, **33**: 79-89.
- Bosák, P., Glazek, J., Horáček, I., Szyrkiewicz, A., 1982:** New locality of Early Pleistocene vertebrates - Zabia cave at Podlesice, Central Poland. *Acta geol. Polon., Warszawa*, **32**: 217-226.
- Burland, T. M., Barratt, E. M., Beaumont, A., Racey, P. A., 1999.** Population genetic structure and gene flow in a gleaning bat, *Plecotus auritus*. *Proceedings of the Royal Society of London B* **266**: 975-980.
- Burland, T. M., Barratt, E. M., Nichols, R. A., Racey, P. A., 2001.** Mating patterns, relatedness and the basis of natal philopatry in the brown long-eared bat, *Plecotus auritus*. *Molecular Ecology* **10** (5): 1309-1321.

- Coles, R. B., Guppy, A., Anderson, M. E., Schlegel, P., 1989.** Frequency Sensitivity and Directional Hearing in the Gleaning Bat, *Plecotus auritus* (Linnaeus 1758). *Journal of Comparative Physiology a-Sensory Neural and Behavioral Physiology* **165**(2): 269-280.
- Corbet, G. B., 1978.** The Mammals of the Palaearctic Region; A Taxonomic Review. London, Brit. Mus. (Nat. Hist.): Cornell Univ. Press.
- Dietrich, S., Szameitat, D. P., Kiefer, A., Schnitzler, H.-U., Denzinger, A., 2006.** Echolocation signals of the plecotine bat, *Plecotus macrobullaris* Kuzyakin, 1965. **8**: 465-475.
- Eklof, J., Jones, G., 2003.** Use of vision in prey detection by brown long-eared bats, *Plecotus auritus*. *Animal Behaviour* **66**: 949-953.
- Entwistle, A. C., 1999.** *Plecotus auritus* (Linnaeus, 1758). Pp. 148 - 149. In Mitchell-Jones A., Amori G., Bogdanowicz W. et al. (Eds.): The atlas of European Mammals. London: Academic Press.
- Entwistle, A. C., Racey, P. A., Speakman, J. R., 1996.** Habitat exploitation by a gleaning bat, *Plecotus auritus*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **351**(1342): 921-931.
- Entwistle, A. C., Racey, P. A., Speakman, J. R., 1997.** Roost selection by the brown long-eared bat *Plecotus auritus*. *The Journal of Applied Ecology* **34**(2): 399-408.
- Entwistle, A. C., Racey, P. A., Speakman J. R., 1998.** The reproductive cycle and determination of sexual maturity in male brown long-eared bat, (*Plecotus auritus*). *Journal of Zoology* **244**: 63-70.
- Entwistle, A. C., Racey, P. A., Speakman, J. R., 2000.** Social and population structure of a gleaning bat, *Plecotus auritus*. *Journal of Zoology* **252**: 11-17.
- Frost, D. R., Timm, R. M., 1992.** Phylogeny of Plecotine Bats (Chiroptera: "Vespertilionidae"): Summary of the Evidence and Proposal of a Logically Consistent Taxonomy. *American Museum Novitates*, **3034**: 1 - 15.
- Furmankiewicz, J., Altringham, J., 2007.** Genetic structure in a swarming brown long-eared bat (*Plecotus auritus*) population: evidence for mating at swarming sites. *Conservation Genetics* **8**(4): 913-923.
- Gaisler, J., Hanák V., 1969.** Summary of the results of bat-banding in Czechoslovakia, 1948 – 1967. Výsledky dvacetiletého kroužkování netopýřů v Československu. *Lynx* **10**: 25 – 34.

- Garin, I., Garcia-Mударra, J. L., Aihartza, J. R., Goiti, U., Juste, J., 2003.** Presence of *Plecotus macrobullaris* (Chiroptera: Vespertilionidae) in the Pyrenees. *Acta Chiropterologica* **5**(2): 243-250.
- Glover, A. M., Altringham, J. D., 2008.** Cave selection and use by swarming bat species. *Biological Conservation* **141**(6): 1493-1504.
- Hanák, V., 1962.** Netopýr dlouhouchý (*Plecotus austriacus*, Fischer 1829) - nový člen naší savčí fauny. *Časopis Národního muzea, Oddělení Přírodovědné* **131**(2): 87-96.
- Hanák, V., 1966.** "Zur Systematik und Verbreitung der Gattung *Plecotus*, Geoffroy, 1818 (Mammalia, Chiroptera)." *Lynx* **6**: 57-66.
- Hanák, V., 1969.** Okologické Bemerkungen zur Verbreitung der Langohren (Gattung *Plecotus* Geoffroy, 1818) in der Tschechoslowakei. *Lynx* **10**: 35-39.
- Handley, C. O., Jr., 1959.** A revision of American bats of the genera *Euderma* and *Plecotus*. *Proceedings of the United States National Museum, Smithsonian Institution* **110** (3417): 95-185.
- Haussler, U., Braun, M., 1991.** Sammlung einheimischer Fledermause (Mammalia, Chiroptera) des Staatlichen Museums für Naturkunde Karlsruhe - Teil II: *Plecotus*. *Carolinea* **49**: 101-114.
- Heller, F., 1936.** Eine Oberpliocäne Wirbeltierfauna aus Rheinhessen. In Broili, F., Hennig, E., Himmel, H., Schneiderhohn, H. (Eds.): *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Abteilung B: Geologie und Paläontologie*. Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung.
- Hooper, S. R., van den Bussche, R. A., 2001.** Phylogenetic relationships of plecotine bats and allies based on mitochondrial ribosomal sequences. *Journal of Mammalogy* **82**(1): 131-137.
- Horáček, I., 1975a.** Notes on the ecology of bats of the genus *Plecotus* Geoffroy, 1818 (Mammalia: Chiroptera). *Věstník československé společnosti zoologické* **3**: 195-210.
- Horáček, I., 1975b.** Přehled kvartérních netopýrů (Chiroptera) Československa. *Lynx* **18**.
- Horáček, I., 1976:** Přehled kvartérních netopýrů Československa. *Lynx*, **18**: 35-58.
- Horáček, I., 1980a:** Nová paleontologická lokalita na Zlatém koni u Koněprus. *Čs.kras*, Praha, **20**: 105-107.
- Horáček, I., 1980b:** Včeláře 3 - nová staropleistocenní lokalita Slovenského krasu. *Slov. kras, Lipt.Mikuláš*, **18**: 183-192.
- Horáček, I., 1982.** K poznání glaciálních poměrů v krasu severního Bulharska. *Čs.kras* **32**: 95-103.

- Horáček, I., 1983.** Kritický katalog fosilních letounů Evropy a severní Afriky (Mammalia, Chiroptera). Pp. 88. Práce ke kandidátskému minimu. ÚGG. Praha, ČSAV.
- Horáček, I., 1985:** Survey of the fossil vertebrate localities Včeláře 1-7. Čas. min. geol., Praha, **30**: 353-366.
- Horáček I., 1995.** K formování středoevropské netopýří fauny. Netopiere 1, Bratislava: 93-98
- Horáček, I., 2000:** Nález mladocenozoické fauny v Českém krasu a jejich význam pro poznání morfogenese této oblasti. pp. 40-48 In: Cílek, V., Bosák P. (eds.): Zlatý kůň. Knihovna CSS 36. Praha
- Horáček I., 2007:** Holocene history of the mammalian fauna in the Northern Bohemian sandstone region (Czech Republic), pp. 265-272 In: Sandstone Landscapes. Academia, Praha.
- Horáček, I., Bogdanowicz, W., Dulic, B., 2004.** *Plecotus austriacus* (Fischer, 1829) – Graues Langohr. In Niethammer J., Krapp F. (Eds.): Handbuch der Säugetiere Europas, **4** (II): 1001 - 1049. Wiebelsheim, Aula-Verlag.
- Horáček, I., Dulic, B., 2004.** *Plecotus auritus* Linnaeus, 1758 – Braunes Langohr. In Niethammer J., Krapp F. (Eds.): Handbuch der Säugetiere Europas, **4** (II): 953 - 999. Wiebelsheim, Aula-Verlag.
- Horáček, I., Hanák, V., Gaisler, J., 2000.** Pp. 11 - 157. Bats of the Palearctic Region: a taxonomic and biogeographic review. In Woloszyn, B. (Ed.): Proceedings of the VIIIth European Bat Research Symposium, I. Approaches to Biogeography and Ecology of Bats. Kraków, Poland.
- Horáček, I., Ložek, V., 1983:** Paleontologické doklady a jejich stratigrafické zhodnocení. In: Bosák, P. (ed.): Krasové jevy vrchu Turolu u Mikulova. Studie ČSAV, **5**(84): 105 pp.
- Horáček, I., Sánchez-Marco, A., 1984.** Comments on the Weichselian small mammal assemblages in Czechoslovakia and their stratigraphical interpretation. N.Jb.Geol.Paläont., Mh. **9**: 560-576.
- Ibanez, C., Fernández, R., 1985.** Systematic status of the long-eared bat *Plecotus teneriffae* Barret-Hamilton, 1907 (Chiroptera, Vespertilionidae). Säugetierkundliche Mitteilungen **32**: 143-149.
- Ibanez, C., Garcia-Mudarra, J. L., Ruedi, M., Stadelmann, B., Juste, J., 2006.** The Iberian contribution to cryptic diversity in European bats. Acta Chiropterologica **8**(2): 277-297.
- Janossy, D., 1986.** Pleistocene vertebrate faunas of Hungary. Budapest, Akademiai Kiado.

- Juste, J., Ibanez, C., Munoz, J., Trujillo, D., Benda, P., Karatas, A., Ruedi, M., 2004.** Mitochondrial phylogeography of the long-eared bats (*Plecotus*) in the Mediterranean Palaeartic and Atlantic Islands. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **31**(3): 1114-1126.
- Kanuch, P., Danko S., Celuch, M., Kristin, A., Pjencak, P., Matis, S., Smidt, J., 2008.** Relating bat species presence to habitat features in natural forests of Slovakia (Central Europe). *Mammalian Biology* **73**(2): 147-155.
- Kiefer, A., von Helversen O., 2004a.** *Plecotus alpinus* Kiefer & Veith, 2002 - Alpenlangohr. In Niethammer J., Krapp F. (Eds.): *Handbuch der Säugetiere Europas*, **4** (II). Wiebelsheim, Aula-Verlag.
- Kiefer, A., Helversen von, O., 2004b.** *Plecotus kolombatovici* (Dulic, 1980) - Balkanlangohr. In Niethammer J., Krapp F. (Eds.): *Handbuch der Säugetiere Europas*, **4** (II). Wiebelsheim, Aula-Verlag.
- Kiefer, A., Mayer, F., Kosuch, J., Helversen, O., Veith, M., 2002.** Conflicting molecular phylogenies of European long-eared bats (*Plecotus*) can be explained by cryptic diversity. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **25**(3): 557-566.
- Kiefer, A., Mucedda, M., 2004.** *Plecotus sardus* (Mucedda, Kiefer, Pidinchedda & Veith, 2002) - Sardinisches Langohr. In Niethammer J., Krapp F. (Eds.): *Handbuch der Säugetiere Europas*, **4** (II). Wiebelsheim, Aula-Verlag.
- Kiefer, A., Veith, M., 2001.** A new species of long-eared bat from Europe (Chiroptera: Vespertilionidae). *Myotis* **39**: 5-16.
- Koopman, K. F., 1994.** Pp. 1-217. Chiroptera: Systematics. In Niethammer, J., Schliemann, J. H., Stark, D.: *Handbook of Zoology, VIII Mammalia, Part 60*. Berlin & New York: Walter de Gruyter.
- Kormos, T., 1930.** Diagnosen neuer Säugetiere aus des oberpliozänen Fauna des Somlyoberges, Puspokfurdo. *Ann. Hist.-nat Mus. Nat. Hung.* **27**: 237-246.
- Kowalski, K., 1956.** Insectivores, Bats and Rodents from the early Pleistocene bone breccia of Podlesice near Kroczyce (Poland). *Acta Palaeontologica Polonica* **1**: 331–394.
- Kowalski, K., 1962a.** Bats of the early Pleistocene from Koneprusy (Czechoslovakia). *Acta Zoologica Cracoviensia* **VII**(9).
- Kowalski, K., 1962b.** Fauna of Bats from the Pliocene of Weze in Poland. *Acta Zoologica Cracoviensia* **VII**(3).
- Kruskop, S. V., Lavrenchenko, L. A., 2000.** A new species of long-eared bat (*Plecotus*; Vespertilionidae, Mammalia) from Ethiopia. *Myotis* **38**: 5-17.

- Lanza, B., 1959.** Notizie sullo stato peniale dei chiroterteri Europei e su alcuni casi di parallelismo morfologico. *Monit. Zool. Ital.* **67**: 3-14.
- Lesinski, G., Kowalski, M., et al., 2007.** Bats on forest islands of different size in an agricultural landscape. *Folia Zoologica* **56**(2): 153-161.
- Ložek, V., Horáček, I., 1983:** Staropleistocenní fauna z jeskyně Na Skalce u Nového Mesta nad Váhom. *Čs.kras, Praha*, **35**: 65-75.
- Ložek V., Horáček I., 2007:** Molluscan and vertebrate successions from the Velká Ružinská Cave (East Slovakia). pp. 217-225 In: *Festschrift für Klaus Dietrich Jaeger zum 70 Geburtstag. Terra Prehistorica*
- Mais, K., Rabeder, G., 1984.** Das grosse Hohlesystem im Pfaffenberg bei Bad Deutsch-Altenburg (Niederösterreich) und seine fossilen Faunen. *Die Hohle* **35**(3/4): 213–230.
- Mayer, F., Dietz, C., Kiefer, A., 2007.** Molecular species identification boosts bat diversity. *Frontiers in Zoology* **4**(4).
- Mayer, F., von Helversen, O., 2001.** Cryptic diversity in European bats. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **268**(1478): 1825-1832.
- McLean, J. A., Speakman, J. R. 1996.** Suckling behaviour in the brown long-eared bat (*Plecotus auritus*). *Journal of Zoology* **239**: 411-416.
- Mucedda, M., Kiefer, A., Pidinchedda, E., Veith, M., 2002.** A new species of long-eared bat (Chiroptera, Vespertilionidae) from Sardinia (Italy). *Acta Chiropterologica* **4**(2): 121-135.
- Norberg, U. M., 1976a.** Aerodynamics, kinematics, and energetics of horizontal hovering flight in the long-eared bat, *Plecotus auritus*. *Journal of Experimental Biology* **65**: 459-470.
- Norberg, U. M., 1976.** Aerodynamics, kinematics, and energetics of horizontal flapping flight in the long-eared bat *Plecotus auritus*. *Journal of Experimental Biology* **65**: 179-212.
- Norberg, U. M., Rayner, J. M. V., 1987.** Ecological Morphology and Flight in Bats (Mammalia; Chiroptera): Wing Adaptations, Flight Performance, Foraging Strategy and Echolocation. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B*, **316**: 335-427.
- Park, K. J., Masters, E., Altringham, J. D., 1998.** Social structure of three sympatric bat species (Vespertilionidae). *Journal of Zoology*, **244**: 379-389.
- Paz de, O., 1994.** Systematic position of *Plecotus* (Geoffroy, 1818) from the Iberian Peninsula (Mammalia: Chiroptera). *Mammalia* **58**(3): 423-432.
- Pedersen, S. C. 1998.** Morphometric Analysis of the Chiropteran Skull with Regard to Mode of Echolocation. *Journal of Mammalogy* **79**(1): 91-103.

- Pestano, J., Brown, R. P., Suarez, N., Benzal, J., Fajardo, S., 2003.** Intraspecific evolution of Canary Island Plecotine bats, based on mtDNA sequences. *Heredity* **90**(4): 302-307.
- Polly, P. D., le Comber, S. C., Burland, T. M., 2005.** On the Occlusal Fit of Tribosphenic Molars: Are We Underestimating Species Diversity in the Mesozoic? *Journal of Mammalian Evolution* **12**(1/2): 283 - 299.
- Qumsiyeh, M. B., Bickham, J. W., 1993.** Chromosomes and Relationships of Long-Eared Bats of the Genera *Plecotus* and *Otonycteris*. *Journal of Mammalogy* **74**(2): 376-382.
- Rabeder, G., 1972.** Die Insectivoren und Chiropteren (Mammalia) aus dem Altpleistozan von Hundsheim (Niederösterreich). *Ann. Naturalhistor. Mus. Wien* **76**: 375–474.
- Rabeder, G., 1973a.** Fossile Fledermausfaunen aus Österreich. *Myotis* **XI**: 3–14.
- Rabeder, G., 1973b.** *Plecotus* (*Paraplecotus*) aus dem O-Miozan von Kohfidisch (Burgenland). *Myotis* **XI**: 15-17.
- Rabeder, G., 1974.** *Plecotus* und *Barbastella* (Chiroptera) im Pleistozan von Österreich. Sonderdruck aus *Naturkundliches Jahrbuch der Stadt Linz* 1973.
- Rostovskaya, M. S., Zhukova, D. V., Illarionova, A. E., Ustyugova, S. V. Borissenko, A. V., Sviridov, A. V., 2000.** Insect prey of the Long-eared bat *Plecotus auritus* (L.) (Chiroptera: Vespertilionidae) in Central Russia. *Russian Entomological Journal* **9**(2): 185-189.
- Ruprecht, A., L., 1969.** Taxonomic value of the mandible measurements in the genus *Plecotus* Geoffroy, 1818. *Acta Theriologica* **14**(1-10): 63-68.
- Ruprecht, A. L., 1983.** Criteria for the Species Identification in the Genus *Plecotus* Geoffroy (Chiroptera, Vespertilionidae). *Zoologicheskyy Zhurnal* **62**(8): 1252-1257.
- Sevilla, P., 1989.** Pp.349–355. Quaternary fauna of bats in Spain: Paleoeologic and biogeographic interest. In Hanák, V., Horáček, I., Gaisler, J. (Eds): *European Bat Research*. Praha: Charles University Press.
- Siivonen, Y., Wermundsen, T., 2008.** Characteristics of winter roosts of bat species in southern Finland. *Mammalia* **72** (1): 50-56.
- Simmons, N. B., 2005.** Order Chiroptera. In Wilson, D. E., Reeder, D. M. (Eds.): *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. Third edition. Washington, Smithsonian Institution press.
- Spitzenbegrer, F., Strelkov, P., Winkler, H., Haring, E., 2006.** A preliminary revision of the genus *Plecotus* (Chiroptera, Vespertilionidae) based on genetic and morphological results. *Zoologica Scripta* **35**(3): 187-230.

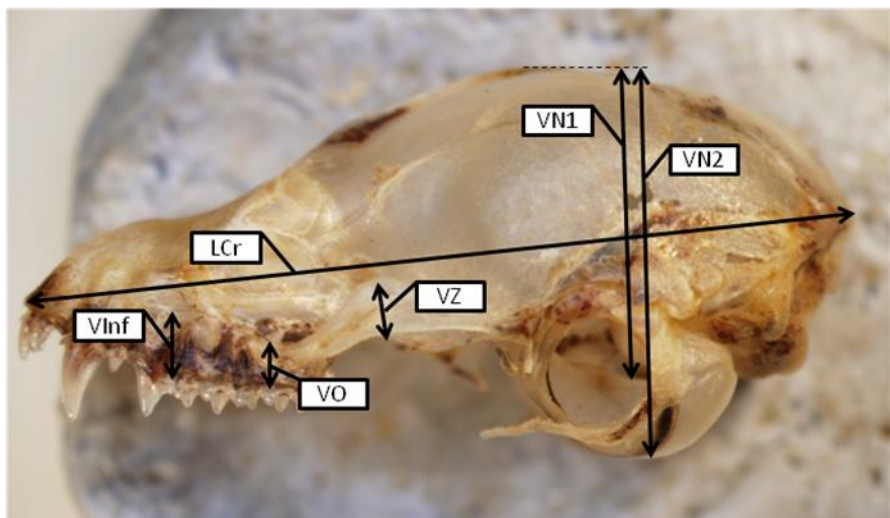
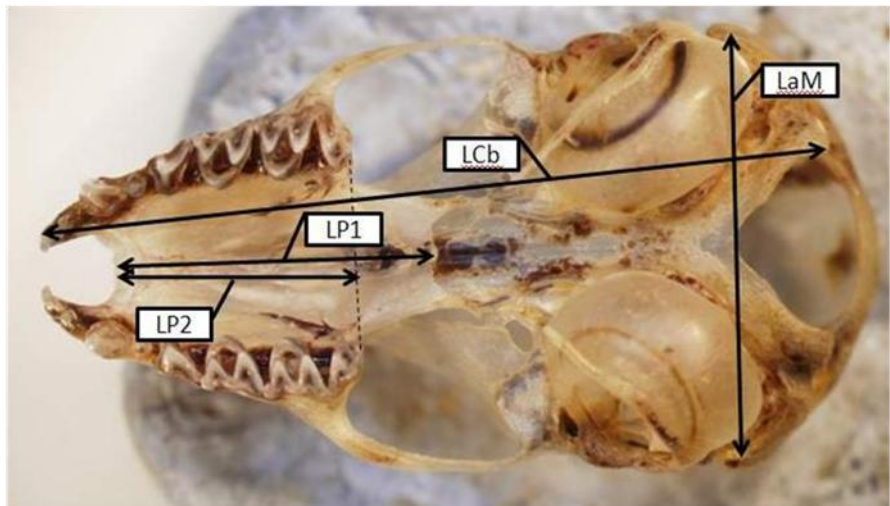
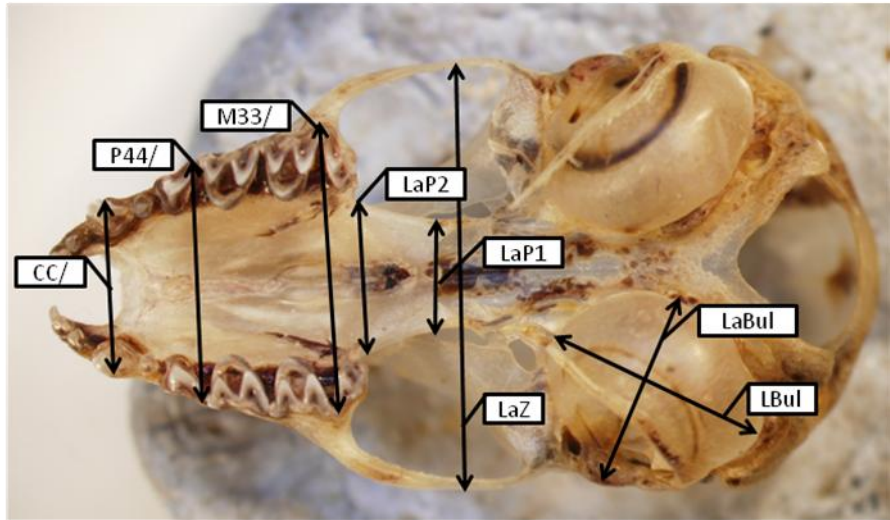
- Spitzenberger, F., Haring, E., Tvrtkovic, N., 2002.** *Plecotus microdontus* (Mammalia, Vespertilionidae), a new bat species from Austria. *Natura Croatica* **11**(1): 1-18.
- Spitzenberger, F., Piálek, J., Haring, E., 2001.** Systematics of the genus *Plecotus* (Mammalia, Vespertilionidae) in Austria based on morphometric and molecular investigations. *Folia Zoologica* **50**(3): 161-172.
- Spitzenberger, F., Strelkov, P., Haring, E., 2003.** Morphology and mitochondrial DNA sequences show that *Plecotus alpinus* Kiefer & Veith, 2002 and *Plecotus microdontus* Spitzenberger, 2002 are synonyms of *Plecotus macrobullaris* Kuzjakin, 1965. *Natura Croatica* **12**(2): 39-53.
- Strelkov, P., 1987.** Pp. 87 - 94. New Data on the Structure of Baculum in Palearctic Bats. I. Genera *Myotis*, *Plecotus* and *Barbastella*. In Hanák, V., Horáček, I., Gaisler, J. (Eds): *European Bat Research*. Praha: Charles University Press.
- Strelkov, P. P., 1988.** Brown (*Plecotus auritus*) and Grey (*Plecotus austriacus*) Bats (Chiroptera, Vespertilionidae) in the Ussr .1. *Zoologicheskij Zhurnal* **67**(1): 90-101.
- Swift, S. M., 1998.** Long-eared bats. London, T&AD Poyser Ltd.
- Šachlová, D., 1966.** Mezidruhové alometrické vztahy u rodu *Plecotus* (Microchiroptera) (Interspecific allometric relationships of the genus *Plecotus* (Microchiroptera)). *Lynx* **6**: 153-159.
- Ševčík, M., 2003.** Does wing morphology reflect different foraging strategies in sibling bat species *Plecotus auritus* and *P. austriacus*? *Folia Zoologica* **52**(2): 121-126.
- Tate, G., H., H., 1942.** Results of the Archbold Expeditions, No 47. Review of the Vespertilionine bats with special attention to genera and species of the Archbold collections. *Bulletin of The American Museum of Natural History* **LXXX**(VII): 221-297.
- Topál, G., 1958.** Morphological studies on the os penis of bats in the Carpathian basin. *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarica* **L, IX**: 331-342.
- Topál, G., 1963.** The Bats of a Lower Pleistocene Site from Mt. Kovesvárad near Répáshuta, Hungary. *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici, Pars Mineralogica et Palaeontologica* **55**.
- Topál, G., 1989a.** Tertiary and Early–Quaternary remains of *Corynorhinus* and *Plecotus* from Hungary (Mammalia, Chiroptera). *Vertebrata Hungarica* **XXIII**: 33–55.
- Topál, G., 1989b.** New Tertiary plecotines from Hungary (Mammalia, Chiroptera). In Hanák, V., Horáček, I., Gaisler, J. (Eds): *European Bat Research*. Praha: Charles University Press.
- Tumilson, R., Douglas, M. E., 1992.** Parsimony Analysis and the Phylogeny of the Plecotine Bats (Chiroptera, Vespertilionidae). *Journal of Mammalogy* **73**(2): 276-285.

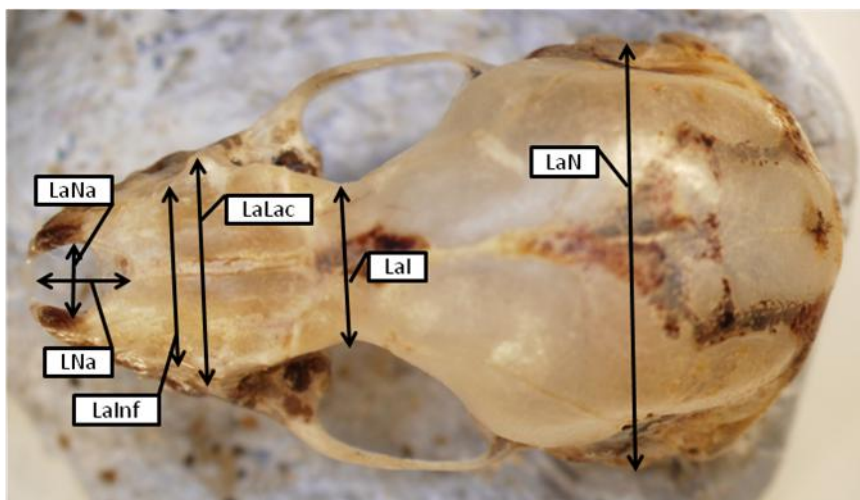
- Tvratkovic, N., Pavlinic, I., 2004.** Altitudinal distribution of four *Plecotus* species (Mammalia, Vespertilionidae) occurring in Croatia. *Natura Croatica* **13**(4): 395 - 401.
- Tvratkovic, N., Pavlinic, I., Haring, E., 2005.** Four species of long-eared bats (*Plecotus*, Geoffroy, 1818; Mammalia, Vespertilionidae) in Croatia: field identification and distribution. *Folia Zoologica* **54**(1-2): 75-88.
- Volleth, M., 1985.** Chromosomal Homologies of the Genera *Vespertilio*, *Plecotus* and *Barbastelle* (Chiroptera, Vespertilionidae). *Genetica* **66**(3): 231-236.
- Volleth, M., Heller, K.-G., 1994.** Karyosystematics of Plecotine Bats: A Reevaluation of Chromosomal Data. *Journal of Mammalogy* **75**(2): 416-419.
- Wettstein-Westtersheim, G., 1923.** Drei neue fossile Fledermause und die diluvialen Kleinsaugerreste im allgemeinen, aus der Drachenhohle bei Mixnitz (Steiermark). *Anzeiger der Akademie der Wissenschaften in Wien, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse* **60**(7-8): 39-41.
- Wettstein-Westtersheim, G., 1931.** Die diluvialen Kleinslugerreste. In Abel, O., Kyrle, G. (Eds.): *Die Drachen-hohle bei Mixnitz - Spelaeol. Monogr.* **7** (8): 769 – 789.
- Woloszyn, B. W., 1987.** Pliocene and Pleistocene Bats of Poland. *Acta Palaeontologica Polonica* **32**(3–4): 207–325.
- Woloszyn, B. W., 1989.** Nietoperze – Chiroptera. *Folia Quaternaria* **59–60**.

Přílohy

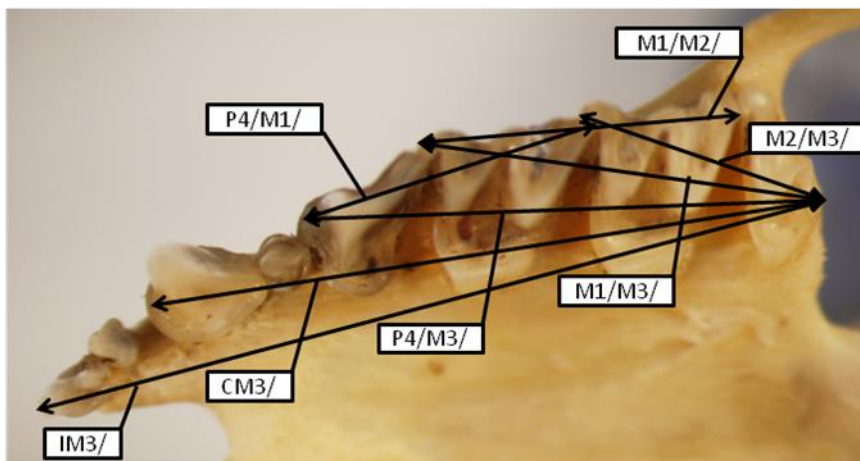
Příloha 1. Přehled použitých metrických znaků

Lebeční znaky

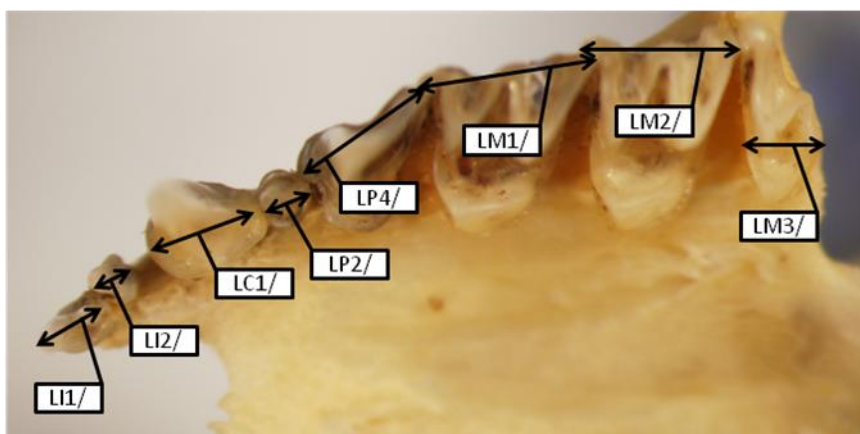


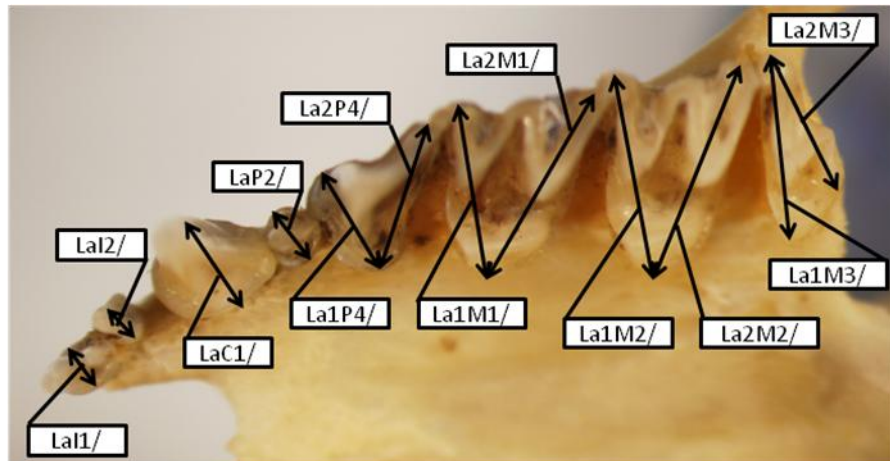


Maxilární znaky

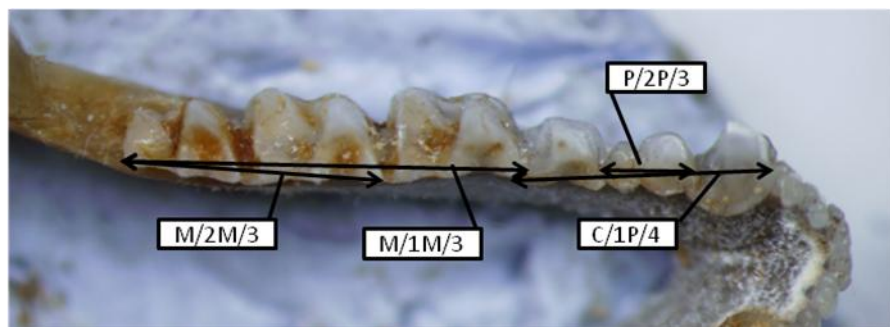
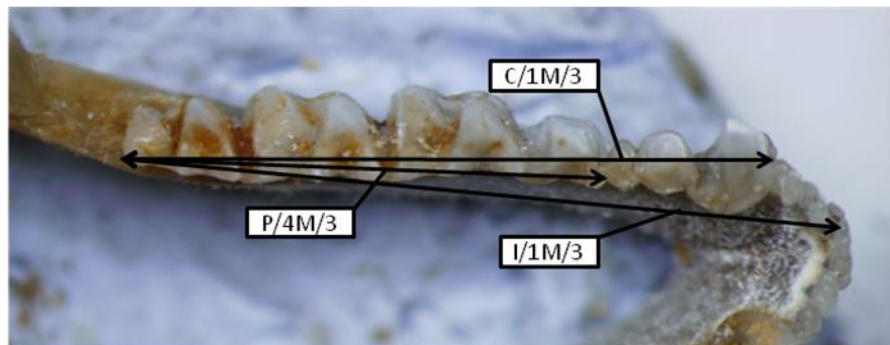
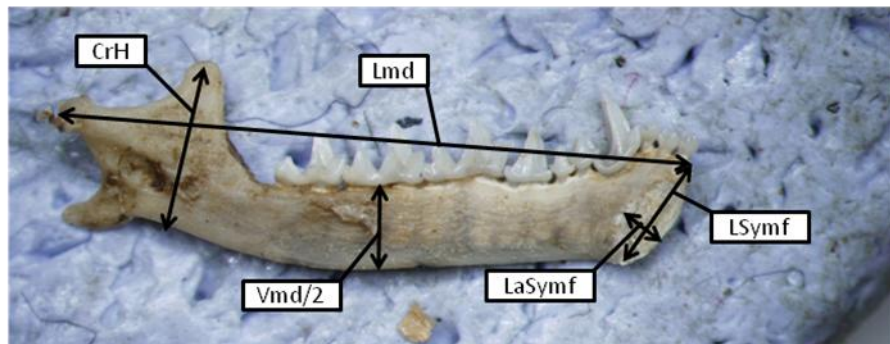


Znaky na svrchních zubech

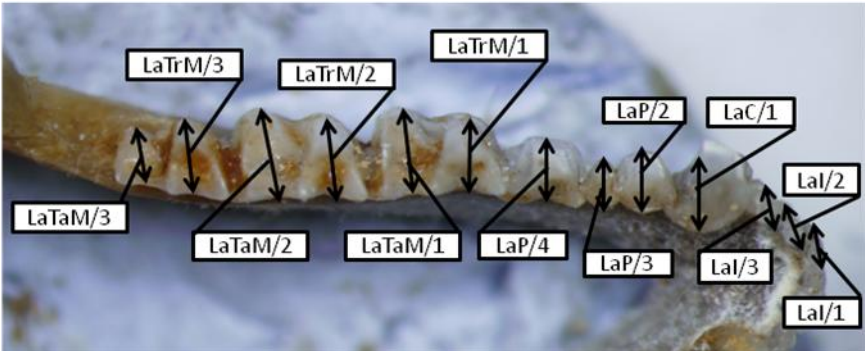
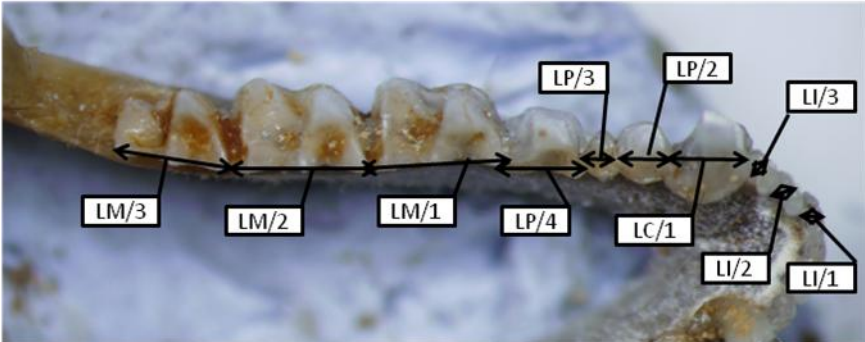
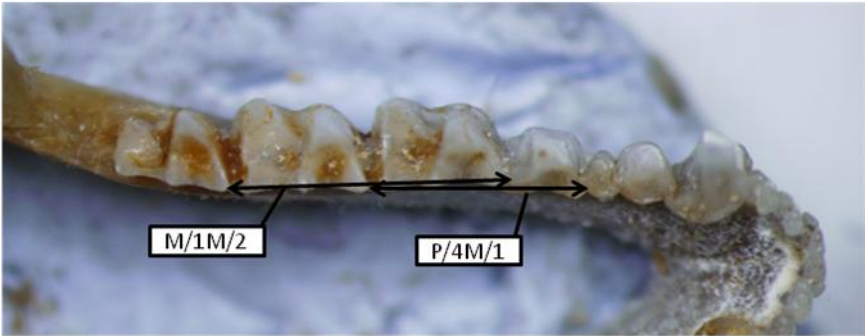




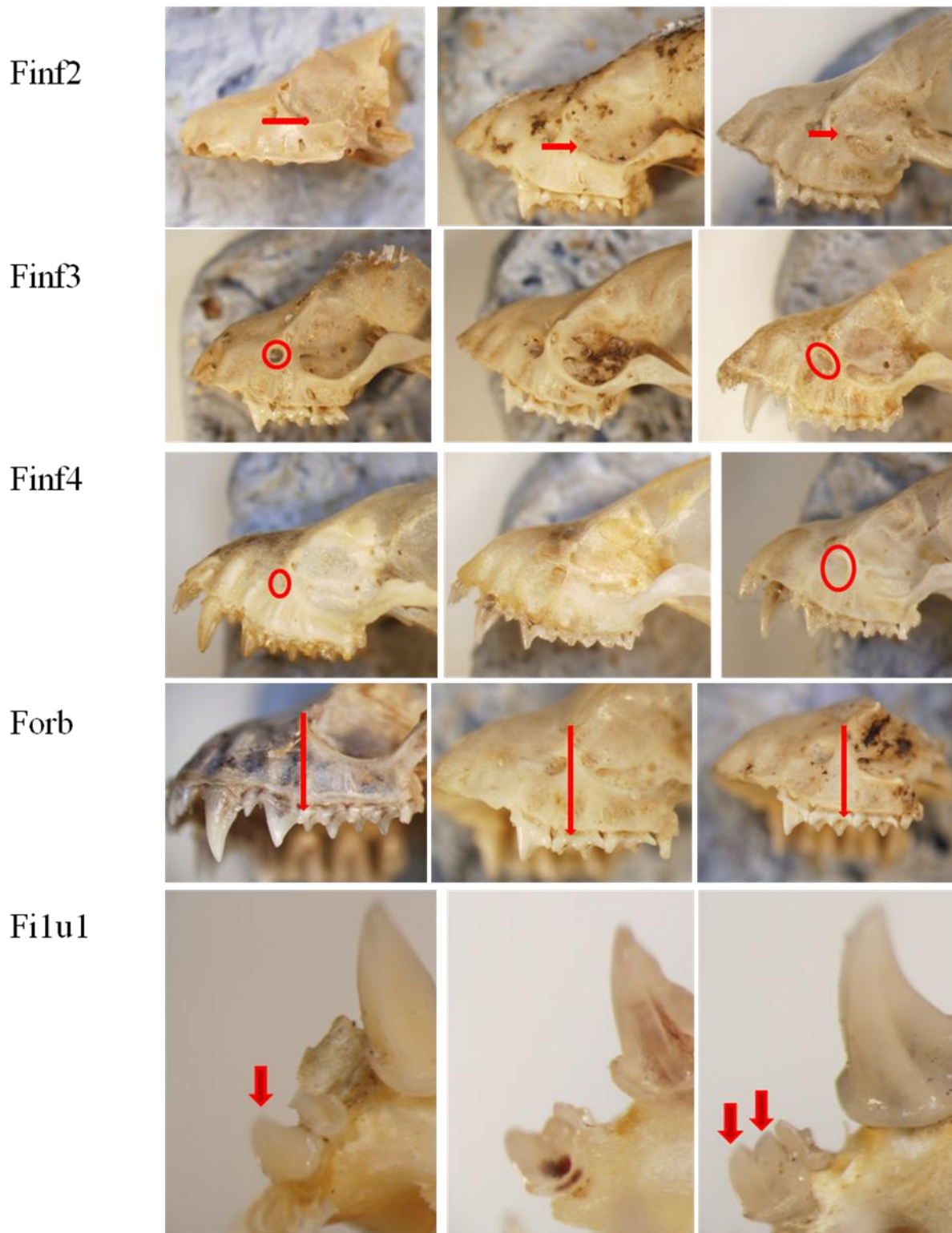
Mandibulární znaky



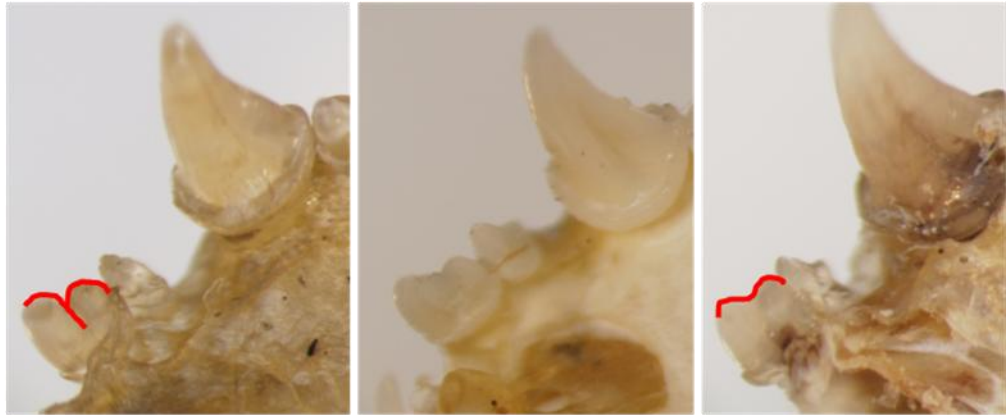
Znaky na spodnich zubech



Příloha 2. Přehled použitých fenetických znaků



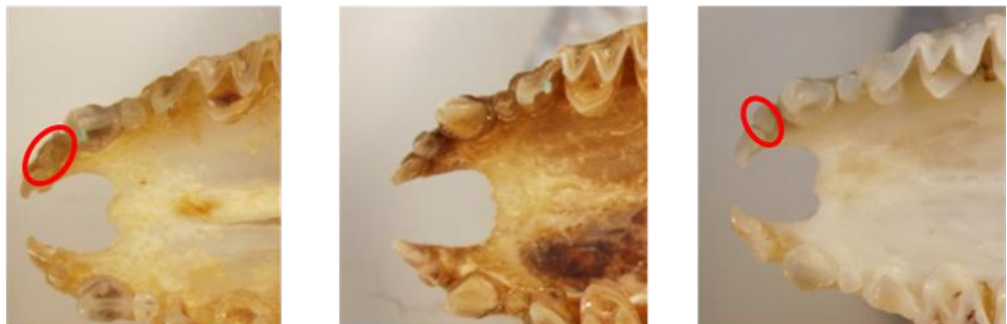
Fi1u2



F12u1



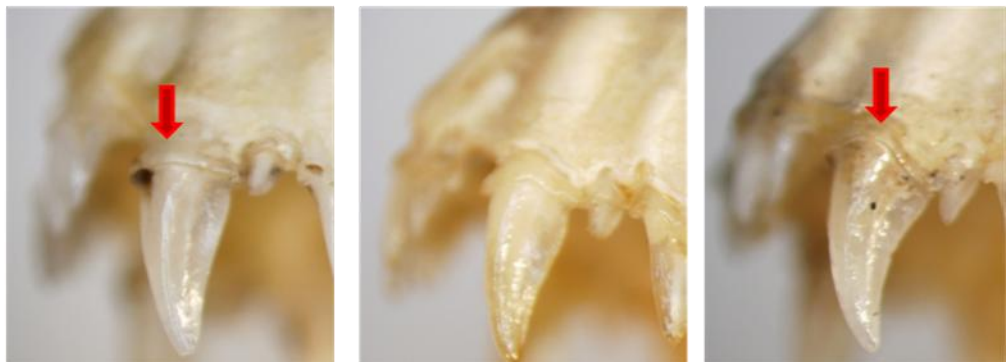
Fi2u1



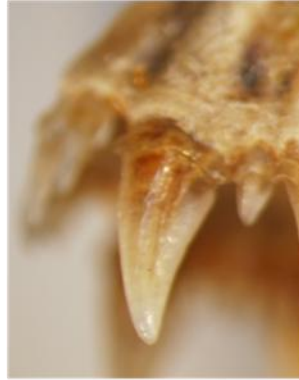
Ficu



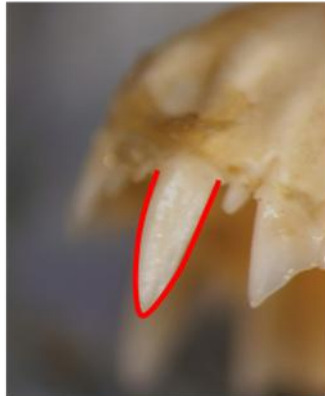
Fc1u1



Fc1u2



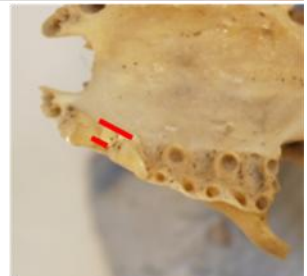
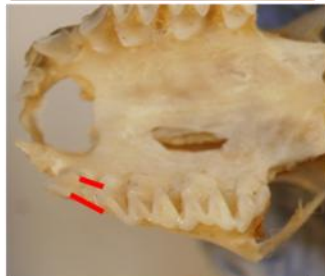
Fc1u3



Fc1u4



Fp2u1



Fp2u2



Fp2u3



Fp2u4



Fp4u1



Fp4u2

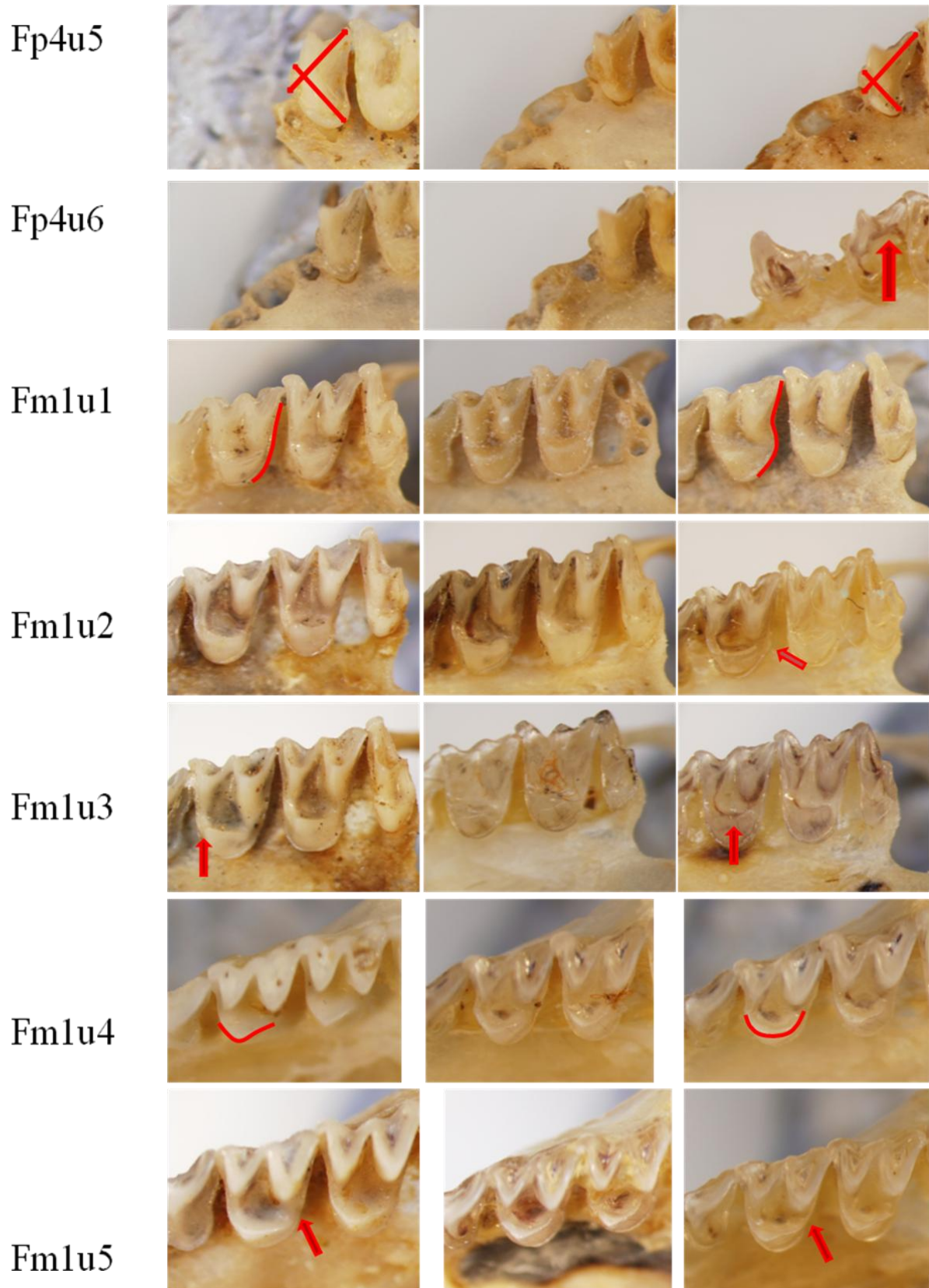


Fp4u3



Fp4u4

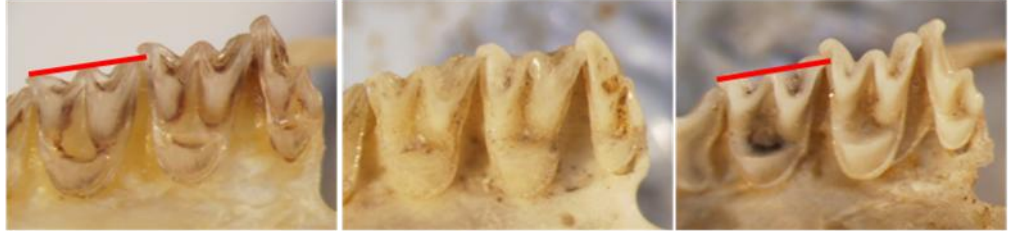




Fm1u6



Fm1u7



Fm1u8



Fm2u1



Fm2u2



Fm2u3



Fm2u4



Fm2u5



Fm2u6



Fm2u7



Fm2u8



Fm3u1

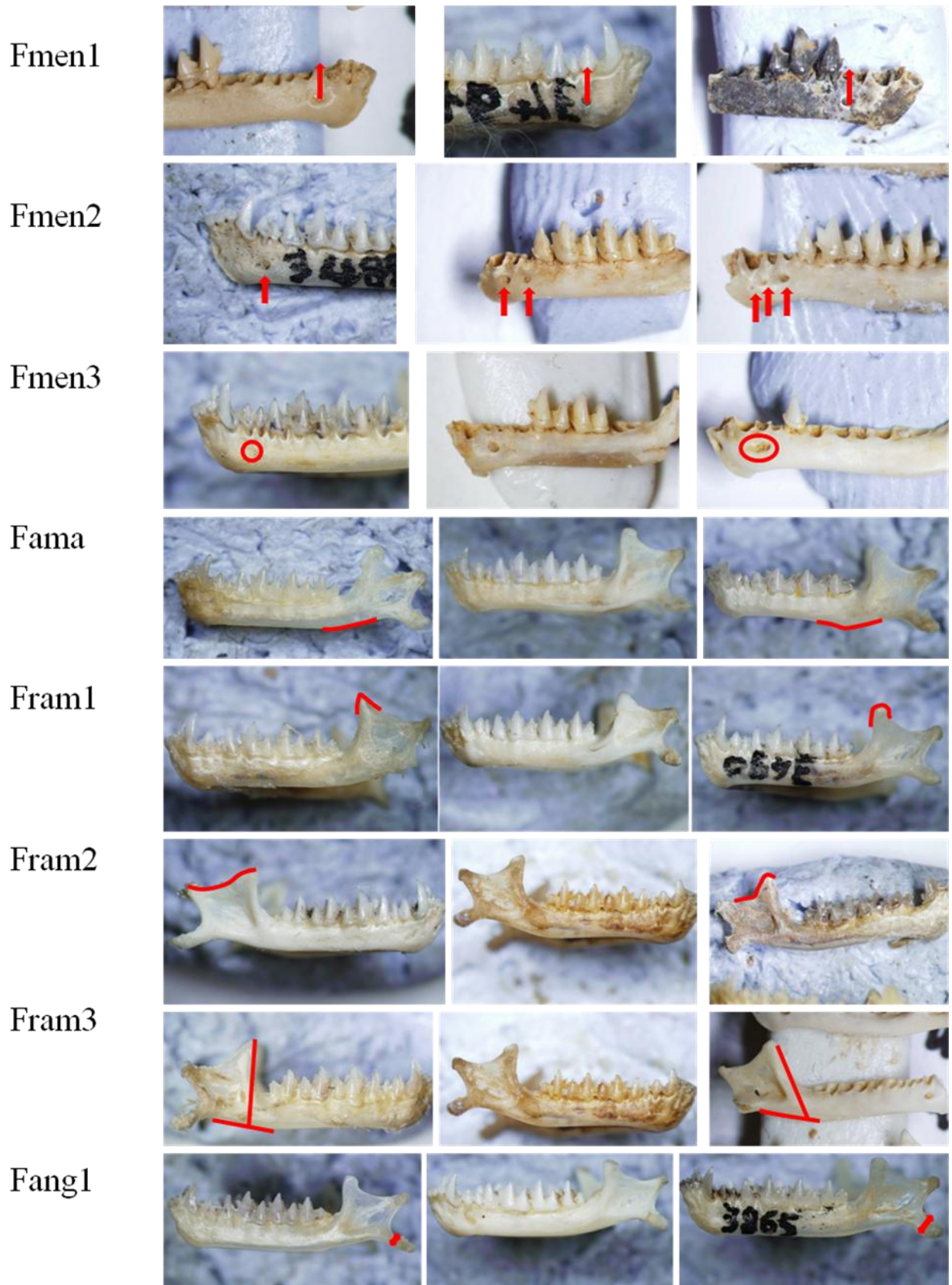


Fm3u2



Fm3u3





Fang2



Fang3



Fi11



Fi12



Fi211



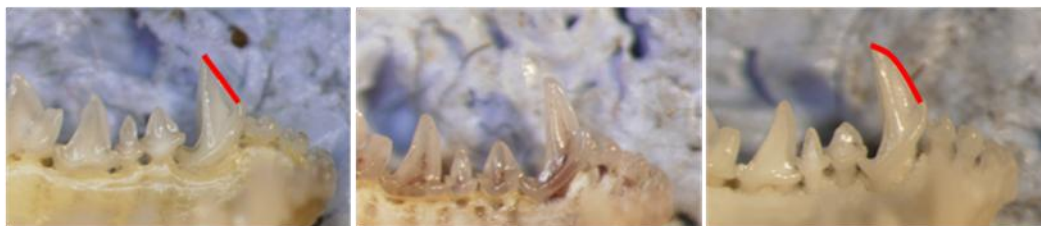
Fi311



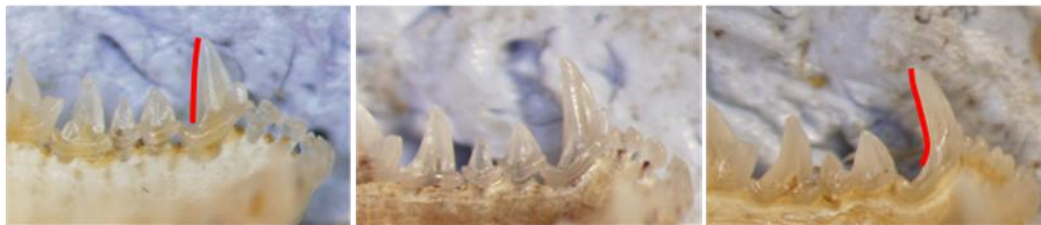
Fc111



Fc112



Fc113



Fc114



Fc115



Fc116



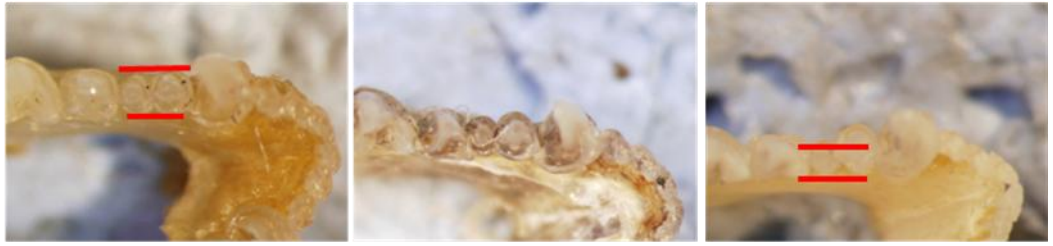
Fp211



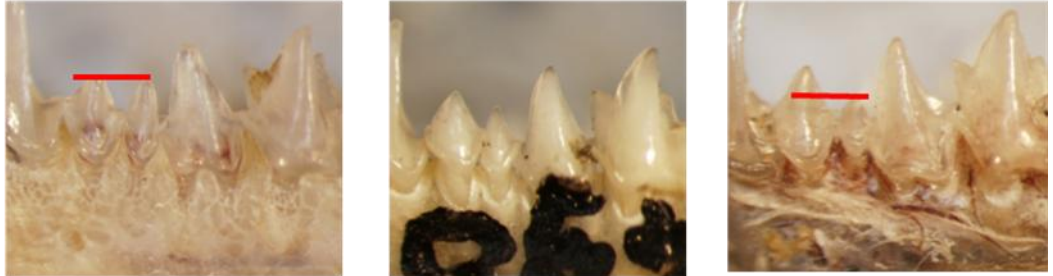
Fp212



Fp311



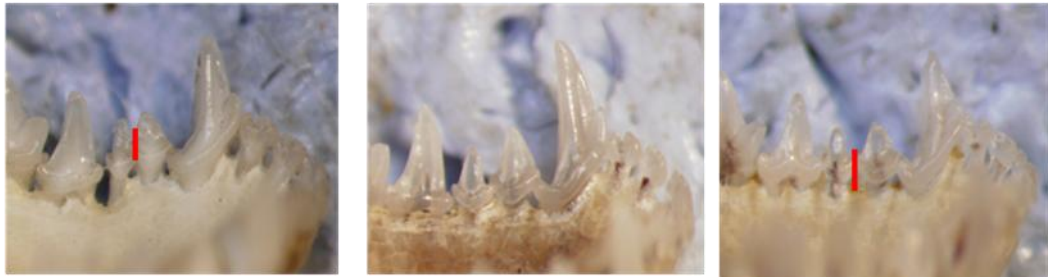
Fp312



Fp313



Fp314



Fp411



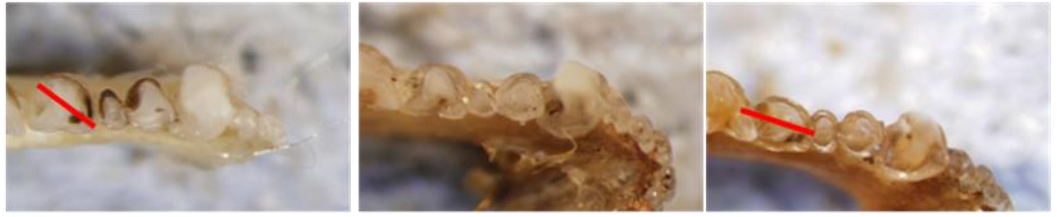
Fp412



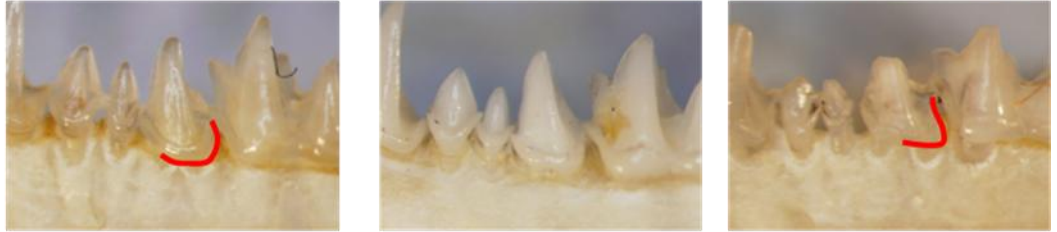
Fp413



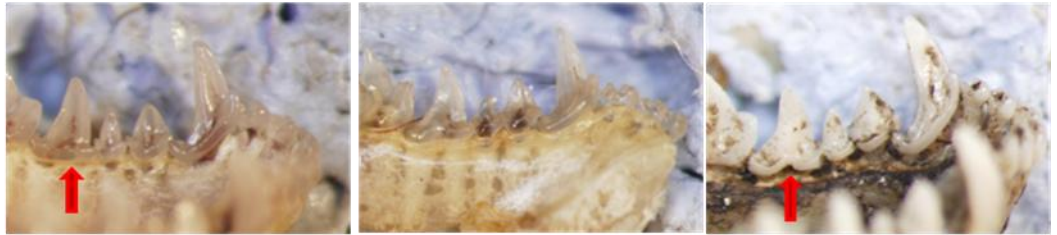
Fp414



Fp415



Fp416



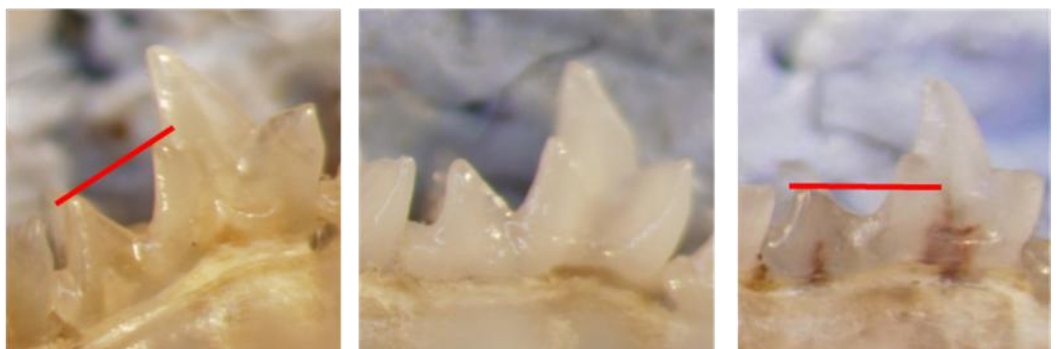
Fp417



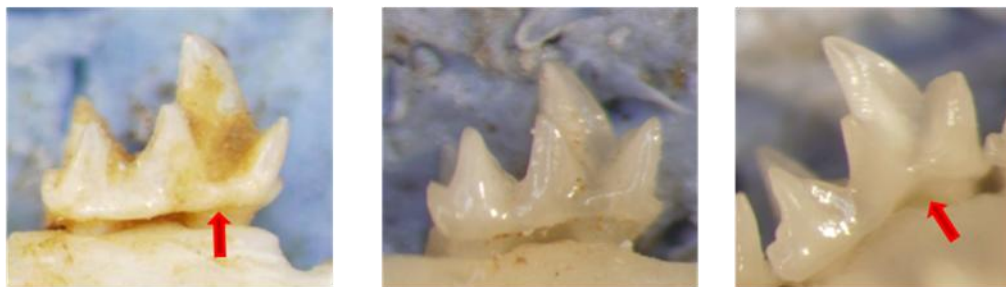
Fp418



Fm111



Fm112



Fm113



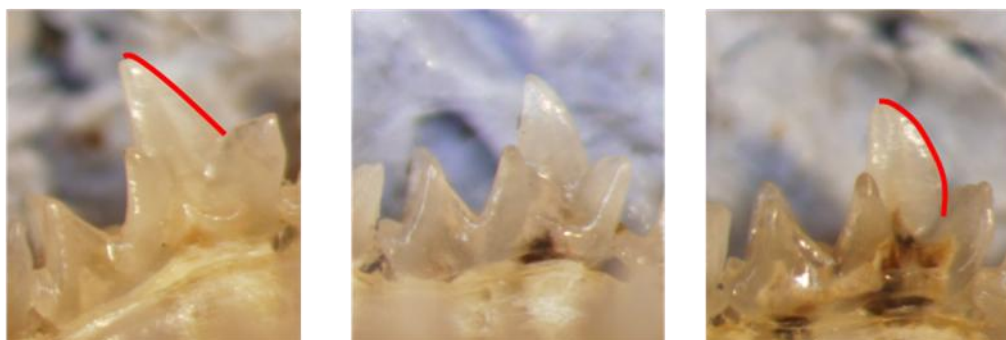
Fm114



Fm115



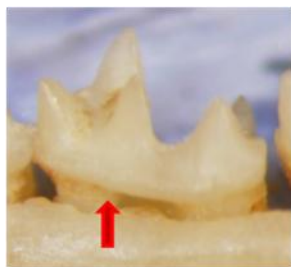
Fm116



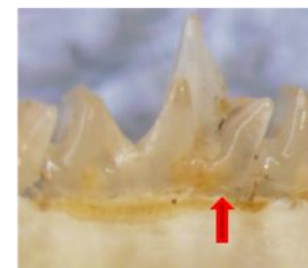
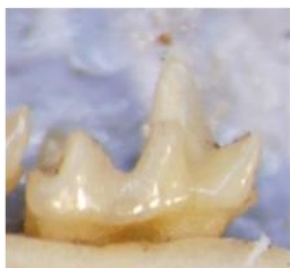
Fm211



Fm212



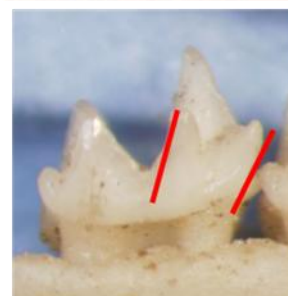
Fm213



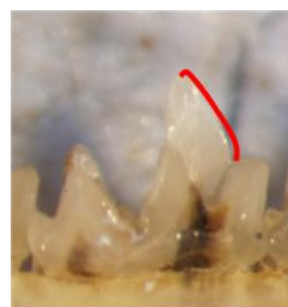
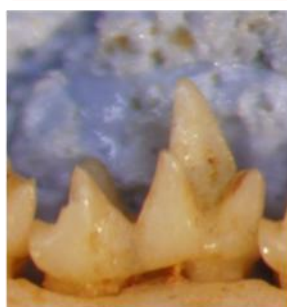
Fm214



Fm215



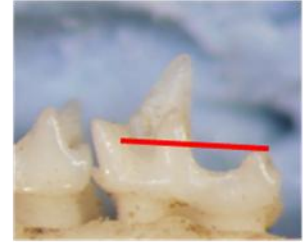
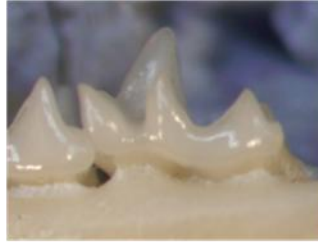
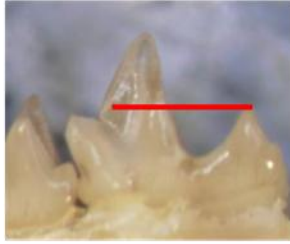
Fm216



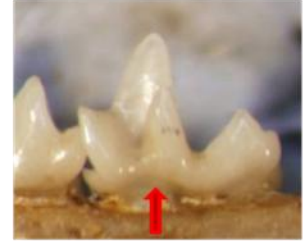
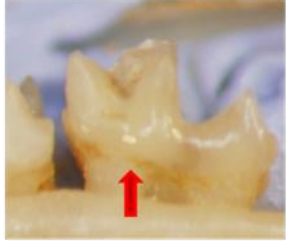
Fm217



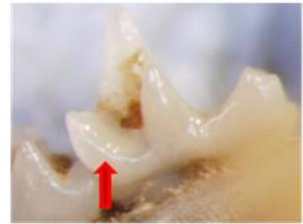
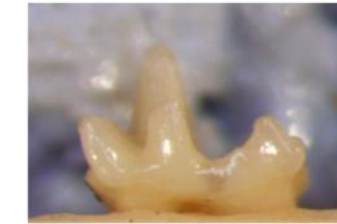
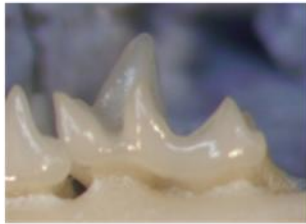
Fm311



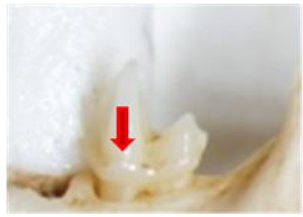
Fm312



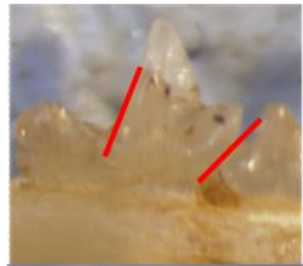
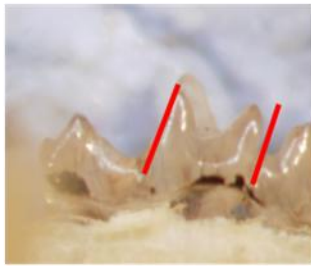
Fm313



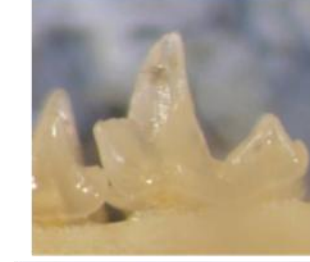
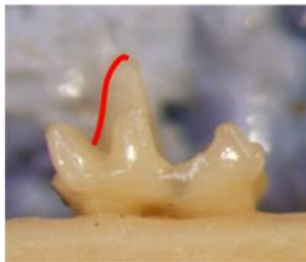
Fm314



Fm315



Fm316



Fm317

