

**UNIVERZITA KARLOVA**

**PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA**

Ústav geologie a paleontologie  
Oddělení paleontologie



## **DIZERTAČNÍ PRÁCE**

**Stanislav Čermák**

Lagomorpha (Mammalia) pliocénu a pleistocénu Evropy:  
revize vybraných taxonů



Vedoucí práce: Prof. RNDr. Ivan Horáček, CSc.

Praha, 2009

Prohlašuji, že jsem tuto dizertační práci vypracoval samostatně pod vedením mého vedoucího práce a použil jsem pouze prameny, které cituji a uvádím v seznamu použité literatury. Práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

.....  
Kunčice nad Labem, duben 2009

## Poděkování

Je mi milou povinností na tomto místě poděkovat všem, kteří mi byli nápomocni při realizaci této dizertační práce. Na prvním místě bych rád poděkoval rodičům a sestře za morální a materiální podporu, bez které by tato práce nemohla vzniknout. Dále bych chtěl poděkovat svým učitelům paleontologie, vedoucím práce Prof. IVANU HORÁČKOVI (Univerzita Karlova, Praha) a Prof. OLDŘICHU FEJFAROVÍ (Univerzita Karlova, Praha), kterým jsem vděčný jak za nespočet rad a podnětů k mé práci, tak za velkorysost, se kterou mi byli vždy připraveni pomoci. Děkuji jim za trpělivost, s níž ke mně vždy přistupovali a pomáhali mi řešit problémy. Děkuji jim rovněž také za zapůjčení zajímavého fosilního materiálu a literatury. Mé poděkování též patří kolegovi a spolubojovníkovi na poli paleontologie Mgr. JANU WAGNEROVÍ (Geologický ústav AV ČR, Praha) za velmi inspirativní diskuze o paleontologii a zoologické nomenklatuře, rovněž tak i za řadu podnětných připomínek k předkládané práci.

Dále bych chtěl poděkovat těmto jednotlivcům a institucím, kteří mi umožnili studium důležitého materiálu: Dr. YURIJI SEMENOVÍ, Dr. DMITRIJI IVANOFFOVÍ, a Dr. VALENTINU NESINOVÍ (všichni z Natural History Museum, Kiev); Prof. LÁSZLÓ KORDOSOVÍ (Geological Institute of Hungary, Budapest); DR. MIHÁLYMU GASPARIKOVÍ (Hungarian Museum of Natural History, Budapest); LÁSZLÓ PONGRÁCZOVÍ (Beszélő Kövek Alapítvány, Harkány); Dr. BURKARTU ENGESSEROVÍ (Natural History Museum, Basel); Dr. MARTINĚ ROBLÍČKOVÉ a Dr. MARTINĚ GALETOVÉ (obě z Moravského zemského muzea, Brno); Dr. ALEXANDRU A. AVERIANOVÍ (Zoological Institute RAN, St. Petersburg). Kolegovi Dr. BORISI EKRTOVÍ (Národní muzeum, Praha) děkuji za poskytnutí plavírny Paleontologického oddělení NM pro zpracovávání fosilního materiálu. Dr. MARGARITĚ A. ERBAJEVĚ (Geological Institute, Ulan-Ude) děkuji za poskytnutí řady důležitých informací a literatury. Dr. JÓZSEFU PÁLFYMU (Hungarian Museum of Natural History, Budapest) děkuji za poskytnutí důležitých informací a řadu inspirativních připomínek k nomenklatoricky důležitému materiálu Leporidae Maďarska. Chtěl bych zde rovněž poděkovat těmto recenzentům zde předkládaných článků/rukopisů za konstruktivní a vysoce odborné připomínky: Dr. CHIAŘE ANGELONEOVÉ (Università Roma Tre, Roma); Prof. EVERETTU H. LINDSAYOVÍ (University of Arizona, Tucson); Dr. LUTZI MAULOVÍ (Forschungsinstitut und Naturmuseum Senckenberg – Forschungsstation für Quartärpaläontologie, Weimar); Prof. ZHUDING QIUOVÍ (Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Beijing); Dr. MARTINU SABOLOVÍ (Univerzita Komenského, Bratislava); Prof. SEVKETU SENOVÍ (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris); Dr. REINHARDU ZIEGLEROVÍ (Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart). Za neocenitelnou pomoc při čtení maďarských textů děkuji Prof. LÁSZLÓ KORDOSOVÍ, Dr. JÓZSEFU PÁLFYMU, Dr. LACI HAJNALOVÍ (Univerzita Karlova, Praha) a Ing. LUCII ŠIMKOVÉ (JENA, Praha). Za překlad abstraktu do francouzského jazyka velmi děkuji Dr. LOĪCU COSTEUROVÍ (Natural History Museum, Basel).

Tato práce vznikla za finanční podpory těchto grantů a sponzorů: grantu č. 205/09/0184 Grantové agentury ČR; výzkumného záměru č. AV0Z30130516 Geologického ústavu AV ČR; grantu č. IAA300130701 Grantové agentury Akademie věd ČR; a sponzorské podpory Severočeských uhelných dolů, a.s. (člena skupiny ČEZ), Chomutov.

**Moto:**

... „Kráľci jsou nespolehlivé bytosti – „  
povzdechl taoista ...

**Egon Bondy**

## OBSAH

1. ÚVOD .....	7
2. ŘEŠENÉ TÉMA .....	9
2.1. Lagomorpha pliocénu a pleistocénu Evropy .....	9
2.2. Vymezení řešeného tématu .....	11
2.3. Literární přehled současného stavu řešených témat .....	13
2.3.1. Ochotonidae: tématické okruhy I-III .....	13
2.3.2. Leporidae – rod <i>Hypolagus</i> : tématický okruh IV .....	14
3. CÍLE PRÁCE A JEJÍ STRUKTURA .....	16
3.1. Cíle práce .....	16
3.2. Struktura práce .....	17
4. STUDOVANÉ LOKALITY A MATERIÁL .....	18
4.1. Stratigrafie .....	18
4.2. Studované lokality .....	20
4.3. Studovaný materiál .....	22
5. METODIKA ZPRACOVÁNÍ .....	27
5.1. Ochotonidae .....	28
5.1.1. Terminologie morfologických struktur dentice .....	28
5.1.2. Metrika kraniální části skeletu .....	28
5.1.3. Metrika dentice .....	32
5.1.4. Nemetrické znaky mandibuly a dentice .....	34
5.2. Leporidae .....	35
5.2.1. Terminologie morfologických struktur dentice .....	35
5.2.2. Metrika dentice .....	35
5.2.3. Morfotypy P <sup>2</sup> a P <sub>3</sub> rodu <i>Hypolagus</i> .....	36
6. SOUHRNNÁ DISKUZE A ZÁVĚRY .....	39
6.1. Taxonomie .....	41
6.1.1. Pišťuchy spodního pliocénu (ruscin) Evropy .....	41
6.1.2. Pišťuchy plio/pleistocénu (sv. viláh až sp. bihar) Evropy .....	45
6.1.3. <i>Hypolagus</i> z území Česka a Slovenska .....	51
6.1.3.1. Typový materiál taxonů rodu <i>Hypolagus</i> .....	52
6.2. Nomenklatorické závěry .....	53
6.2.1. Druhové jméno „ <i>antiqua</i> “ .....	53
6.2.2. Druhové jméno „ <i>csarnotana</i> “ .....	54
6.2.3. Taxony rodu <i>Hypolagus</i> .....	55
6.3. Paleobiogeografie a fylogeneze .....	59
6.3.1. Pišťuchy pliocénu a pleistocénu (sp. ruscin až sp. bihar) Evropy .....	59
6.3.2. <i>Hypolagus</i> pliocénu a pleistocénu (sp. ruscin až sv. bihar) Evropy .....	61
6.4. Závěry .....	65
7. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY .....	70

## PŘÍLOHY

- Příloha I:** ..... I-85  
ČERMÁK, S. & REKOVETS L. I. (in press): Early Pliocene ochotonids (Mammalia, Lagomorpha) of Southern Ukraine. *Geodiversitas*.
- Příloha II:** ..... II-106  
ČERMÁK, S. (2007): New finds of *Ochotonoma csarnotana* (Lagomorpha, Ochotonidae) from the Pliocene of Hungary: a new look on the species. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paleontologie Abh.* 246: 247-256.
- Příloha III:** ..... III-117  
Poznámky k rodu *Ochotona* v plio/pleistocénu (svrchní viláň až spodní bihar) Česka a Slovenska (nepublikovaná data).
- Příloha IV:** ..... IV-134  
ČERMÁK, S. (2004): A New ochotonid (Lagomorpha) from the Early Pleistocene of Slovakia. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paleontologie Mh.* 2004: 662-680.
- Příloha V:** ..... Va-154  
ČERMÁK, S. (in press): The Plio-Pleistocene record of *Hypolagus* (Lagomorpha, Leporidae) from the Czech and Slovak Republic with comments on systematics and classification of the genus. *Bulletin of Geosciences*.
- Dodatek:** ..... Vb-205  
ČERMÁK, S., WAGNER, J., FEJFAR, O. & HORÁČEK, I. (2007): New Pliocene localities with micromammals from the Czech Republic: a preliminary report. *Fossil Record* 10(1): 60-68.



## 1. Úvod

Lagomorpha (zajícovci) jsou starobylou konzervativní skupinu býložravých savců s téměř celosvětovým recentním areálem rozšíření. Přestože je tato skupina relativně málo diverzifikovaná (cca 91 recentních druhů; *sensu* HOFFMANN & SMITH 2005) je dosud relativně velmi úspěšná; s jednotlivými představiteli majícími velmi rozdílnou ekologickou valenci se setkáváme od rovníku po 80° severní šířky, do nadmořských výšek až 5000 m a v různých typech prostředí od pouští po tropické pralesy.

Otázky systematiky a fylogeneze této skupiny tradičně byly a dosud jsou předmětem řady sporů. Zásadní problémy spočívaly zejména v určení systematické pozice zajícovců v rámci ostatních skupin savců. Zajícovci byli původně klasifikováni jako skupina hlodavců – Duplicidentata ILLIGER, 1811. GIDLEY (1912) navrhl vyčlenit tuto skupinu do samostatného řádu Lagomorpha. Na základě klasických technik morfologické taxonomie byli zajícovci řazeni do blízkosti řady skupin savců (detailní přehled viz ČERMÁK 2003), nicméně žádná z alternativ nezískala jednoznačnou podporu. Až v posledních letech díky aparátu molekulární fylogenetiky byla získána robustní data umožňující jednoznačné závěry (viz např. SPRINGER *et al.* 2004). Molekulární studie jednoznačně potvrdily sesterský vztah Lagomorpha a Rodentia tvořící společně skupinu Glires SIMPSON, 1945 zahrnující býložravé placentály s hlodavými zuby s předpokládaným původem v palearktické oblasti. Glires jsou potom sesterskou korunovou skupinou k Euarchonta (Primates, Dermoptera, Scandentia) tvořící dohromady monofyletický taxon Euarchontoglires zahrnující cca 522 žijících rodů. Nicméně systematické členění nižších taxonomických jednotek zajícovců není dosud ustálené a ani molekulární fylogenetika dosud neposkytla příliš konzistentní výsledky. V naprosté většině fosilních taxonů, nemajících recentní analogie, jsme potom odkázáni na techniky klasické morfologické taxonomie.

Na základě stávajících poznatků (*sensu* HOFFMANN & SMITH 2005), zahrnuje řád zajícovců 12 recentních rodů s 30 druhy pišťuch, 32 druhy zajíců a 29 druhů králíků řazených do 2 samostatných čeledí – Ochotonidae THOMAS, 1897 (pišťuchovití) a Leporidae FISCHER, 1817 (zajícovití). Monotypická čeleď Ochotonidae v recentu zahrnující jediný rod *Ochotona* LINK, 1795 představuje morfologicky uniformní a konzervativní skupinu zajícovců charakterizovanou zejména menšími rozměry (hmotnost 75-290g), poměrně masivním oválným tělem, neprodlouženými zadními končetinami, krátkýma ušima okrouhlého tvaru, zubním vzorcem I 2/1, P 3/2, M 2/3, a lebkou bez nadočnicových výčnělků a relativně zkráceným rostrem. Pišťuchy jsou v recentu rozšířeny ve skalnatých terénech nebo stepích Asie a Severní Ameriky. Na druhou stranu Leporidae představují morfologicky méně generalizovanou skupinu zajícovců mající 11 samostatných rodů, většinou monotypických (tj. *Brachylagus* MILLER, 1900; *Bunolagus* THOMAS, 1929; *Caprolagus* BLYTH, 1845; *Oryctolagus* LILLJEBORG, 1873; *Pentalagus* LYON, 1904; *Poelagus* ST. LEGER, 1932; *Romerolagus* MERRIAM, 1896). Zajícovití se liší od pišťuch zejména většími rozměry



(hmotnost 1-5kg), prodlouženými zadními končetinami, prodlouženými ušima, zubním vzorcem I 2/1, P 3/2, M 3/3 (*Pentalagus* M 2-3/3), a lebkou s nadočnicovými výčnělky a relativně prodlouženým rostrem. Po umělé introdukci některých druhů do Austrálie, Jižní Ameriky, na Nový Zéland a další ostrovy má tato čeleď prakticky celosvětový areál rozšíření.

Nejstarší kořeny fylogenetického vývoje zajícovců spadají až do svrchní křídly Asie, kde s největší pravděpodobností došlo k odštěpení bazálních hlodavcoformních savců od primitivních savců z okruhu *Zalambdalestidae* GREGORY *et* SIMPSON, 1926 *sensu* ARCHIBALD, AVERIANOV & EKDALE (2001). Prvními jednoznačně zajícovcoformními taxony jsou představitelé skupiny *Mimotonida* LI *et al.*, 1987 doložené z paleocénu Asie, kteří již mají dentální charakteristiky typické pro *Lagomorpha*. Nicméně představitelé zajícovců *sensu stricto* se zde objevují až ve spodním-středním eocénu, kde jsou již reprezentováni řadou samostatných rodů (viz MENG *et al.* 2005). K divergenci do dvou základních paralelních fyletických linií, čeledí *Ochotonidae* a *Leporidae*, dochází na přelomu eocénu a oligocénu. Diverzita<sup>1</sup> fosilních zajícovců byla výrazně vyšší než v recentu, ve fosilním záznamu dosud známe přibližně 75 rodů s více než 230 druhy. Rovněž i počet sympatricky vyskytujících se zajícovců byl v minulosti výrazně vyšší než dnes; ve fosilním záznamu se setkáváme až s 9 koexistujícími druhy, narozdíl od maximálně 3 v současných faunách (LÓPEZOVÁ-MARTÍNEZOVÁ 2008). Tyto skutečnosti svědčí spíše o ustupujícím řádu savců s řadou dnes již reliktních taxonů.

Předkládaná práce se zabývá zajícovci úseku spodního pliocénu až spodního pleistocénu (ruscin - bihar) Evropy. Klade si zejména za cíl (podrobněji viz následující kapitoly) co nejdůkladněji (1) zrevidovat dosud komplexně nestudované taxony archaických pištůch čeledi *Ochotonidae sensu stricto* spodního pliocénu (ruscin) východní a jihovýchodní Evropy, (2) v kontextu území Česka a Slovenska navázat na diplomovou práci (ČERMÁK 2003) zabývající se zejména revizí fosilních nálezů pištůch rodu *Ochotona* z mladších fází pleistocénu a provést revizi nálezů tohoto rodu z plio/pleistocénních (MN 17 – Q1) lokalit daného území a tím podstatnou měrou doplnit dosud relativně nepočtené nálezy daných pištůch z Francie, Německa, Polska a Maďarska, a (3) provést komplexní revizi rodu *Hypolagus* – stěžejního a dominantního rodu čeledi *Leporidae* pliocénu a pleistocénu (MN 15 – Q2) střední a jihovýchodní Evropy a revizí dosud komplexně nestudovaných nálezů z lokalit Česka a Slovenska doplnit již provedené revize z území Polska, Rakouska a částečně Maďarska. V neposlední řadě je úkolem této práce podat přehled a komplexní kritické zhodnocení stávajících poznatků týkajících se této problematiky. Vyřešení výše uvedených, a v evropské literatuře dosud nestudovaných, problémů bude velkým přínosem k poznání této problematické skupiny savců v pliocénu a pleistocénu Evropy. Předkládaná práce je rovněž jedním z výchozích bodů pro následné komplexní revize pliocénních faun zejména střední Evropy, které jsou předmětem nyní započatého projektu.

<sup>1</sup> Podrobný souhrnný přehled vývoje fosilních taxonů *Lagomorpha* jsem předložil na jiném místě (ČERMÁK 2003) a nebude zde již detailně opakován.





## 2. ŘEŠENÉ TÉMA

### 2.1. Lagomorpha pliocénu a pleistocénu Evropy

Úsek spodního pliocénu až spodního pleistocénu (MN 14 – Q1) je kritickým obdobím přestaveb faun a environmentální dynamiky v Evropě. Během relativně krátkého období středního pliocénu (MN 15 – 16) mizí téměř polovina savčích taxonů neogénu a je postupně nahrazována moderními kvarténními společenstvy (BERNOR *et al.* 1996, RÖSSNEROVÁ & HEISSIG 1999, REUMER & WESSELS 2003). Spodní pliocén (ruscín, MN 14 – 15) je charakterizován relativně humidním klimatem. Nicméně již během svrchního ruscínu (MN 15) dochází k prvním vlnám aridizace dokumentovaným fosilním záznamem savčích společenstev Evropy (viz např. PALOMBO *et al.* 2002, AGUSTÍ *et al.* 2001, AZANZA *et al.* 1997, MONTUIREOVÁ *et al.* 2006). Výraznější aridizace a šíření otevřené krajiny jsou zřetelné od hranice MN 16/17 kdy dochází k ukládání spraší dokumentovaném na celé severní Hemisféře (TEDFORD *et al.* 1991, XUE *et al.* 2006, SHI 1994, RABEDER 1981; RABEDER & VERGINIS 1987) – tedy jasného litologického dokladu kvarténní klimatické dynamiky, tj. střídání glaciálních a interglaciálních cyklů.

V tomto kontextu se v evropském pliocénním a pleistocénním (MN 14 – Q1/Q2) záznamu setkáváme s představiteli třech samostatných fyletických linií Lagomorpha: (a) Prolagidae GUREEV, 1964, (b) Ochotonidae THOMAS, 1897 a (c) Leporidae FISCHER, 1817.

První skupinu reprezentuje rod *Prolagus*, miocénní relikv přezívající v mediteránní oblasti Evropy až do holocénu. V důsledku fragmentace areálu a rozpadu taxonu na soubor izolovaných endemických populací dosahuje v pliocénu tento rod maximální druhové diverzity (9 druhů; LÓPEZOVÁ-MARTÍNEZOVÁ 2001). V mediteránní oblasti je *Prolagus* relativně hojný a je zde dokumentován z řady lokalit (viz např. LÓPEZOVÁ-MARTÍNEZOVÁ 2001, ANGELONEOVÁ 2005). Avšak z území střední a východní Evropy jsou k dispozici pouze následující velmi ojedinělé doklady revidované TESAKOVEM & AVERIANOVEM (2002): (1) endemický druh Severního Kavkazu *P. caucasicus* AVERIANOV & TESAKOV, 1997 z lokality Kosyakino, Rusko (MN 14); (2) *P. sorbinii* MASINI, 1989 ze spodnoruscinských lokalit (MN 14) Novaya Andriyashevka, Moldávie a Grebeniki 2, Ukrajina (TESAKOV & AVERIANOV 2002); (3) *P. bilobus* HELLER, 1936 ze svrchnoruscinských (MN 15) lokalit Tanatary a Tatareshty, Moldávie (TESAKOV & AVERIANOV 2002, ERBAJEVA & SHUSHPANOV 1988), Gundersheim, Německo (HELLER 1936, FEJFAR *et al.* 2006) a velmi pravděpodobně též i ze spodnoviláňské (MN 16) lokality Kotlovina, Ukrajina (AGADJANIAN & ERBAJEVA 1983).

Během spodního pliocénu (MN 14 – 15) nejvýchodnější populace rodu *Prolagus* sympatricky koexistují ve východní a jihovýchodní Evropě s představiteli (b) Ochotonidae omezenými v tomto období pouze na tuto oblast evropského regionu. Od spodního viláně (MN 16) se představitelé rodu *Ochotona* postupně šíří dále na západ. Ze spodního pliocénu (MN 14 – 15) Evropy jsou uváděny tyto taxony: (1) *Ochotona* z lokalit východní a jihovýchodní Evropy s druhy – *O. antiqua* ARGYROPULO *et* PIDOPLICHKO, 1939, *O.*



*pseudopusilla* GUREEV *et* SCHEVTSCHENKO in GUREEV, 1964, *O. ursui* SIMIONESCU, 1930 (dále viz např. SIMIONESCU 1932, DUBROVO & KAPELIST 1979, ERBAJEVA & SHUSHPANOV 1988, RĂDULESCU & SAMSON 1995); (2) monotypický rod *Pseudobellatona* z lokality Krasnopol, jižní Ukrajina (MN 14) s druhem *P. relictata* TOPACHEVSKY, NESIN *et* TOPACHEVSKY, 1993; (3) *Pliolagomys* z lokalit východní Evropy s druhy – *P. gigas* (ARGYROPULO *et* PIDOPLICHKO, 1939), *P. kujalnikensis* (TOPACHEVSKY *et* SCORIK, 1977), *P. danubicus* (TOPACHEVSKY *et* SCORIK, 1977) (dále viz např. AGADJANIAN & ERBAJEVA 1983, ERBAJEVA 1988); a (4) *Ochotonoma* z lokalit jihovýchodní Evropy s druhy – *O. csarnotana* (KRETZOI, 1959) a *O. anatolica* SEN, 1998 (VAN DE WEERD *et al.* 1982, ÜNAYOVÁ & DE BRUIJN 1998, TERZEA 1997, SEN 2003, POPOV 2004). Představitelé Ochotonidae jsou ve střední Evropě k dispozici rodem *Ochotona* věrohodně až od svrchního viláně (MN 17). Ze svrchního pliocénu až spodního pleistocénu (MN 17 – Q1) Evropy jsou kromě zde popsaného (Příloha III této práce) druhu *O. horaceki* v literatuře uváděny ještě tyto druhy: *Ochotona polonica* SYCH, 1980, *O. valeratae* ERBAJEVA, MONTUIRE *et* CHALINE, 2001, *O. dehmi* ERBAJEVA, 2005 a *O. zabiensis* FOSTOWICZ-FRELIK, 2008.

Poslední skupinou zajícůvův spodního pliocénu až spodního pleistocénu (MN 14 – Q2) Evropy jsou představitelé čeledi Leporidae, reprezentované zde ještě dvěma fyletickými liniemi – tj. (A) Archaeolaginae DICE, 1929 a (B) Leporinae TROUËSSART, 1880. (A) Rod *Hypolagus* DICE, 1917 je jediným zástupcem archaického severoamerického kladu Leporidae, tj. Archaeolaginae, na území Eurasie. Z tohoto období jsou v Evropě uváděny tyto druhy: (1) *H. igromovi* GUREEV, 1964 z miocénních až pliocénních (MN 13 – 14, ?15) lokalit východní Evropy (viz např. AVERIANOV 1996, AVERIANOV & TESAKOV 1998); (2) „*H. beremendensis* (KORMOS, 1930)“ *sensu* FOSTOWICZOVÁ-FRELIKOVÁ (2007)<sup>2</sup> z plio-(?)pleistocénních (MN 15 – 17, ?Q1) lokalit střední a jihovýchodní Evropy (viz např. JÁNOSSY 1986, FLADERER 1987, WOLSAN 1989, FLADERER & REINER 1996); (3) „*H. brachygnathus* (PETÉNYI, 1864)“ *sensu* FOSTOWICZOVÁ-FRELIKOVÁ (2007) plio-pleistocénních (MN 17 – Q2) lokalit střední a jihovýchodní Evropy; a (4) endemický druh *H. peregrinus* FLADERER *et* FIORE, 2003 ze spodnopleistocénní (Q2) lokality Monte Pellegrino v jižní Itálii (Sicílie). Rod *Hypolagus* je v pliocénu (MN 15 – 17) střední Evropy dominantním a téměř výhradním taxonem Leporidae, od nejsvrchnějšího pliocénu (MN 17) je zde postupně nahrazován moderním představitelem Leporinae – rodem *Lepus* LINNAEUS, 1758.

(B) Druhou skupinou Leporidae je linie moderních zajícovitých s obecně akceptovaným společným předkem – rodem *Alilepus* DICE, 1931 (srovnej s HIBBARDEM 1963, AVERIANOVEM & TESAKOVEM 1997, ROBINSONEM & MATTHEEM 2005). Poslední reliktní populace tohoto rodu v pliocénu Evropy jsou známy pod druhem *A. ucrainicus* GUREEV, 1964 ze svrchnoruscinské (MN 15b) lokality Oděské katakomby, jižní Ukrajina (AVERIANOV 2001). Svérázným prvkem svrchnoruscinských faun střední a jihovýchodní

<sup>2</sup> = poslední rozsáhlá komplexní revize tohoto rodu v Evropě.



Evropy jsou ojedinělé nálezy možného předka (TOMIDA & JIN 2002, 2004) dnes reliktního druhu *Pentalagus furnessi* (STONE, 1900) z Japonska reprezentované druhem *Pliopentalagus dietrichi* (FEJFAR, 1961) – viz dále např. (DAXNEROVÁ & FEJFAR 1967, POPOV 2004, TOMIDA & JIN 2009). Relativně hojnějšími taxony studovaného období Evropy jsou rody *Trischizolagus* RADULESCO & SAMSON, 1967 (MN 13 – 16) a *Oryctolagus* LILLJEBORG, 1873 (MN 13 – recent) náležející společně s rody *Caprolagus*, *Nesolagus* FORSYTH-MAJOR, 1899, a *Poelagus* do jednoho euroasijsko-afrického kladu (*sensu* AVERIANOV & TESAKOV 1997). Ve fosilním záznamu je africký migrant *Oryctolagus* k dispozici pouze z území jihozápadní a jižní Evropy, z úseku spodního pliocénu až spodního pleistocénu (MN 14 – Q2) tohoto území jsou uváděny tyto druhy: *O. laynensis* LÓPEZ-MARTÍNEZ, 1977; *O. lacosti* (POMEL, 1853); a *O. giberti* DE MARFÀ, 2008. *Trischizolagus*, bazální člen tohoto kladu (AVERIANOV & TESAKOV 1997) a nejvýznamnější představitel jeho asijské větve, je k dispozici ve studovaném období z území východní a jihovýchodní Evropy, a je zde reprezentován těmito druhy: *T. dimitrescui*<sup>3</sup> RADULESCO & SAMSON, 1967 a *T. maritsae* DE BRUIJN, DAWSON *et* MEIN, 1970. Poslední relikty tohoto rodu v Evropě jsou k dispozici ze spodnoviláňské (MN 16a) lokality Obuchovka 2, Ukrajina (NESIN & REKOVETS 1993, AVERIANOV & TESAKOV 1997). V nejsvrchnějším vilání (MN 17) se v Evropě objevuje rod *Lepus*; tedy nejmodernější element Leporidae a představitel paralelního severoamerického kladu (AVERIANOV & TESAKOV 1997), který velmi pravděpodobně společně s rody *Sylvilagus* GRAY, 1867, *Brachylagus*, a *Romerolagus* vznikl ze společného předka – rodu *Nekrolagus* HIBBARD, 1939 (AVERIANOV & TESAKOV 1997).

## 2.2. Vymezení řešeného tématu

V rámci fosilních zajíců byli v Evropě tradičně středem pozornosti zejména oligocénní a miocénní představitelé archaických forem Palaeolagidae DICE, 1929 a Prolagidae (detailněji viz např. TOBIEN 1974, 1975, LÓPEZOVÁ-MARTÍNEZOVÁ 1989, 2001, aj.). Pliocénní a pleistocénní (ruscin – bihar) zajícovci Evropy byli v 2. pol. 20. stol. relativně opomíjenou skupinou. Jedinými výjimkami byli někteří představitelé čeledi Leporidae; a to zejména rod *Hypolagus*, který jako dominantní taxon pliocénu a pleistocénu střední a jihovýchodní Evropy byl předmětem několika komplexních studií (viz např. KORMOS 1934, SYCH 1965, FLADERER 1984, aj.); a částečně též méně detailněji studované rody *Trischizolagus* a *Pliopentalagus* z území střední, jihovýchodní a východní Evropy (viz např. DAXNEROVÁ & FEJFAR 1967, RADULESCO & SAMSON, 1967, či AVERIANOV & TESAKOV 1997). V rámci čeledi Ochotonidae zde komplexnější studie z daného území nebyly k dispozici, kromě několika ojedinělých, jako: SYCH (1980) – taxonomická revize rodu *Ochotona* Polska, TOPACHEVSKY & SCORIK (1977) – taxonomická revize rodu *Pliolagomys* Ukrajiny. Nicméně situace se změnila

<sup>3</sup> Z území Ukrajiny je tento taxon uváděn pod řadou, velmi pravděpodobně synonymních, jmen – tj. *kutschurganicus*, *tanaiticus*, *orienteuropaeus* (srovnej např. s AVERIANOVEM & TESAKOVEM 1997, NESINEM & NADACHOWSKIM 2001 či POPOVEM 2004).



v posledních letech, kdy zájem o studium problematiky pliocénních a pleistocénních Lagomorpha výrazně vzrostl. Tuto skutečnost dokládá řada tématicky zaměřených publikací (např. ERBAJEVA *et al.* 2001, TESAKOV & AVERIANOV 2002, FLADERER & FIOREOVÁ 2003, ERBAJEVA 2005, DE MARFA & MEIN 2007, FOSTOVITZOVÁ-FRELIKOVÁ 2007a, b, 2008, MAUL 2007, ANGELONEOVÁ 2008a, b, ANGELONEOVÁ *et al.* 2008, DE MARFA 2008, aj.), často vycházejících z rozsáhlejších revizních projektů řešených v rámci disertačních prací, např. revize mediteránních představitelů rodu *Prolagus* CH. ANGELONEOVÉ (obhájeno 2005); revize představitelů Lagomorpha Polska L. FOSTOVITZOVÉ-FRELIKOVÉ (obhájeno 2006); či revize Lagomorpha (zejména rody *Lepus* a *Oryctolagus*) západní a jižní Evropy R. DE MARFY (obhájeno 2009). V současné době jsou rovněž v přípravě revizní studie zabývající se rodem *Lepus* pleistocénu střední Evropy (MAUL in prep.) a rodem *Trischizolagus* (FOSTOVITZOVÁ-FRELIKOVÁ (?) in prep.).

Nicméně zde stále zůstává řada otevřených a v evropské literatuře dosud nestudovaných problémů. Mezi nejméně poznané taxony patří zejména archaické formy pišťuch ruscínu (MN 14 – 15) jihovýchodní a východní Evropy představující zásadní zdroj znalostí k pochopení historie nejstarších forem Ochotonidae *sensu stricto* – *sensu* SEN (2003) v Evropě. V kontextu výše uvedených skutečností lze základní tématické okruhy, které budou předmětem předkládané dizertační práce, vymezit a charakterizovat následovně:

**(I)** *Ochotona antiqua*, dominantní element spodnoruscinských (MN 14) lokalit východní Evropy a první jednoznačně prokazatelný představitel rodu *Ochotona* v Evropě, nebyla dosud komplexně revidována. Tento druh, včetně ještě méně poznaných spodnoruscinských extrémních/aberantních forem – *Pseudobellatona relicta* či *Ochotona pseudopusilla* – této oblasti, nebyl dosud detailně morfometricky popsán, rovněž nebyla stanovena variabilita a taxonomická signifikance jednotlivých znaků. Nebylo též dosud provedeno relevantní srovnání s ostatními fosilními taxony v euroasijském kontextu.

**(II)** Dalším taxonem je *Ochotonoma csarnotana* známá dosud pouze z typové lokality Csarnóta 2 (MN 15) z jižního Maďarska. Rod *Ochotonoma* představuje dosud jediný svrchnoruscinský (MN 15) element Ochotonidae *sensu stricto* – *sensu* SEN (2003) ve střední Evropě. Nicméně, dosud nebyl tento taxon detailně morfometricky charakterizován ani srovnán s ostatními relevantními taxony, zejména potom se svrchnoruscinskými (MN 15) nálezy jihovýchodní Evropy a Blízkého východu řazených do tohoto rodu.

**(III)** Fosilní záznam rodu *Ochotona* v plio/pleistocénu (MN 17 – Q1) střední a západní Evropy je velmi omezený a fragmentární, dosud byly nepočetné nálezy publikovány z lokalit Francie, Německa, Polska a částečně Maďarska. Avšak nálezy rodu *Ochotona* plio/pleistocénu (MN 17 – Q1) Česka a Slovenska, tvořící podstatnou část dosud známého evropského fosilního záznamu, nebyly komplexně zpracovány ani srovnány s ostatními relevantními taxony Eurasie. Rovněž dosud nebylo provedeno komplexní kritické zhodnocení současného stavu poznání daných taxonů.



(IV) Představitelé čeledi Leporidae v kontextu Evropy jsou relativně častěji studovanými taxony. Jedním z naprosto stěžejních a dominantních taxonů pliocénu a pleistocénu (MN 15 – Q2) střední a jihovýchodní Evropy je rod *Hypolagus*, který byl dosud komplexně zpracován či revidován z území Polska, Rakouska a částečně Maďarska. Nicméně komplexní detailní zpracování a zhodnocení stávajícího fosilního záznamu tohoto rodu v pliocénu a pleistocénu Česka a Slovenska nebylo dosud provedeno. Rovněž zůstává nevyřešena velmi komplikovaná a nepřehledná situace týkající se nomenklatury daných taxonů střední Evropy.

## 2.3. Literární přehled současného stavu řešených témat

### 2.3.1. Ochotonidae: tématické okruhy I-III

Archaická forma středně velké pišťuchy Ochotonidae *sensu stricto* – *sensu* SEN (2003) spodního ruscínu (MN 14) východní Evropy byla poprvé zmíněna PIDOPLICHKEM (1938: 124) z lokality Andriashevka (jižní Ukrajina) jako nový poddruh *O. pusilla antiqua* [*nomen nudum*; viz níže]. Později ARGYROPULO & PIDOPLICHKO (1939), analýzou dalšího materiálu kučurganské oblasti, popisují ze spodnoruscinských lokalit (MN 14) Novopetrovka (Ukrajina) a Grebenniky (Moldávie) nový druh *Ochotona antiqua*, který je zde odlišován od ostatních relevantních taxonů zejména na základě menších rozměrů zubů a mandibuly. Od té doby byla uváděna ze spodního pliocénu východní Evropy řada nálezů řazených do tohoto druhu (detailněji viz DUBROVO & KAPELIST 1979), nicméně v naprosté většině bez detailních morfometrických deskripcí, které by umožňovaly taxonomické zhodnocení a případné srovnání s ostatními eurasijskými taxony. Kromě tohoto druhu byly ze spodního pliocénu (MN 14) této oblasti popsány ještě další dva velmi málo známé a dosud málo poznané taxony: první byl popsán GUREEVEM a SCHEVTSCHENKOVOU (in GUREEV 1964) ze spodnoruscinské lokality Ukrainiskij Trostjanec jako *Ochotona pseudopusilla*, druhý V. TOPACHEVSKYM, NESINEM a I. TOPACHEVSKYM (1993) ze spodnoruscinské lokality Krasnopol jako *Pseudobellatona relictata*. Oba taxony prozatím nebyly detailně revidovány a jsou dosud omezeny pouze na své typové lokality. Na základě diagnostických charakteristik uvedených v původních popisech (detailněji viz níže) nelze jednoznačně potvrdit či vyvrátit jejich taxonomickou validitu, nelze ani provést náležité srovnání s ostatními relevantními taxony.

Pozůstatky pliocénních (MN 15) pišťuch se symetricky postaveným komplikovaným anterokonidem P<sub>3</sub> jsou v Evropě relativně vzácné. První doklady o těchto pišťuchách byly podány KRETZOIEM (1959) ze svrchnoruscinské lokality Csarnóta 2 z jižního Maďarska pod jménem *Ochotonoides csarnotanus* (detailněji viz KRETZOI 1959, 1962). Později bylo uváděno několik málo exemplářů z ruscinských (MN 15) lokalit Ciuperceni 2, Rumunsko (TERZEA & BORONEANT 1979 a TERZEA 1997), Apolakkia, Řecko (VAN DE WEERD *et al.* 1982), a Ortalica, Taşova a Sürsürü, Turecko (ÜNAYOVÁ & DE BRUIJN 1998); všechny řazené do rodu *Ochotonoides*. První detailní revize tohoto taxonu byla provedena SENEM (1998) na základě relativně bohatého materiálu z ruscinské (MN 15) lokality Çalta, Turecko. Na základě





kritického zhodnocení dosud známého fosilního záznamu zařadil SEN (1998) výše zmíněné pišťuchy do nového rodu *Ochotonoma*; nálezy z Turecka a Rumunska do nového druhu *O. anatolica*. Nejnovější doklady o tomto taxonu jihovýchodní Evropy a Blízkého východu byly doloženy z lokalit Körmürlük Dere, Turecko (svrchní ruscin nebo spodní viláň, MN 15b nebo MN 16a) a Muselievo, Bulharsko (svrchní ruscin, MN 15b), detailněji viz SEN (2003) a POPOV (2004).

Fosilní nálezy rodu *Ochotona* v plio/pleistocénu (MN 17 – Q1) střední a západní Evropy jsou velmi omezené a fragmentární a až do poslední doby nebyly předmětem většího zájmu badatelů. Naprostá většina bibliografických informací o nálezech z daného území se omezovala pouze na nominální výčty daných nálezů v rámci seznamů faun bez bližší morfometrické deskripce, srovnání či taxonomické determinace; detailní přehled viz ČERMÁK (2003). První rozsáhlejší studii předkládá až SYCH (1980), kde v rámci revizního přehledu rodu *Ochotona* plio/pleistocénu (MN 17 – Q1) Polska popisuje ze svrchnoviláňské (MN 17) lokality Zamkova Dolna nový druh *Ochotona polonica*. Další významnou prací je až studie ERBAJEVY *et al.* (2001). Na základě revize vybraných pleistocenních nálezů z území Francie popisuje z lokality Les Valerots (spodní bihar, Q1) nový druh *O. valerotae* a postuluje zároveň první komplexnější hypotézy (/předběžné závěry) o taxonomii a fylogenezi těchto evropských taxonů rodu *Ochotona* v eurasijském kontextu. V poslední době – kromě studií, které jsou součástí předkládané dizertace – byly publikovány ještě dvě práce. ERBAJEVA, (2005) reviduje materiál ze svrchnoviláňské lokality Schernfeld (Německo) publikovaný DEHMEN (1962) a popisuje ho jako nový druh *O. dehmi*. FOSTOWICZOVÁ-FRELIKOVÁ (2008) navazuje na SYCHA (1980) a reviduje polský materiál rodu *Ochotona* doplněný o nové nálezy a z biharské (Q1) lokality Jaskinia Żabia popisuje nový druh *O. zabiensis*. Zpracování nálezů rodu *Ochotona* plio/pleistocénu (MN 17 – Q1) Česka a Slovenska je ve stávající bibliografii omezeno pouze na nominální výčty daných nálezů v rámci seznamů faun; podrobný bibliografický přehled je podán ČERMÁKEM (2000).

### 2.3.2. Leporidae – rod *Hypolagus*: tématický okruh IV

Vyhynulý archaeolaginní rod *Hypolagus* čeledi Leporidae tvoří významnou součást pliocenních a pleistocenních (ruscin – bihar) fosilních faun střední Evropy. Prvním objevitelem tohoto fosilního taxonu Evropy byl SALAMON JÁNOS PETÉNYI (1799-1855) – luteránský pastor a zakladatel moderního paleontologického výzkumu v oblasti Viláňských vrchů. První krátká informace týkající se tohoto taxonu je k dispozici v publikovaném dopise H. VON MEYERA (1851: 679) G. BRONNOVI z 21. června; částečně též zmiňovaném v PETÉNYIHO díle (1864: 79-80) – posmrtně zkompletovaném a editovaném FERENCEM KUBINYIM. Nicméně vědecké druhové jméno – “*beremendensis*” v kontextu tohoto taxonu je k dispozici až v KOCHOVI (1900: 455), který jej použil s největší pravděpodobností na základě nepublikované části PETÉNYIHO manuskriptu (*cf.* KRETZOI 1962 a JÁNOSSY 1963).



V následujících letech T. KORMOS, geolog Maďarského geologického ústavu, dokládá ostatky fosilních Leporidae z lokalit Püspökfürdő (= Betfia), Brassó, Csarnóta a Nagyharsányhegy (KORMOS 1911, 1914a, b, 1920). V této době si je již vědom dvou odlišných fosilních forem Leporidae, které uvádí pod jmény *Oryctolagus* a/nebo *Lepus*. Později, KORMOS (1930) uvádí dvě nová druhová jména z fosilních (biharských) lokalit Püspökfürdő, Somlyóhegy (= Betfia *sensu* KRETZOI 1941b) – konkrétně z lokalit II (= Hauptfundstelle), IV, a Höhlenausfüllung *sensu* KORMOS (1914a, b [uvedeno pouze v německé části textu]). Materiál z lokality Püspökfürdő – Hauptfundstelle a Höhlenausfüllung jím dříve řazený (*cf.* KORMOS 1914b) do druhu *Oryctolagus cuniculus*, zde nově uvádí jako “*Oryctolagus beremendensis* n. sp.”. Materiál z lokality Püspökfürdő – lokalit IV jím dříve řazený (*cf.* KORMOS 1914b) do druhu *Lepus europaeus*, zde nově uvádí jako “*Lepus brachygnathus* n. sp.”. Následně, KORMOS (1934) provádí revizi výše zmiňovaného materiálu, a na základě nového materiálu z lokality Villány – Kalkberg (v pozdější literatuře uváděná pod jménem Villány 3 – *sensu* KRETZOI 1956b), popisuje nové taxony<sup>4</sup>: nový rod a druh *Pliolagus beremendensis* (= “*Oryctolagus beremendensis*“ *sensu* KORMOS 1930), a (2) nový druh “*brachygnathus*” jako *Hypolagus brachygnathus* (=“*Lepus brachygnathus*” *sensu* KORMOS 1930). Rod *Pliolagus* byl akceptován řadou autorů, jako např. KRETZOIEM (1941b, popisuje zde nový druh *P. tothi* z biharské lokality Betfia 5; 1956b), KOWALSKIM (1958b) či SHUSHPANOVEM (1977).

LUCJAN SYCH byl prvním, který se detailně zabýval fenotypovou analýzou a taxonomií tohoto rodu v evropském kontextu. Jeho výjimečná monografická studie (SYCH 1965) zabývající se rodem *Hypolagus* pliocénu a pleistocénu Polska nebyla dlouhou dobu překonána. Zde (SYCH 1965: 62-69) mimo jiné synonymizuje rod *Pliolagus* s rodem *Hypolagus* a toto taxonomické pojetí je obecně dosud akceptováno. Zásadní pokroky v taxonomii evropských představitelů rodu *Hypolagus* dosáhl FLORIAN A. FLADERER (1984, 1987, FLADERER & REINER 1996, FLADERER & FIOREOVÁ 2003). Ve svých studiích zavedl morfotypovou analýzu taxonomicky významných zubů rodu, včetně stratigrafických konsekvencí. Do FLADERERA (1987) byly všechny středoevropské paleopopulace rodu *Hypolagus* považovány za jediný vnitřně homogenní taxon (srovnej např. se SYCHEM 1965 a FLADEREREM 1984, atd.). Následné FLADEREROVO (1987) rozlišení do dvou samostatných taxonů v rámci pliocénu až pleistocénu (ruscin – bihar) Evropy, označované pod jmény „*beremendensis*“ a „*brachygnathus*“, bylo následováno FLADEREREM & REINEREM (1996) a FOSTOWICZOVOU-FRELIKOVOU (2003) na poddruhové úrovni; a FLADEREREM & FIOREOVOU (2003) a FOSTOWICZOVOU-FRELIKOVOU (2007a, b) na druhové úrovni. Kromě výše uvedených přelomových studií byli představitelé rodu *Hypolagus* zmiňováni v celé řadě dílčích prací shrnutých, diskutovaných či revidovaných v Příloze V této práce.

---

<sup>4</sup> KORMOS nepovažoval práci z roku 1930 (tj. KORMOS 1930) za popis nových taxonů “*Oryctolagus beremendensis*” a “*Lepus brachygnathus*” (viz KORMOS 1930 [1931]: 237 a 1934).



### 3. CÍLE PRÁCE A JEJÍ STRUKTURA

#### 3.1. Cíle práce

V kontextu výše vymezených a charakterizovaných tématických okruhů a přehledu současného stavu bibliografie si předkládaná práce klade za cíl:

(I) U archaických forem pišťuch Ochotonidae *sensu stricto* – *sensu* SEN (2003) spodního ruscínu (MN 14) východní Evropy provést: (1) detailní morfometrickou redeskripci druhu *O. antiqua*, včetně extrémních/aberantních forem blízkých tomuto druhu; (2) stanovení variability a míry taxonomické signifikance jednotlivých znaků; (3) revizi názvových typů; (4) nomenklatorickou revizi jména „*antiqua*“; a (5) komplexní srovnání s ostatními relevantními fosilními taxony v euroasijském kontextu.

(II) V rámci pišťuch svrchního ruscínu (MN 15) Evropy provést: (1) detailní morfometrickou redeskripci druhu *Ochotoma csarnotana*; (2) nomenklatorickou revizi jména „*csarnotana*“; (3) srovnání s ostatními taxony jihovýchodní Evropy a Blízkého východu řazených do tohoto rodu; a (4) zhodnocení taxonomické relevance rodu *Ochotoma* v kontextu ostatních relevantních rodů Ochotonidae *sensu stricto* – *sensu* SEN (2003) Eurasie.

(III) Navázat na diplomovou práci (ČERMÁK 2003) zabývající se zejména revizí fosilních nálezů představitelů rodu *Ochotona* z mladších fází pleistocénu Česka a Slovenska a doplnit zároveň tak podstatnou měrou dosud relativně nepočtené nálezy rodu *Ochotona* z plio/pleistocénních (MN 17 – Q1) lokalit Francie, Německa, Polska a Maďarska – a provést tedy: (1) přehled a podrobnou morfometrickou analýzu dosud nepublikovaných nálezů rodu *Ochotona* plio/pleistocénu (MN 17 – Q1) Česka a Slovenska; (2) na základě všech dostupných informací srovnání těchto nálezů s ostatními relevantními taxony Eurasie; (3) doplňující srovnání materiálu z lokality Honce (bihar), předběžně zpracovaného v diplomové práci (ČERMÁK 2003), s novými důležitými nálezy a publikací doplněného a precizovaného popisu nového druhu tak realizovat záměr navržený ve výše uvedené diplomové práci; a (4) komplexní kritické zhodnocení stávajícího stavu poznání daných taxonů Evropy.

(IV) Provést komplexní revizi rodu *Hypolagus* – stěžejního a dominantního rodu čeledi Leporidae pliocénu až pleistocénu (MN 15 – Q2) střední a jihovýchodní Evropy. Dosud komplexně zpracovaný či revidovaný fosilní záznam z území Polska, Rakouska a částečně Maďarska doplnit o nálezy z lokalit Česka a Slovenska a provést: (1) detailní morfometrickou deskripci stávajícího dentálního a kraniálního materiálu z pliocénu a pleistocénu (MN 15 – Q2) Česka a Slovenska; (2) stanovení variability a fenotypových přestaveb v rámci studovaných populací daného období; (3) kompletní kritický přehled a zhodnocení výzkumu rodu ve střední Evropě včetně kompletní nomenklatorické revize a synonymiky; (4) deskripci, revizi a designaci nomenklatoricky relevantních typů studovaných taxonů; a (5) diskuzi a revizi názorů na fylogenzi, paleobiogeografii a možné příčiny vymření rodu.





### 3.2. Struktura práce

Výsledky disertační práce jsou cíleně zpracovány a strukturovány do formy splňující obecné standardy vědecké komunikace; tedy do formy publikací (Přílohy II, IV a dodatek Přílohy V) či do tisku přijatých rukopisů (Přílohy I a V), a to vše v impaktovaných či mezinárodně recenzovaných odborných periodikách. Vzhledem k objektivním důvodům uvedeným v „Souhrnné diskuzi“ (kapitola 6.1.2) nemohl být tématický okruh týkající se nálezů rodu *Ochotona* plio/pleistocénu (MN 17 – Q1) Česka a Slovenska zpracován do finální podoby článku/rukopisu. Nicméně vzhledem k zachování logické struktury úvodních kapitol jsou přehled, popis a srovnání těchto nálezů uvedeny jako Příloha III. Tato popisná nepublikovaná data v této příloze doplňují data z publikací (či rukopisů akceptovaných do tisku) uvedených v Přílohách I-II a IV-V a dohromady tak tvoří jednotný celek zahrnující historii pištůch Evropy v časovém úseku spodní ruscin až spodní bihar (MN14 – Q1), který je následně souhrnně diskutován v úvodních kapitolách této práce. S ohledem k minimalizaci textu, jsou úplný seznam studovaného materiálu, metodika zpracování, atd. uvedeny pouze v souhrnných úvodních kapitolách této práce, a v Příloze III již nejsou opakovány.

S ohledem na logickou výstavbu úvodních kapitol, zejména potom kapitoly „Souhrnná diskuze a závěry“, jsou jednotlivé přílohy (I-V) řazeny tématicky; tzn. nejprve tématické okruhy týkající se čeledi Ochotonidae, a to od nejstarších forem spodního ruscinu (MN 14) v Příloze I po formy spodního biharu (Q1/Q2) v Přílohách III-IV, a na ně potom logicky navazuje tématický okruh týkající se rodu *Hypolagus* čeledi Leporidae v Příloze V. Nedílnou součástí této přílohy je článek ČERMÁKA *et al.* (2007) uvedený zde jako dodatek. Tato práce charakterizuje stáří a nálezový kontext materiálu rodu *Hypolagus* z nové pliocénní lokality Měňany 3. Tento materiál je zcela nový a tvoří dominantní část pliocénních nálezů Česka a Slovenska zpracovávaných v Příloze V, což odůvodňuje zařazení příslušné studie do monotematické dizertační práce. Tato studie, potažmo i celá dizertační práce, zároveň logicky předznamenává nyní zahájený projekt zabývající se komplexním studiem a revizí pliocénních faun zejména střední Evropy.

Jednotlivé přílohy (I-V) jsou zde spojeny jednotlivými úvodními kapitolami (1-3). V kapitolách 4-5 je uveden souhrn studovaného materiálu lokalit, a metodiky zpracování. Výsledky uvedené v přílohách jsou potom podrobně diskutovány jako celek a shrnuty společně do přehledných závěrů v kapitole 6.



## 4. STUDOVANÉ LOKALITY A MATERIÁL

### 4.1. Stratigrafie

Studované lokality stratigrafického rozpětí spodní pliocén až spodní pleistocén zaujímají časový úsek přibližně 5-1 Ma BP (viz Obrázek 1). Základní díla, z nichž vycházím v této práci pro biostratigrafické členění pliocénu a pleistocénu jsou FEJFAR & HEINRICH (1983), HORÁČEK & LOŽEK (1988), FEJFAR & HORÁČEK (1990), FEJFAR *et al.* (1997, 1998) a TESAKOV (2004).

V době psaní této práce nebyly status ani báze kvartéru a pleistocénu jednoznačně vyřešeny a kodifikovány (viz např. GRADSTEIN *et al.* 2008 a OGG & PILLANS 2008). Od roku 1948 je zde všeobecný konsenzus, že báze by měla být definována prvními projevy glaciálu. Toto bylo základem pro původní stanovní hranice v marinních sedimentech v Kalábrii, Itálie (AGUIRRE & PASINI 1985). Nicméně v současné době je zřejmé, že k významným ochlazením došlo mnohem dříve, minimálně cca 2,55 Ma BP; jsou známa dokonce i významná ochlazení z pliocénu. Je tedy zřejmé, že báze kvartéru/pleistocénu by měla být logicky posunuta k těmto projevům (GIBBARD *et al.* 2005 a BOWEN & GIBBARD 2007), poměrně dobře korespondujícím s hranicí paleomagnetických epoch Gauss/Matuyama (srovnej např. PARTRIDGE 1997 a SUC *et al.* 1997). Mezinárodní stratigrafická komise (ICS; 14.5.2007) podala návrh k Mezinárodní unii geologických věd (IUGS) s těmito body: (1) Kvartér je oficiální stratigrafická jednotka se statusem „útvary“, s podložním tvarem neogén. (2) Báze kvartéru je umístěna na stávající bázi globálního stratotypového profilu a bodu (GSSP) stupně gelas (v současné době v pliocénu) na bázi marinního izotopického stupně (MIS) 103, který je kalibrován na cca 2,6 Ma. (3) Báze oddělení pleistocén je snížena, ve shodě s výše uvedeným, na bázi útvaru kvartér (= stupně gelas GSSP). (4) GSSP ve Vritce, Itálie (dříve hranice pliocén/pleistocén) je ponechána jako báze stupně calabr, tj. druhého stupně revidovaného oddělení pleistocén. Mezinárodní unie geologických věd (IUGS; 28.5.2007) schválila doporučení uznat „kvartér“ jako útvar/periodu v rámci mezinárodní geologické stupnice, nicméně neschválila doporučení uznat bázi kvartéru/pleistocénu, a tuto problematiku ponechala další diskuzi. Vzhledem k výše uvedeným skutečnostem, jsou v této práci termíny „pliocén“ a „pleistocén“ používány v dosud běžně užívaném pojetí, tj. s hranicí pliocén/pleistocén na cca 1,81 Ma (= báze stupně calabr).

Pliocén je dělen v této práci na stupně ruscin (MN 14 – 15) a viláň – angl. Villányan (MN 16 – 17). Ruscin je definován zónou společného rozsahu rodů *Trilophomys* a *Ruscinomys*, s bází – FAD rodu *Trilophomys*. Svrchní hranice je definována FAD rodu *Borsodia*, definující zároveň bázi stupně viláň. Typovou lokalitou je Serrat d'en Vacquer (MEIN & AYMAR 1984). Ruscin se dále člení na základě graduálních evolučních forem indexových taxonů linie *Promimomys* – *Mimomys* (viz např. FEJFAR *et al.* 1997 a FEJFAR 2001) na čtyři savčí zóny (tj. MN 14a, b; MN 15a, b). Báze ruscinu spadá do spodní části paleomagnetické epochy Gilbert na bázi normálního paleomagnetického eventy Thvera



(C3n.4n; CANDE & KENT 1992, 1995) datovaného na 5,236 Ma (LOURENS *et al.* 1996, COUVERING *et al.* 2000).

Pro spodní ruscín (MN 14) jižní Ukrajiny (lokality podél říčního systému řeky Kučurgan) je zde rovněž používán termín „kučurgan“ (Кучурган (angl. Kuchurganian) – *sensu* SHEVCHENKO 1965). Nejúplnější profil u osady Krasnopol byl stanoven jako referenční pro tuto stratigrafickou jednotku (NESIN 1996). Kučurgan je charakterizován zejména těmito indexovými taxony drobných savců: *Pliopetaurista* sp., *Tamias* sp., *Prospalax rumanus* SIMIONESCU, 1930, *Nannospalax macoveii* SIMIONESCU, 1930, *Occitanomys* sp., *Apodemus* cf. *dominans* KRETZOI, 1959, *Kowalskia* sp. (LAD), *Odessanomys* sp. (FAD), *Polonomys* sp. (FAD). Mezi hlodavci převládá pravý spalacid *Nannospalax*, objevuje se též starobylý arvicolid *Polonomys*. (srovnej s KOROTKEVICHEM 1988 a NESINEM & NADACHOWSKIM 2001)

Absolutní čas (Ma)	Geomagnetická polarita	Chrony	Oddělení		Kontinentální savčí stupně	KONTINENTÁLNÍ BIOCHRONOLOGIE střední a západní Evropy		Rozsahy indexových rodů hlodavců ve střední a západní Evropě	MN / MQ zóny
			PLEISTOCÉN	PLIOCÉN		Hlodavčí superzóny	Hlodavčí zóny		
1	Matuyama	Brunhes	PLEISTOCÉN	spodní-svrchní	toring	Arvicola Microtus	A. <i>terrestris</i> A. <i>cantiana</i>	Arvicola	MQ 2
							Microtus Mimomys		
2	Matuyama	Gauss	PLEISTOCÉN	svrchní	viláň	Borsodia Villanyia		Mimomys <i>pliocaenicus</i> Mimomys <i>polonicus</i> Mimomys <i>hassiacus+stehlini</i>	Ruschomys Trilophomys Lagurodon Microtus
						3	Gauss	PLIOCÉN	spodní
4	Gilbert	PLIOCÉN	spodní	ruscín	Trilophomys Ruscinomys				
					5	Gilbert	PLIOCÉN	spodní	ruscín

**Obr. 1:** Kontinentální stratigrafie pliocénu a pleistocénu střední a západní Evropy (podle FEJFARA *et al.* 1997, upraveno).

Viláň je definován zónou společného rozsahu rodů *Borsodia* a *Villanyia*, s bází FAD rodu *Borsodia*. Svrchní hranice je definována FAD rodu *Microtus*. Typovou lokalitou je Villány 3 (KRETZOI 1941). Viláň se dále člení na základě graduálních evolučních forem indexových taxonů v linii rodu *Mimomys* (viz např. FEJFAR & HEINRICH 1983 a FEJFAR & HORÁČEK 1990) na tři savčí zóny (tj. MN 16a, b; MN 17). Báze viláně je korelována s hranicí paleomagnetických epoch Gilbert/Gauss (báze normálního paleomagnetického eventů C2An.3n; CASTRADORI *et al.* 1998) datované na 3,596 Ma (LOURENS *et al.* 1996).



Pleistocén je v této práci dělen na stupně bihar (Q1-Q2 *sensu* HORÁČEK & LOŽEK 1988) a toring (Q3 – Q4 *sensu* HORÁČEK & LOŽEK 1988). Bihar je definován zónou společného rozsahu rodů *Microtus* a *Mimomys*, s bázi FAD rodu *Microtus*. Svrchní hranice je definována LAD druhu *Mimomys savini*, definující zároveň bázi stupně toring (FAD rodu *Arvicola*). Typovou lokalitou je Betfia 2 (KRETZOI 1941). Bihar je dále dělen na spodní (Q1 *sensu* HORÁČEK & LOŽEK 1988) zahrnující dvě hlodavčí zóny (A – *Microtus deucalion* a B – *Mimomys savini*-*M. pusillus*; *sensu* FEJFAR & HORÁČEK 1990) a svrchní (Q2 *sensu* HORÁČEK & LOŽEK 1988) zahrnující jednu hlodavčí zónu – *Mimomys savini*. Bihar je též některými školami členěn na fáze: spodní – fáze Osztramos 8-Villány 5 a Betfia; svrchní – fáze Nagyharsányhegy a Templomhegy. Hranice spodního a svrchního biharu je definována LAD druhu *Mimomys pusillus*. Báze biharu spadá do svrchní části normální paleomagnetické epochy Olduvai (MAUL *et al.* 2007). Hranice fáze Betfia/Nagyharsányhegy spadá do období po normálním paleomagnetickém eventu Jaramilo. Do svrchní části fáze Nagyharsányhegy spadá hranice paleomagnetických epoch Matuyama/Brunhes.



## 4.2. Studované lokality



Přehled studovaných lokalit Česka, Slovenska, Maďarska a Ukrajiny stratigrafického rozpětí spodní ruscín – svrchní bihar (MN 14 – Q2) s informacemi o stáří, počtu studovaných položek a místě jejich uložení je uveden v Tabulce 1.

**V následujícím textu jsou pro dané instituce používány následující zkratky:**

<b>CHU</b>	– Univerzita Karlova, Praha, Česká republika;
<b>HMNH</b>	– Maďarské národní přírodovědecké muzeum, Budapešť, Maďarsko;
<b>MAFI</b>	– Maďarský geologický institut (Magyar Állami Földtany Intézet), Budapešť, Maďarsko;
<b>MMB</b>	– Moravské zemské muzeum, Brno, Česká republika;
<b>NHMB</b>	– Přírodovědecké muzeum, Basilej, Švýcarsko;
<b>NHMK</b>	– Přírodovědecké muzeum, Kijev, Ukrajina;
<b>NMP</b>	– Národní muzeum, Praha, Česká republika;
<b>SMF</b>	– Senckenbergovo muzeum, Frankfurt nad Mohanem, Německo;
<b>SNM</b>	– Slovenské národní muzeum, Bratislava, Slovensko;
<b>ZI RAN</b>	– Zoologický institut Ruské akademie věd, St. Petěrburg, Rusko.



**Tab. 1:** Přehled studovaných lokalit s celkovým zastoupením materiálu Lagomorpha, resp. Ochotonidae  a Leporidae .

	Lokality	Stáří	N	 / 	Uložení
Česko	1 Holštejn	Q1	111	105 / 6	MMB
	2 Chlum 4	Q2	3	3 / —	CHU
	3 Chlum 6	Q1	26	4 / 22	CHU
	4 Chlum 8	Q1	6	1 / 5	CHU
	5 Lažánky – lom	Q2	4	— / 4	MMB
	6 Měňany 2	—	4	— / 4	CHU
	7 Měňany 3	MN 15/16	110	— / 110	CHU
	8 Mladeč 1	Q1	3	— / 3	CHU
	9 Mladeč 3 – [7/10]	?Q1-Q2	1	— / 1	CHU
	10 Mokrý 1	Q1	1	— / 1	CHU
	11 Stránská skála	Q2	2	— / 2	MMB
Slovensko	12 Gombasek	Q2	6	— / 6	MAFI
	13 Hajnáčka I	MN 16a	3	— / 3	SNM
	14 Honce	Q1/Q2	4	4 / —	CHU
	15 Host'ovce 2	MN 15/16	68	— / 68	CHU
	16 Ivanovce 1	MN 15b	2	— / 2	CHU
	17 Koliňany 1	MN 17	1	— / 1	CHU
	18 Koliňany 2	MN 17	48	48 / —	CHU
	19 Plešivec	MN 17	4	4 / —	CHU
	20 Včeláre 3	MN 17	1	1 / —	CHU
	21 Včeláre 3A – osyp	?MN 17-Q1	4	4 / —	CHU
	22 Včeláre 3B/1	Q1	11	11 / —	CHU
	23 Včeláre 3/B3	MN 17	3	— / 3	CHU
	24 Včeláre 4/7	Q1	4	4 / —	CHU
	25 Včeláre 4E	Q1	10	— / 10	CHU
	26 Včeláre 5	Q1	10	5 / 5	CHU
	27 Včeláre 6/8	Q1	1	— / 1	CHU
	28 Včeláre 7	MN 17	1	— / 1	CHU
	29 Včeláre 10	Q1	1	1 / —	CHU
	30 Včeláre 10B	Q1	8	5 / 3	CHU
Maďarsko	31 Beremend (KORMOS 1917)	MN 16	1	— / 1	MAFI
	32 Beremend 26	MN 15b	31	31 / —	MAFI
	33 Csarnóta 2	MN 15b	1	1 / —	MAFI
	34 Villány 3	MN 17	53	— / 53	MAFI, HMNH
Ukrajina	35 Novopetrovka	MN 14	71	71 / —	NHMK
	36 Grebenniky	MN 14	1	1 / —	NHMK
	37 Frunzovka 1	MN 14	19	19 / —	NHMK
	38 Krasnopol	MN 14	1	1 / —	NHMK



### 4.3. Studovaný materiál

Úplný soupis studovaného materiálu z výše uvedených lokalit představuje celkem 639 exemplářů představitelů Ochotonodae a Leporidae.

#### 1) Holštejn (CZ)

**Ochotona sp.:** 20 fragmentů mandibul sin v různém stavu zachování s různým počtem zubů, či bez nich (HOH13-19, 21-25, 31-33, 143-145, 154, 155); 23 fragmentů mandibul dex v různém stavu zachování s různým počtem zubů, či bez nich (HOH1-12, 20, 26, 30, 34, 146-151, 162); 1 P<sub>3</sub> sin (HOH231); 1 P<sub>3</sub> dex (HOH232); 1 P<sub>4</sub> sin (HOH166); 1 P<sub>4</sub> dex (HOH152); 1 M<sub>1</sub> sin (HOH167); 2 M<sub>2</sub> dex (HOH168, 190); 1 fragment maxily dex s M<sup>1</sup> (HOH104); 2 fragmenty maxily bez zubů (HOH102, 103); 15 I<sup>1</sup> sin (HOH177-183, 192, 209-215); 14 I<sup>1</sup> dex (HOH162, 184-186, 193-199, 216-218); 2 P<sup>3</sup> sin (HOH158, 171); 2 P<sup>3</sup> dex (HOH172, 203); 7 P<sup>4</sup> či M<sup>1</sup> sin (HOH159, 175, 191, 205, 207, 208, 226); 8 P<sup>4</sup> či M<sup>1</sup> dex (HOH157, 173, 174, 204, 206, 223-225); 2 M<sup>2</sup> sin (HOH160, 176); 2 M<sup>2</sup> dex (HOH227-228).

**Hypolagus brachygnathus:** 2 P<sub>3</sub> sin (HOH136, 219), 3 P<sub>3</sub> dex (HOH35-36, 137), 1 P<sup>2</sup> sin (HOH169).

#### 2) Chlum 4 (CZ)

**Hypolagus brachygnathus:** 1 P<sub>3</sub> sin (65489/1), 2 P<sup>2</sup> dex (65489/2-3).

#### 3) Chlum 6

**Ochotona sp.:** 1 fragment mandibuly dex s M<sub>1</sub>-M<sub>2</sub> (654910); 1 P<sub>4</sub> sin (CH6-1); 1 maxila sin s P<sup>2</sup>-M<sup>2</sup> (654911); 1 I<sup>1</sup> dex (654912).

**Hypolagus brachygnathus:** 1 fragment mandibuly dex s P<sub>3</sub>-P<sub>4</sub> (6553/7), 1 fragment mandibuly sin s P<sub>3</sub>-M<sub>2</sub> (6553/10), 1 fragment mandibuly sin s P<sub>3</sub>-M<sub>1</sub> (6553/11), 3 P<sub>3</sub> sin (6553/2, 6, 9), 8 P<sub>3</sub> dex (6553/1, 3-5, 8, I-III fragmenty), 4 P<sup>2</sup> sin (6553/35, 36, 40, 41), 4 P<sup>2</sup> dex (6553/34, 37-39).

#### 4) Chlum 8 (CZ)

**Ochotona sp.:** 1 posterolof M<sup>2</sup> sin (CH8-1).

**Hypolagus brachygnathus:** 1 P<sub>3</sub> sin (CH8/4), 4 P<sub>3</sub> dex (CH8/1-3, 5).

#### 5) Lažánky – lom (CZ)

**Hypolagus brachygnathus:** 1 P<sub>3</sub> dex (LZN/1), 1 I<sub>1</sub> sin (LZN/2), 1 M<sub>2</sub> dex (LZN/3), 1 P<sup>4</sup> či M<sup>1</sup> sin (LZN/4).

#### 6) Měňany 2 (CZ)

**Hypolagus cf. brachygnathus:** 2 P<sub>3</sub> sin (Me2/3, 4 fragmenty), 1 P<sub>3</sub> dex (Me2/1), 1 P<sup>2</sup> sin (Me2/2).

#### 7) Měňany 3 (CZ)

**Hypolagus petenyii:** 4 I<sub>1</sub> sin (Me3/20-23), 7 I<sub>1</sub> dex (Me3/24-30), 3 P<sub>3</sub> sin (Me3/3-4, 7), 6 P<sub>3</sub> dex (Me3/1-2, 5-6, 15-16), 1 M<sub>1</sub> dex (Me3/31), 1 M<sub>2</sub> sin (Me3/32), 2 M<sub>2</sub> dex (Me3/33), 4 M<sub>3</sub> sin (Me3/34-37), 1 M<sub>3</sub> dex (Me3/38), 32 fragmentů spodních zubů, 7





I<sup>1</sup> sin (Me3/39-45), 7 I<sup>1</sup> dex (Me3/46-52), 8 P<sup>2</sup> sin (Me3/8-10, 12, 14, 17-19), 3 P<sup>2</sup> dex (Me3/11, 13, 73), 2 P<sup>3</sup> sin (Me3/53-54), 5 P<sup>4</sup> či M<sup>1</sup> sin (Me3/55-59), 1 P<sup>4</sup> či M<sup>1</sup> dex (Me3/60), 3 M<sup>2</sup> sin (Me3/61-63), 9 M<sup>2</sup> dex (Me3/64-72), 14 fragmentů svrchních zubů.

**8) Mladeč 1 (CZ)**

*Hypolagus brachygnathus*: 2 P<sub>3</sub> dex (MLD1/1-2), 1 P<sup>2</sup> dex (MLD1/3);

**9) Mladeč 3 – point [7/10] (CZ)**

*Hypolagus brachygnathus*: 1 P<sub>3</sub> sin (MLD3/1).

**10) Mokrá 1 (CZ)**

*Hypolagus cf. brachygnathus*: 1 P<sub>3</sub> dex (MOK1/H1/1);

**11) Stránská skála (CZ)**

*Hypolagus brachygnathus*: 2 P<sub>3</sub> dex (SS1950, SS2546).

**12) Gombasek (SK)**

*Hypolagus brachygnathus*: 4 P<sub>3</sub> sin (V.24074/1-4), 1 fragment mandibuly dex s I<sub>1</sub>, P<sub>3</sub>, P<sub>4</sub> (V.24074/5), 1 fragment mandibuly dex s P<sub>3</sub>-P<sub>4</sub> (V.24074/6).

**13) Hajnáčka I (SK)**

*Hypolagus petenyii*: 2 P<sub>3</sub> sin (No.65401-2), 1 P<sup>2</sup> sin (No.65351).

**14) Honce (SK)**

*Ochotona horaceki*: 1 lebka bez occipitální části (HN4) [holotyp]; 1 fragment mandibuly dex s P<sub>4</sub>-M<sub>3</sub> (HN6); 1 fragment maxily sin s P<sup>4</sup>, M<sup>1</sup> (HN5); 2 I<sup>1</sup> (HN7, HN8).

**15) Host'ovce 2 (SK)**

*Hypolagus petenyii*: 1 fragment mandibuly dex s I<sub>1</sub>, P<sub>3</sub>-M<sub>1</sub> (HTE/1), 1 fragment mandibuly dex s I<sub>1</sub>, P<sub>4</sub>-M<sub>1</sub> (HTE/2), 1 fragment mandibuly dex s I<sub>1</sub>, P<sub>3</sub>-M<sub>2</sub> (HTE/3), 1 fragment mandibuly dex s P<sub>3</sub>-M<sub>1</sub> (HTE/4), 1 fragment mandibuly dex s I<sub>1</sub>, P<sub>3</sub>-P<sub>4</sub> (HTE/39), 1 fragment mandibuly dex s P<sub>4</sub>-M<sub>2</sub> (HTE/51), 3 I<sub>1</sub> sin (HTE/44-45, 57), 5 P<sub>3</sub> sin (HTE/8-10, 41, 52), 4 P<sub>3</sub> dex (HTE/5-7, 40), 1 talonid P<sub>3</sub> sin (HTE/42), 1 P<sub>4</sub> sin (HTE/58), 2 M<sub>1</sub> dex (HTE/18, 59), 3 M<sub>2</sub> dex (HTE/19, 46-47), 10 fragmentů spodních zubů, 1 fragment maxily dex s P<sup>3</sup>-M<sup>1</sup> (HTE/50), 1 fragment maxily bez zubů (HTE/36), 1 I<sup>1</sup> sin (HTE/17), 4 I<sup>1</sup> sin (HTE/15-16, 55-56), 5 P<sup>2</sup> sin (HTE/11-12, 14, 43, 54), 2 P<sup>2</sup> dex (HTE/13, 53), 1 P<sup>3</sup> sin (HTE/48), 1 P<sup>3</sup> dex (HTE/60), 4 P<sup>4</sup> či M<sup>1</sup> sin (HTE/22-25), 1 P<sup>4</sup> či M<sup>1</sup> dex (HTE/49), 2 M<sup>2</sup> sin (HTE/20, 21), 1 M<sup>2</sup> dex (HTE/61), 1 M<sup>3</sup> dex (HTE/26), 8 fragmentů svrchních zubů.

**16) Ivanovce 1 (SK)**

*Hypolagus petenyii*: 1 P<sub>3</sub> dex (651314/1), 1 P<sup>2</sup> dex (IVN\_2).

**17) Koliňany 1 (SK)**

*Hypolagus cf. brachygnathus*: 1 P<sub>3</sub> sin (KOL1/1).

**18) Koliňany 2 (SK)**

*Ochotona cf. polonica*: 1 fragment mandibuly sin s P<sub>4</sub>-M<sub>3</sub> (KL2/O/6); 1 fragment mandibuly sin s M<sub>2</sub>-M<sub>3</sub> (KL2/O/8); 1 fragment mandibuly dex s M<sub>3</sub> (KL2/O/9); 2 P<sub>3</sub> sin (KL2/O/1, 2); 1 P<sub>4</sub> sin (KL2/O/16); 1 M<sub>1</sub> sin (KL2/O/18); 1 M<sub>2</sub> dex (KL2/O/17); 6 fragmentů spodních zubů (KL2/O/29-34); 1 fragment maxily dex s P<sup>3</sup>-P<sup>4</sup> (KL2/O/7); 5 I<sup>1</sup> sin (KL2/O/38-42); 3 I<sup>1</sup> dex (KL2/O/43-45); 3 fragmenty I<sup>1</sup> (KL2/O/46-48); 2 P<sup>2</sup> sin (KL2/O/3, 4); 1 P<sup>2</sup> dex (KL2/O/5); 6 P<sup>3</sup> sin (KL2/O/10-15); 6 P<sup>4</sup> či M<sup>1</sup> sin (KL2/O/19-23, 25 poškozený); 2 P<sup>4</sup> či M<sup>1</sup> dex (KL2/O/24, 26 poškozený); 2 M<sup>2</sup> sin (KL2/O/27, 28); 3 fragmenty skloviny svrchních zubů (KL2/O/35-37).

**19) Plešivec (SK)**

*Ochotona cf. polonica*: 1 P<sub>3</sub> sin juvenilní (PLC-2); 1 fragment mandibuly sin juvenilní s P<sub>4</sub> (PLC-3); 1 P<sub>4</sub> dex juvenilní (PLC-4); 1 P<sup>2</sup> sin (PLC-1).

**20) Včeláre 3 (SK)**

*Ochotona sp.*: 1 I<sup>1</sup> dex v sedimentu (V3-1).

**21) Včeláre 3A – osyp (SK)**

*Ochotona cf. polonica*: 1 fragment mandibuly dex bez zubů (V3A-1); 1 P<sup>3</sup> sin (V3A-2); 1 P<sup>4</sup> či M<sup>1</sup> sin (V3A-3); 1 M<sup>2</sup> sin (V3A-4).

**22) Včeláre 3B/1 (SK)**

*Ochotona sp.*: 1 fragment mandibuly dex bez zubů (V3B/1-6); 1 M<sub>1</sub> sin (V3B/1-2); 1 M<sub>1</sub> dex (V3B/1-8); 1 M<sub>2</sub> dex (V3B/1-3); 3 fragmenty spodních zubů (V3B/1-4, 5, 10); 1 I<sup>1</sup> sin (V3B/1-7); 1 I<sup>1</sup> dex (V3B/1-11); 1 P<sup>3</sup> dex (V3B/1-1); 1 P<sup>4</sup> či M<sup>1</sup> dex – juvenilní (V3B/1-9).

**23) Včeláre 3/B3 (SK)**

*Hypolagus cf. brachygnathus*: 1 P<sub>3</sub> dex (Vc3/B3/L1), 1 P<sub>3</sub> sin (Vc3/B3/L2), 1 P<sup>2</sup> dex (Vc3/B3/L3).

**24) Včeláre 4/7 (SK)**

*Ochotona sp.*: 1 fragment mandibuly sin s M<sub>2</sub> (V4/7-1); 1 P<sub>3</sub> sin (V4/7-3); 1 I<sup>1</sup> sin (V4/7-4); 1 P<sup>4</sup> či M<sup>1</sup> dex (V4/7-2).

**25) Včeláre 4E (SK)**

*Hypolagus brachygnathus*: 1 fragment mandibuly dex s P<sub>3</sub>-M<sub>3</sub> (Vc4E/L1), 1 fragment mandibuly dex s P<sub>3</sub>-M<sub>2</sub> (Vc4E/L8), 2 fragmenty mandibuly dex a sin s P<sub>3</sub>-P<sub>4</sub> (Vc4E/L3, 4), 2 P<sub>3</sub> dex (Vc4E/L5, 7), 3 P<sub>3</sub> sin (Vc4E/L6, 10, 22), 1 P<sup>2</sup> dex (Vc4E/L11).

**26) Včeláre 5 (SK)**

*Ochotona sp.*: 1 fragment mandibuly sin bez zubů (V5-2); 1 fragment mandibuly dex s P<sub>4</sub>-M<sub>3</sub> (V5-3); 1 fragment větve mandibuly dex (V5-4); 1 I<sup>1</sup> dex (V5-5); 1 P<sup>4</sup> či M<sup>1</sup> dex (V5-1).

*Hypolagus brachygnathus*: 1 P<sub>3</sub> sin (Vc5/4), 1 P<sup>2</sup> sin (Vc5/6), 3 P<sup>2</sup> dex (Vc5/5, 8-9).



**27) Včeláre 6/8 (SK)**

*Hypolagus brachygnathus*: 1 P<sub>3</sub> sin (Vc6/3-1).

**28) Včeláre 7 (SK)**

*Hypolagus cf. brachygnathus*: 1 P<sup>2</sup> dex (Vc7/1).

**29) Včeláre 10 (SK)**

*Ochotona* sp.: 1 P<sub>4</sub> sin (V10-1);

**30) Včeláre 10B (SK)**

*Ochotona* sp.: 1 P<sub>3</sub> sin (V10B-3); 1 P<sup>4</sup> či M<sup>1</sup> sin (V10B-1); 2 P<sup>4</sup> či M<sup>1</sup> dex (V10B-2, 4);  
1 anterolof P<sup>4</sup> či M<sup>1</sup> dex (V10B-5).

*Hypolagus brachygnathus*: 3 P<sub>3</sub> dex (Vc10B/1-3).

**31) Csarnóta 2 (H)**

*Ochotonoma csarnotana*: 1 P<sub>3</sub> sin (V.12775; Vt.117) [holotyp].

**32) Beremend 26 (H)**

*Ochotonoma csarnotana*: Beremend 26/3, 1 P<sub>3</sub> dex, 2 P<sup>4</sup> či M<sup>1</sup> sin, (V.23608/1-3); Beremend 26/5, 2 fragmenty M<sub>2</sub> sin, 1 fragment P<sup>4</sup> či M<sup>1</sup>, (V.23614/1-3); Beremend 26/15, 1 P<sub>3</sub> dex, 1 fragment mandibuly sin s M<sub>2</sub>, 1 I<sup>1</sup> dex, 1 fragment P<sub>4</sub> sin juv., (V.23631/1-4); Beremend 26/16, 1 P<sup>3</sup> sin, 1 I<sup>1</sup> sin, 1 P<sub>4</sub> dex, (V.23642/1-3); Beremend 26/17, 1 fragment maxily dex s P<sup>3</sup>-M<sup>2</sup>, 2 fragmenty P<sup>4</sup> či M<sup>1</sup> sin (V.23655/1-3); Beremend 26/18, 1 P<sub>3</sub> dex, (V.23662/1); Beremend 26/20, 1 I<sup>1</sup> dex, (V.23686/1); Beremend 26/23, 1 fragment mandibuly dex s P<sub>4</sub>-M<sub>3</sub>, 2 fragmenty mandibuly dex a sin s P<sub>4</sub>, 2 fragmenty P<sup>4</sup> či M<sup>1</sup> sin, 1 M<sup>2</sup> sin, (V.23747/1-6); Beremend 26/29, 1 fragmenty P<sup>4</sup> či M<sup>1</sup> sin, (V.23804/1), Beremend 26/31, 1 fragment M<sup>2</sup> dex, (V.23826/1); Beremend 26/34, 1 P<sup>3</sup> dex, 1 fragment P<sup>3</sup> sin, 1 trigonid M<sub>2</sub> sin, (V.23845/1-3); Beremend 26/35, 1 talonid M<sub>1</sub> sin, 1 P<sup>4</sup> či M<sup>1</sup> sin, (V.23856/1-2).

**33) Beremend (H) (sběry T. KORMOSE 1917)**

*Hypolagus petenyii*: 1 P<sub>3</sub> sin (No. Ob/4757) [holotyp].

**34) Villány 3 (H) (Villány-Kalkberg; sběry T. KORMOSE)**

*Hypolagus brachygnathus*: 1 fragment mandibuly sin s I<sub>1</sub>, P<sub>3</sub>-M<sub>3</sub> (No. Ob/3689) [neotyp], 1 juv. fragment mandibuly sin s P<sub>3</sub>-M<sub>3</sub> (No. Ob/3931, V61/1376) [holotyp *Pliolagus beremendensis* Kormos, 1934], 33 mandibul (21 sin, 12 dex) v různém stavu zachování (Ob/3690/1-18, V61/2157/1-4, 6-16), 5 P<sub>3</sub> sin (Ob/4798/1-4, V61/2157/5), 6 P<sub>3</sub> dex (Ob/4798/5-10), 1 fragment lebky s denticí (No. OB/3691), 1 fragment maxily bez dentice (V61/2157/17), 5 P<sup>2</sup> dex (Ob/4798/11-15).

**35) Novopetrovka (UKR)**

*Ochotona antiqua*: 1 fragment mandibuly sin s P<sub>3</sub>-M<sub>2</sub> (no. 2616; 37-239) [lektotyp]; 35 mandibul (11 sin, 24 dex) v různém stavu zachování (NOP21, 22; NOP27-59); 17 P<sub>3</sub> sin (NOP1, 2, 4-8, 10, 13, 14, 17, 19, 20, 23-26); 7 P<sub>3</sub> dex (3, 9, 11, 12, 15, 16, 18); 4 fragmenty maxil sin (NOP62, 64, 65, 68); 8 fragmentů maxil dex (NOP60, 61, 63, 66, 67, 69, 70).

**36) Grebenniky (UKR)**

*Ochotona antiqua*: 1 fragment mandibuly sin s P<sub>4</sub>-M<sub>2</sub> (no. 2618) [paralektotyp].

**37) Frunzovka 1 (UKR)**

*Ochotona antiqua*: 8 P<sub>3</sub> sin (FRA3, 4, 7, 12, 13, 16-18); 10 P<sub>3</sub> dex (FRA1, 2, 5, 6, 8-10, 14, 15).

*Ochotona sp.1*: 1 P<sub>3</sub> sin (FRA11).

**38) Krasnopol (UKR)**

*Pseudobellatona relictata*: 1 P<sub>3</sub> sin (No. 37-2542) [holotyp].

Při studiu výše uvedeného materiálu byly pro srovnávací účely kromě materiálu relevantních recentních i fosilních představitelů Lagomorpha (detailněji viz příslušné přílohy) uložených ve sbírkách HMNH, MAFI, NHMB, NHMK, a ZI RAN použity rovněž i tyto literární zdroje: KHOMENKO (1914), SIMIONESCU (1930), KORMOS (1934), HELLER (1936), SCHREUDEROVÁ (1937), ARGYROPULO & PIDOPLICHKO (1939), OGNEV (1940), KRETZOI (1941), KOWALSKI (1958a, b), DAWSONOVÁ (1961), DEHM (1962), GUREEV (1964), SULIMSKI (1964); SYCH (1965, 1966, 1967a, 1980), BERZI (1967), SHUSHPANOV (1977), TOPACHEVSKY & SKORIK (1977), LUNGU (1981), VAN DE WEERD *et al.* 1982, ZHENG & LI 1982, AGADJANIAN & ERBAJEVA (1983), MELIK-ADAMYAN (1986), FLADERER (1987), QIU (1987), ERBAJEVA (1988, 2003), ERBAJEVA & SHUSHPANOV (1988), POPOV (1988, 2004), ZHOU (1988), TOPACHEVSKY *et al.* (1993), RĂDULESCU & SAMSON (1995), FLADERER & REINER (1996), TERZEA (1997), AVERIANOV & TESAKOV (1998), SEN (1998, 2003), ŮNAYOVÁ & DE BRUIJN (1998), CHALINE *et al.* (2000), ERBAJEVA *et al.* (2001), FLADERER & FIOREOVÁ (2003), FOSTOWICZOVÁ-FRELIKOVÁ (2003, 2007a, b, 2008), ERBAJEVA (2005), ERBAJEVA & ZHENG (2005), ERBAJEVA *et al.* (2006) a MAUL (2007).

**Poznámky ke sběru nového materiálu**

Fosilní materiál z lokalit Chlum 8, Měňany 2, 3, a částečně též Včeláre 5, rovněž i revizní/srovnávací materiál z lokalit Mladeč 3 (bod 7/10) a Betfia (RO), byl získán při terénních paleontologických výzkumech prováděných v letech 2002 až 2007. Fosiliferní sediment (Chlum 8 – 500kg, Měňany 2 – 20kg, 3 – 600kg, Včeláre 5 – 20, Mladeč 3 (bod 7/10) – 30kg a Betfia (RO) – celkově cca 100kg) byl odebírán z jednotlivých fosiliferních výplní s ohledem na příslušný stratigrafický či litologický kontext. Po vysušení byl sediment rozmělněn ve vodě, či v případě více zpevněného sedimentu z lokality Měňany v 3% roztoku peroxidu vodíku, a následně proplaven na sítěch do dvou frakcí 0,5 a 3,0 mm u pliocénního materiálu a jedné frakce 0,8 u pleistocénního materiálu. Z proplaveného koncentrátu byly pak jednotlivé fosilie ručně vybrány pro následné paleontologické zpracování.



## 5. METODIKA ZPRACOVÁNÍ

Obecně používaná terminologie morfologických struktur dentice u Lagomorpha není dosud ustálena. V této práci vycházím z terminologie vypracované ve studiích LÓPEZOVÉ-MARTÍNEZOVÉ (1974a, b, 1976, 1977, 1989) a LÓPEZOVÉ-MARTÍNEZOVÉ & THALERA (1975) a adaptované PALACIEM & LÓPEZOVOU-MARTÍNEZOVOU (1980) a SENEM (1998) pro jednotlivé skupiny Lagomorpha. P<sup>2</sup> a P<sup>3</sup> rodu *Hypolagus* byly zařazeny do morfotypů podle schématu navrženého FLADEREREM (1987) a později doplněného FLADEREREM & REINEREM (1996). Osteologická terminologie uzpůsobená pro Lagomorpha byla v této práci převzata z WIBLEA (2007). Užívání latinského anatomického názvosloví je v souladu s ustanoveními Nomina Anatomica Veterinaria (2005).

Pro studovaný materiál jsou zde definovány metrické charakteristiky. V důsledku velké fragmentárnosti fosilního materiálu řada rozměrů, používaných při studiích recentního materiálu, zde nemohla být využita. Většina použitelných standardních kraniálních a dentálních rozměrů, reflektující fragmentární povahu studovaného materiálu, byla převzata z těchto referenčních zdrojů: OGNEV (1940), CABOŇOVÁ-RACZYŇSKÁ (1964), SYCH (1965), ERBAJEVA (1988, 2001), PALACIOS (1989); některé nové rozměry u Ochotonidae, zejména na lebce, P<sup>2</sup> a P<sup>3</sup> byly doplněny či pozměněny (viz ČERMÁK 2004). Většina prací, zabývajících se studiem Lagomorpha, postrádá přesnou definici jednotlivých kraniodentálních metrických rozměrů, tudíž porovnávání výsledků jednotlivých autorů je velmi problematické. Pro přesnost a jednoznačnost jsou jednotlivé rozměry užívané v této práci definovány jak slovně tak i zakresleny v obrázku.

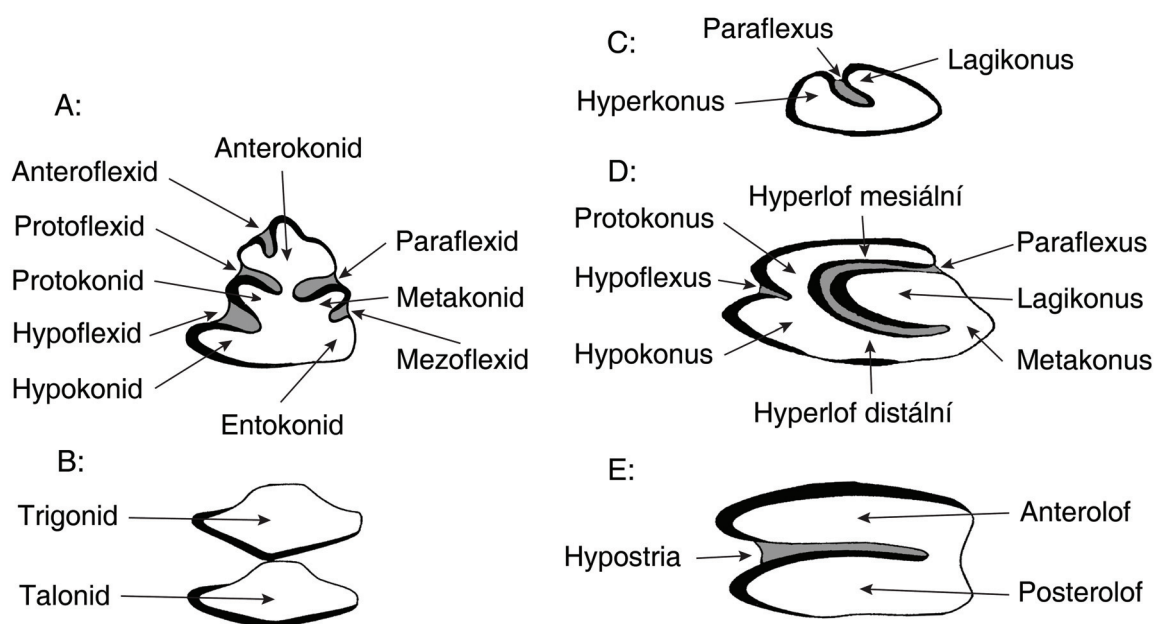
Rozměry na lebce jsem určoval digitálním posuvným měřidlem Kinex s přesností 0,01. Rozměry na mandibule a dentici jsem určoval mikroskopem MBS-10 s měřicím okulárem při zvětšení 16x s přesností 0,05 mm a při zvětšení 56x s přesností 0,015 mm. Pro zmenšení chyby způsobené nepřesností měření, jsem každý rozměr určoval jako aritmetický průměr tří nezávislých měření. Všechny rozměry jsou uvedeny v milimetrech, jejich poměry v procentech. Fotografie jsem vytvořil digitálním fotoaparátem Olympus Camedia C-5060 a editoval v grafickém softwaru Adobe Photoshop 8 CS. Perokresby jsem vytvořil pomocí kreslicího nástavce na mikroskop. Základní deskriptivní statistické charakteristiky jsem vypočetl pomocí statistického softwaru StatSoft Statistika 6.0. Zkratky užívané v textu a tabulkách jsou následující: N – počet studovaných exemplářů, M – aritmetický průměr, OR – meze studovaného souboru (min. – max.), SD – směrodatná odchylka, CV – variační koeficient, FAD/LAD – první/poslední datovaný výskyt taxonu ve studovaném území, P<sup>x</sup>/P<sub>x</sub> (P/p) – svrchní/spodní premolár, M<sup>x</sup>/M<sub>x</sub> (M/m) – svrchní/spodní molár, P2R1 (I<sub>1</sub>), P2R2 (I<sub>2</sub>), P3R1 (I<sub>3</sub>), P3R2 (I<sub>4</sub>), P3R, AR, MR, DR – dentální a mandibulární indexy (definice viz níže). Všechny nomenklatorické akty v předkládané práci (publikované články) jsem provedl v souladu se závaznými ustanoveními Mezinárodních pravidel zoologické nomenklatury (ICZN 1999).



## 5.1. Ochotonidae

### 5.1.1. Terminologie morfologických struktur dentice

Na Obr. (2: A, C, D) je uveden přehled terminologie morfologických struktur okluzních ploch  $P^2$ ,  $P^3$  a  $P_3$  adaptované SENEM (1998) pro pišťuchy skupiny „typu *Ochotona*“ (*sensu* SEN 2003) z terminologie užívané ve výše uvedených studiích LÓPEZOVÉ-MARTÍNEZOVÉ a THALERA. Pro spodní a svrchní molariformní dentici (Obr. 2: B, E) používám obecně ustálenou terminologii navrženou SYCHEM (1965).



**Obr. 2:** Terminologie morfologických struktur dentice studovaných Ochotonidae: **A** –  $P_3$ , **B** –  $M_x$ , **C** –  $P^2$ , **D** –  $P^3$ , **E** –  $M^x$ .

### 5.1.2. Metrika kraniální části skeletu

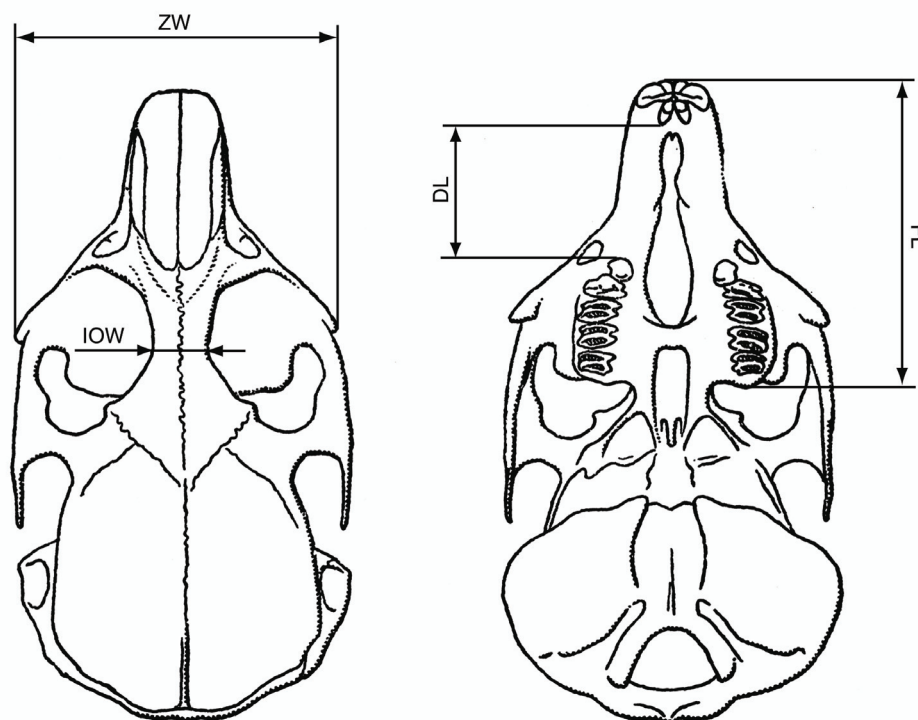
#### Lebka (Obr. 3-6)

Všechny rozměry jsou striktně rostrokaudálního či medio/linguobukálního směru.

- 1. – Zygomatická šířka lebky (ZW):** Vzdálenost mezi nejbukálnějšími body levého a pravého *processus zygomaticus*.
- 2. – Minimální šířka interorbitale (IOW):** Nejmenší mediobukální rozměr.
- 3. – Maximální délka diastemy mezi  $I^2$  –  $P^2$  (DL):** Vzdálenost od nejkaudálnějšího bodu alveolu  $I^2$  k nejrostrálnějšímu bodu alveolu  $P^2$ .

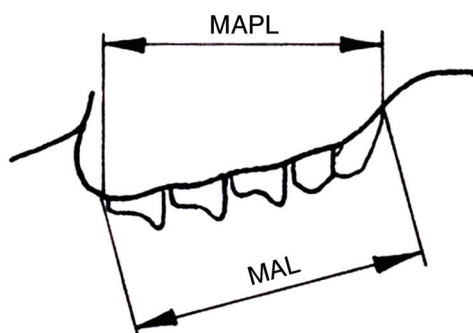


4. – **Délka faciální části lebky (FL):** Vzdálenost od nejrostrálnějšího bodu rostra k nejkaudálnějšímu bodu maxily.



Obr. 3: Metrika lebky Ochotonidae.

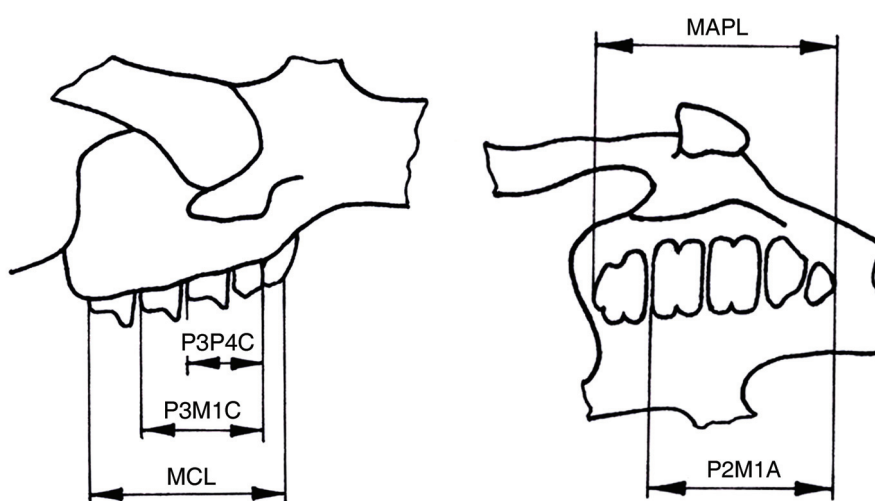
5. – **Maximální alveolární délka  $P^2 - M^2$  (MAL):** Vzdálenost od nejrostrálnějšího bodu alveolu  $P^2$  k nejkaudálnějšímu bodu alveolu  $M^2$  (měřeno v rovině rovnoběžné s rovinou okluzních ploch zubní řady).
6. – **Alveolární délka  $P^2 - M^2$  (MAPL):** Vzdálenost od nejrostrálnějšího bodu alveolu  $P^2$  k nejkaudálnějšímu bodu alveolu  $M^2$  (měřeno v rovině kolmé k dorzoventálnímu průběhu alveolů).



Obr. 4: Metrika maxily Ochotonidae.



7. – **Korunková délka  $P^2 - M^2$  (MCL):** Vzdálenost od nejmesiálnějšího bodu  $P^2$  k nejdíálnějšímu bodu  $M^2$  (měřeno v rovině kolmé k dorzoventálnímu průběhu dentice).
8. – **Alveolární délka  $P^2 - M^1$  (P2M1A):** Vzdálenost od nejrostrálnějšího bodu alveolu  $P^2$  k nejkaudálnějšímu bodu alveolu  $M^1$ .
9. – **Korunková délka  $P^3 - M^1$  (P3M1C):** Měřeno v rovině okluzních ploch, od nejmesiálnějšího bodu korunky  $P^3$  k nejdíálnějšímu bodu korunky  $M^1$ .
10. – **Korunková délka  $P^3 - P^4$  (P3P4C):** Měřeno v rovině okluzních ploch, od nejmesiálnějšího bodu korunky  $P^3$  k nejdíálnějšímu bodu korunky  $P^4$ .



Obr. 5: Metrika maxily Ochotonidae.

Obr. 6: Metrika maxily Ochotonidae.

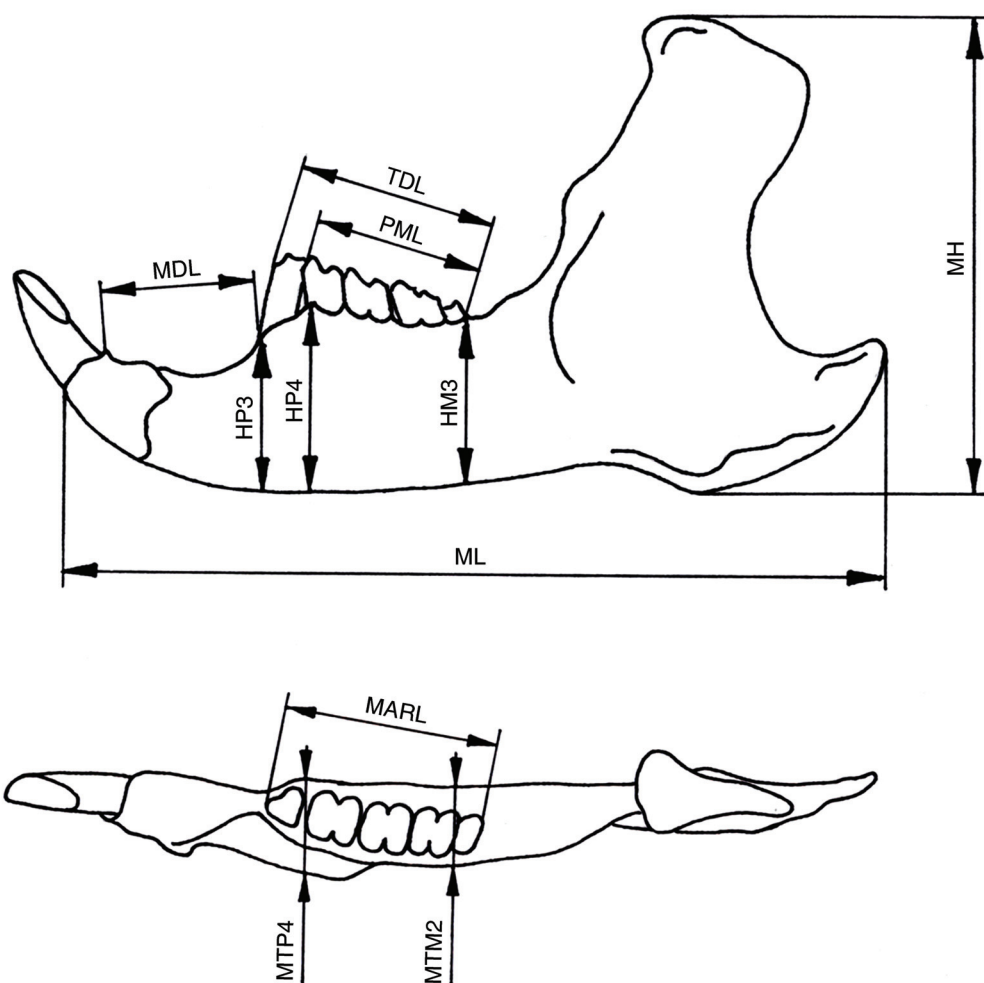
### Mandibula (Obr. 7)

1. – **Největší výška mandibuly (MH):** Měřeno z nejventrálnějšího bodu *angulus mandibulae* do nejdorzálnějšího bodu *caput mandibulae*.
2. – **Výška mandibuly za  $M_3$  (HM3):** Měřeno na linguální straně nejkaudálnějšího bodu alveolu  $M_3$ .
3. – **Výška mandibuly mezi  $P_3$  a  $P_4$  (HP4):** Měřeno na linguální straně.
4. – **Výška mandibuly před  $P_3$  (HP3):** Měřeno na linguální straně.
5. – **Největší délka mandibuly (ML):** Měřeno z bodu ležícího nejrostrálněji na mandibulární symfýze do nejvzdálenějšího bodu na *processus angularis*.





6. – **Největší délka mandibulární diastemy (MDL):** Největší vzdálenost mezi nejrostrálnějším bodem alveolu  $P_3$  a nejkaudálnějším bodem alveolu spodního incisivu.
7. – **Okluzní délka zubní řady  $P_3 - M_3$  (TDL):** Největší vzdálenost mezi nejmesiálnějším bodem okluzní plochy  $P_3$  a nejdíálnějším bodem okluzní plochy  $M_3$ .
8. – **Okluzní délka zubní řady  $P_4 - M_3$  (PML):** Největší vzdálenost mezi nejmesiálnějším bodem okluzní plochy  $P_4$  a nejdíálnějším bodem okluzní plochy  $M_3$ .
9. – **Délka mandibulární alveolární řady (MARL):** Měřeno od nejrostrálnějšiho okraje alveolu  $P_3$  do nejkaudálnějšiho konce alveolu  $M_3$ .
10. – **Tloušťka mandibuly mezi  $M_3$  a  $M_2$  (MTM2):** Největší naměřená linguobukální hodnota kolmého průmětu mandibuly mezi  $M_3$ - $M_2$ .
11. – **Tloušťka mandibuly mezi  $P_4$  a  $P_3$  (MTP4):** Největší naměřená linguobukální hodnota kolmého průmětu mandibuly mezi  $P_4$ - $P_3$ .



**Obr. 7:** Metrika mandibuly Ochotonidae.

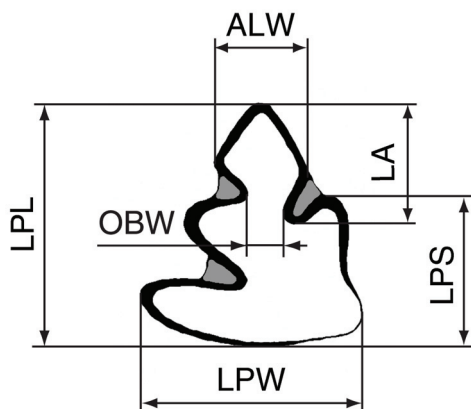


### 5.1.3. Metrika dentice

Nutnou podmínkou pro optimální měření zubu je jeho kolmé postavení vůči rovině měření. Všechny rozměry dentice jsou získány na okluzální ploše zubu v mesiodistálním či linguo/palatobukálním směru. Metrika vychází z prací ERBAJEVY (1988) a ČERMÁKA (2004).

**P<sub>3</sub>** (Obr. 8):

1. – **Délka zubu (LPL)**: Největší mesiodistální rozměr zubu.
2. – **Délka anteriorního segmentu - anterokonidu (LA)**: Největší mesiodistální rozměr anterokonidu měřený na linguální straně zubu (měřeno od mesiálního konce anterokonidu k distálnímu konci zúžení mezi anterokonidem a posterokonidem).
3. – **Délka posteriorního segmentu - posterokonidu (LPS)**: Největší mesiodistální rozměr posterokonidu měřený na linguální straně.
4. – **Šířka anterokonidu (ALW)**: Největší linguobukální rozměr anterokonidu P<sub>3</sub>.
5. – **Šířka zubu (LPW)**: Největší linguobukální rozměr zubu.
6. – **Šířka zúžení mezi anterokonidem a posterokonidem (OBW)**: Nejmenší linguobukální rozměr zúžení mezi anterokonidem a posterokonidem P<sub>3</sub>.



Obr. 8: Metrika P<sub>3</sub> Ochotonidae.

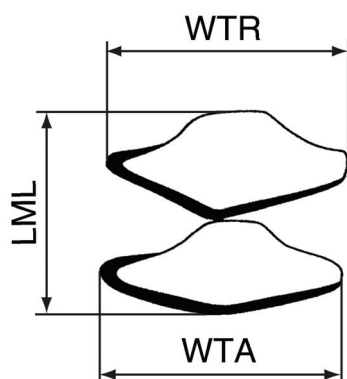
**P<sub>4</sub>, M<sub>1</sub>, M<sub>2</sub>** (Obr. 9):

1. – **Délka zubu (LML)**: Největší mesiodistální rozměr zubu.
2. – **Šířka trigonidu (WTR)**: Největší linguobukální rozměr trigonidu.
3. – **Šířka talonidu (WTA)**: Největší linguobukální rozměr talonidu.

**M<sub>3</sub>**:

1. – **Délka zubu (OLM3)**: Největší mesiodistální rozměr zubu.
2. – **Šířka zubu (OWM3)**: Největší linguobukální rozměr zubu.



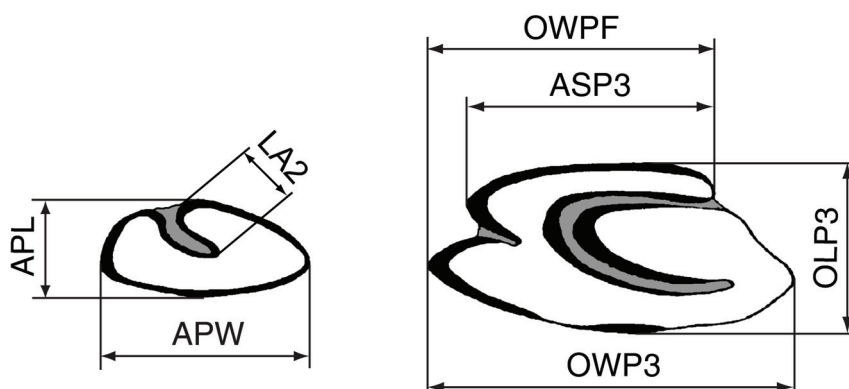
Obr. 9: Metrika  $P_4$ ,  $M_1$ ,  $M_2$  Ochotonidae.

$P^2$  (Obr. 10):

1. – **Délka zubu (APL)**: Největší mesiodistální rozměr zubu.
2. – **Šířka zubu (APW)**: Největší palatobukální rozměr zubu.
3. – **Délka anteroflexu (LA2)**: Největší rozměr v ose flexu.

$P^3$  (Obr. 10):

1. – **Délka zubu (OLP3)**: Největší mesiodistální rozměr zubu.
2. – **Největší šířka zubu (OWP3)**: Největší palatobukální rozměr zubu.
3. – **Paraflexo-protokonusová šířka zubu (ASP3)**: Největší palatobukální rozměr mesiálního segmentu.
4. – **Paraflexo-hypokonusová šířka zubu (OWPF)**: Měřeno od nejpalatálnějšího bodu  $P^3$  k nejbukálnějšímu bodu mesiálního segmentu.

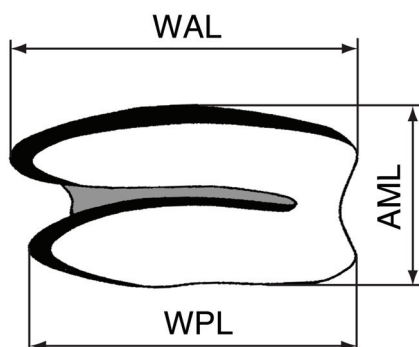
Obr. 10: Metrika  $P^2$  a  $P^3$  Ochotonidae.

$P^4$ ,  $M^1$ ,  $M^2$  (Obr. 11):

1. – **Délka zubu (AML)**: Největší mesiodistální rozměr zubu.
2. – **Šířka anterolofu (WAL)**: Největší palatobukální rozměr anterolofu.



### 3. – Šířka posterolofu (WPL): Největší palatobukální rozměr posterolofu.



Obr. 11: Metrika  $P^4$ ,  $M^1$ ,  $M^2$  Ochotonidae.

#### Pro mandibulu a dentici byly použity tyto indexy:

$P^2$ : P2R1 ( $I_1$ ) – index 1  $P^2$   $[\text{ALP} \cdot 100 / \text{LA}]$   
 P2R2 ( $I_2$ ) – index 2  $P^2$   $[(\text{ALP} \cdot \text{APW} \cdot 100) / \text{LA}]$

$P^3$ : P3R1 ( $I_3$ ) – index 1  $P^3$   $[\text{OWP3} \cdot 100 / \text{ASP3}]$   
 P3R2 ( $I_4$ ) – index 2  $P^3$   $[\text{OWP3} \cdot 100 / \text{OWPF}]$

$P_3$ : P3R – index  $P_3$   $[\text{LPL} \cdot 100 / \text{LPW}]$   
 AR – index anterokonidu  $P_3$   $[\text{ALW} \cdot 100 / \text{LPW}]$

**Mandibula:** MR – mandibulární index  $[\text{HM3} \cdot 100 / \text{MARL}]$   
 DR – index mandibulární diastemy  $[\text{MDL} \cdot 100 / \text{MARL}]$

#### 5.1.4. Nemetrické znaky mandibuly a dentice

Při studiu představitelů čeledi Ochotonidae byly analyzovány zejména tyto nemetrické znaky:

##### Mandibula

1. – **Pozice kaudálního mentálního otvoru:** Definována z bukálního pohledu k příslušným zubům mandibuly.
2. – **Pozice zakončení kaudální (kořenové) části  $I_1$ :** Definována z linguálního pohledu k příslušným zubům mandibuly.
3. – **Pozice a tvar mylohyoidní linie:** Pozice definována z ventrálního pohledu k bukální stěně mandibuly; tvar – (a) mylohyoidní linie zakřivená, (b) mylohyoidní linie nezakřivená.
4. – **Morfologie ventrálního okraje mandibuly:** Definována z bukálního pohledu – (a) mandibula ventrálně zploštělá, (b) mandibula ventrálně vypouklá.



## Dentice

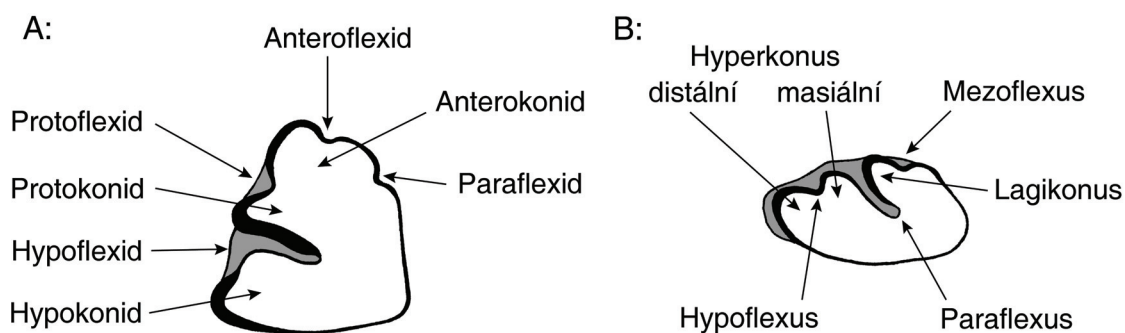
Všechny znaky jsou definovány z okluzálního pohledu.

1. – **Tvar mesiálního konce anterokonidu P<sub>3</sub>**: Anterokonid je (a) zašpičatělý, (b) zakulacený.
2. – **Pozice mesiálního konce anterokonidu P<sub>3</sub>**: Mesiální konec anterokonidu je (a) přibližně v mediální ose zubu, (b) výrazně vychýlen od mediální osy zubu.
3. – **Přítomnost anteroflexidu/ů na anterokonidu P<sub>3</sub>**: Anteroflexid (či anteroflexidy) (a) je přítomen, (b) není přítomen.
4. – **Pozice zúžení mezi antero- a posterokonidem P<sub>3</sub>**: Zúžení je (a) přibližně v mediální ose zubu, (b) výrazně vychýleno od mediální osy zubu.
5. – **Zvrásnění skloviny proto- a/nebo pareflexidu P<sub>3</sub>**: Dané flexidy (a) jsou, (b) nejsou zvrásněny.

## 5.2. Leporidae

### 5.2.1. Terminologie morfologických struktur dentice

Na Obr. 12 je uveden přehled terminologie morfologických struktur okluzních ploch P<sup>2</sup> a P<sub>3</sub> adaptované PALACIEM & LÓPEZOVOU-MARTÍNEZOVOU (1980) pro Leporidae z terminologie užívané ve výše uvedených studiích LÓPEZOVÉ-MARTÍNEZOVÉ a THALERA.



**Obr. 12:** Terminologie morfologických struktur dentice studovaných Leporidae: **A** – P<sub>3</sub>, **B** – P<sup>2</sup>.

### 5.2.2. Metrika dentice

Nutnou podmínkou pro optimální měření zubu je jeho kolmé postavení vůči rovině měření. Všechny rozměry dentice jsou získány na okluzální ploše zubu v mesiodistálním či linguo/palatobukálním směru. Metrika uniformní molariformní dentice je identická s výše definovanou metrikou u Ochotonide. Všechny rozměry jsou definovány podle SYCHA (1965).

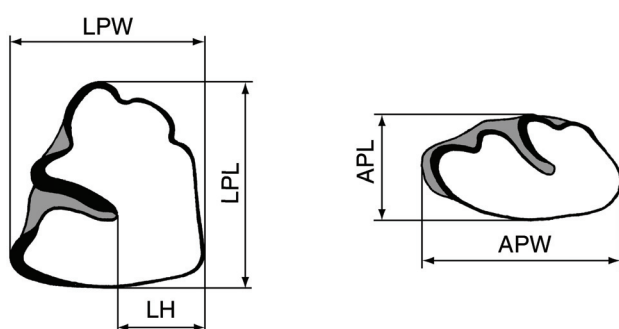


**P<sup>2</sup>** (Obr. 13):

1. – **Délka zubu (APL)**: Největší mesiodistální rozměr zubu.
2. – **Šířka zubu (APW)**: Největší palatobukální rozměr zubu.

**P<sub>3</sub>** (Obr. 13):

1. – **Délka zubu (LPL)**: Největší mesiodistální rozměr zubu.
2. – **Šířka zubu (LPW)**: Největší linguobukální rozměr zubu.
3. – **Prodloužení hypoflexidu (LH)**: Největší linguobukální rozměr mezi linguálním koncem hypoflexidu a linguální hranou zubu.



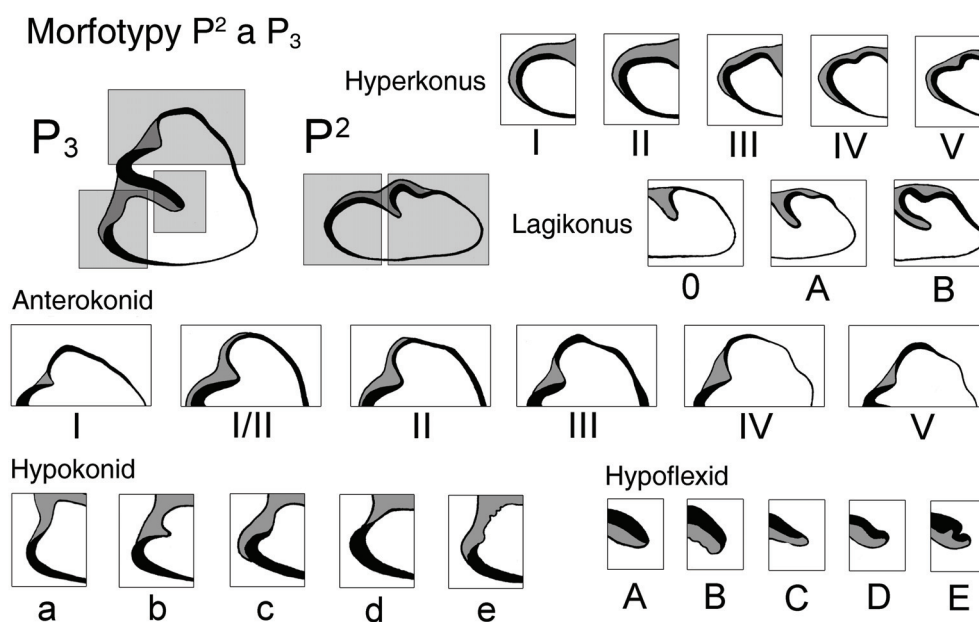
**Obr. 13:** Metrika P<sub>3</sub> a P<sup>2</sup> rodu *Hypolagus*.

### 5.2.3. Morfotypy P<sup>2</sup> a P<sub>3</sub> rodu *Hypolagus*

Na základě výše definovaných morfologických struktur jsou P<sup>2</sup> a P<sub>3</sub> rodu *Hypolagus* zařazeny do morfotypů podle schématu navrženého FLADEREREM (1987) a později doplněného FLADEREREM & REINEREM (1996). Morfologické struktury okluzální plochy zubu definující jednotlivé morfotypy (*sensu* FLADERER 1987, FLADERER & REINER 1996 a FLADERER & FIOREOVÁ 2003), použité rovněž pro výpočet fylogenetického stupně celkového vzorku dentice, jsou tyto: P<sup>2</sup> – (1) morfologie hyperkonu dohromady s délkou hypoflexu („LL-types“ *sensu* FLADERER 1987) a (2) morfologie lagikonu dohromady s délkou mezoflexu („BMR-types“ *sensu* FLADERER 1987); P<sub>3</sub> – (1) morfologie anterokonidu („Trig-types“ *sensu* FLADERER & REINER 1996), (2) morfologie bukální části hypokonidu („Tal- types“ *sensu* FLADERER 1987, mírně modifikováno v této práci) a (3) morfologie linguální části hypoflexidu („MBR-types“ *sensu* FLADERER 1987). Morfotypy hypokonidu „d“ a „e“ (*sensu* FLADERER 1987) jsou zde sloučeny do morfotypu „d“. Hypokonid s anterobukálním zvrásněním skloviny je v této práci vyčleněn do samostatného morfotypu „e“. Modifikované schéma morfotypů je zobrazeno na Obr. 14. Fylogenetický stupeň celkového vzorku dentice je kvantifikován metodou morfodynamických indexů (tj. frekvence jednotlivých tříd je vynásobena příslušným faktorem (*sensu* FLADERER & REINER 1996) k získání morfodynamického indexu) prvně zavedenou RABEDEREM (1983) pro linii *Ursus deningeri-*



*U. spelaeus* (srovnej rovněž s REBEDEREM & TSOUKALOU 1990) a prvně aplikovanou pro studium rodu *Hypolagus* FLADEREREM & REINEREM (1996).



Obr. 14: Morfotypy  $P_3$  a  $P^2$  rodu *Hypolagus*.

### Typy hyperkonu $P^2$ :

- I – nezvrásněn konvexní, bez hypoflexu;
- II – nezvrásněn, mesiálně či mesiobukálně zploštělý, bez hypoflexu;
- III – mírně konkávní, patrný incipientní hypoflexus;
- IV – vyvinut mělký hypoflexus;
- V – hypoflexus relativně hluboký, dobře vyvinutý.

### Typy lagikonu $P^2$ :

- 0 – nezvrásněn konvexní, bez mezoflexu;
- A – vyvinut mělký mezoflexus;
- B – mezoflexus relativně hluboký, dobře vyvinutý.

### Typy anterokonidu $P_3$ :

- I – krátký, trojúhelníkového tvaru;
- I/II – přechodný typ; mesiálně více prodloužený a většinou více zakulacený než typ I;
- II – obdélníkového tvaru, bukolinguálně rozšířený, mesiálně zploštělý;
- III – jako u typu II, avšak s incipientním anteroflexidem, bez paraflexidu;



- IV** – obdélníkového tvaru, bukolinuálně rozšířený, bez anteroflexidu, s incipientním či mělkým paraflexidem;
- V** – obdélníkového tvaru, bukolinuálně rozšířený, s incipientním či mělkým anteroflexidem a paraflexidem.

### Typy hypokonidu P<sub>3</sub>:

- a** – mesiobukálně zašpičatělý – vyvinut tzv. „beremendensis-Kante [hrana]” *sensu* FLADERER (1987);
- b** – bilobulární, s dobře vyvinutým flexidem;
- c** – mesiobukálně konkávní;
- d** – mesiobukálně konvexní, spíše zaoblený;
- e** – mesiobukálně se zvrásněnou sklovinovou stěnou.

### Typy hypoflexidu P<sub>3</sub>:

- A** – jednoduchý s nezvrásněnou sklovinovou stěnou;
- B** – tenká (distální) sklovinová stěna v linguální části hypoflexidu zvrásněna;
- C** – tlustá (mesiální) sklovinová stěna v linguální části hypoflexidu ztenčena, často zahnutá v mesiálním směru;
- D** – tlustá (mesiální) sklovinová stěna v linguální části hypoflexidu neztenčena a zahnutá v mesiálním směru;
- E** – výrazné zvrásnění linguální části hypoflexidu vedoucí až k oddělení sklovinového ostrůvku.



## 6. SOUHRNNÁ DISKUZE A ZÁVĚRY

V taxonomických studiích fosilních zajícovců většina badatelů klade zvýšenou pozornost morfostrukturám  $P^2$  a  $P_3$ , případně mandibul, nesoucích nejvíce diskriminačních znaků (srovnej např. s DICEM 1929, KORMOSEM 1934, HIBBARDEM 1963; RADULESCEM & SAMSONEM 1967; TOBIENEM 1974, 1975, FLADEREREM 1987, ERBAJEVOU 1988, 1994, LÓPEZOVOU-MARTÍNEZOVOU 1989, WHITEEM 1991; WHITEEM & MORGANEM 1995, FLADEREREM & REINEREM 1996, VOORHIESEM & TIMPERLEYEM 1997, SENEM 1998, 2003, FOSTOWICZOVOU-FRELIKOVOU 2003, 2008, aj.). Morfostruktury postkranálního skeletu v taxonomických studiích fosilních zajícovců jsou podstatně méně využívány (viz např. LYON 1904, SYCH 1965, FLADERER 1984 či FOSTOWICZOVÁ-FRELIKOVÁ 2007b). Hlavním důvodem je relativně menší odolnost kostí postkranálního skeletu vedoucí k velké fragmentárnosti daného fosilního materiálu, který je navíc velmi těžko využitelný v případě malých souborů. Ve fosilním záznamu relativně hojnější zuby podléhají destrukčním pochodům výrazně méně, přesto se však nacházejí většinou izolované. Navíc u prvního spodního premoláru –  $P_3$ , tedy taxonomicky nejvýznamnějšího zubu, je relativně vysoká vnitrodruhová variabilita znaků.

Taxonomická klasifikace fosilních zajícovců je rovněž velmi ztížena specifickou povahou morfometrických změn v průběhu ontogeneze. Nedůsledné odlišení ontogeneticky ovlivněných znaků u nedospělých jedinců často vedlo k taxonomicky zkresleným závěrům (viz např. KORMOS 1934, GUREEV 1964, FOSTOWICZOVÁ-FRELIKOVÁ 2008, aj.). V neontologii jsou věková kritéria odlišující nedospělé jedince zajícovců nejčastěji definována např. na stupni osifikace jednotlivých sutur lebky (CABOŇOVÁ-RACZYŇSKÁ 1964, PALACIOS 1989), stupni osifikace epifýz dlouhých kostí (BUJALSKÁ *et al.* 1965), vyvinutí úponu *musculus masseter lateralis profundus* k angulárnímu výběžku mandibuly (KHMELEVSKAYA 1961, BERNSTEIN 1964, BERNSTEIN & KLEVEZAL 1965), počtu rýh na drápech přední končetiny (YURGENSON 1939), stavu srsti (TARASOV 1950), či stavu prsních žláz a reprodukčního systému (KAPITONOV 1961). Nicméně vzhledem k výše uvedené povaze fosilního materiálu je většina těchto kritérií v paleontologii použitelná velmi omezeně či vůbec. Navíc spolehlivost některých výše uvedených znaků není dosud jednoznačně verifikována (srovnej např. s GASHEVEM 1966 a LISSOVSKYM 2004).

Použití zubů pro určování ontogenetického stáří zajícovců je poněkud komplikovanější, nicméně v paleontologii to je mnohdy jediný možný způsob. Studií zabývajících se touto problematikou je výrazně méně. Zub zajícovců představuje komplikovaný soubor řady morfostruktur, jehož evoluce byla svázána s komplexem adaptací zaměřených na zužitkování relativně tvrdé rostlinné potravy. Jednotlivé morfostruktury jsou primárně ovlivňovány několika základními gradienty. Pokus o determinaci takových gradientů vysvětlujících původ a povahu daných morfostruktur v modelu dentice moderních druhů se pokusil SYCH (1977). Na evolučních a ontogenetických změnách dentice se podle SYCHA (1977) podílely/jí gradienty zodpovědné za vývoj a expanzi krescentu, hypostria a





hypsodontie. Maximalizace efektivity tohoto systému si vyžádala vznik doplňkových struktur (např. krenulace, atd.), které jsou výsledkem interference činností předešlých tří gradientů. Znalosti o vzájemných vztazích a vlivech těchto jednotlivých gradientů v průběhu fylogeneze a ontogeneze jsou pro analýzu jednotlivých morfostruktur dentice v kontextu ontogeneze naprosto nezbytné. U miocenních taxonů je ve stavbě jednotlivých dentálních jednotek dobře zřetelná většina těchto morfologických gradientů (SYCH 1977). Nicméně u taxonů vyskytujících se od pliocénu se dentice konsolidovala do velmi uniformního, morfologicky jednotného systému a většina gradientů zodpovědných za tvorbu „archaických“ morfostruktur se vyskytuje už pouze v ranných stádiích ontogeneze (SYCH & SYCHOVÁ 1976).

V průběhu ontogeneze dentice zajícovců lze nicméně stanovit několik obecně platných přelomových fází, na základě kterých lze určit přibližné ontogenetické stáří studovaných jedinců (detailněji viz např. GUREEV & ERBAJEVA 1975, SYCH & SYCHOVÁ 1976, AVERIANOV & TESAKOV 1997, LISSOVSKY 2004). (1) Individua stáří do 1-1,5 měsíce<sup>5</sup> mají mléčné zuby charakterizované přítomností jednoznačně archaických znaků jako jsou: brachyodontie, přítomnost kořenů, krescentu, atd. Okluzální plocha  $P_3$  je rozdělena do třech, téměř oddělených segmentů. (2) Přibližně ve stáří 1,5 měsíce dochází k výměně dentice a to nejčastěji v tomto pořadí  $P_4 - (P_3 - P^4) - (P^3 - P^2)$  *sensu* LISSOVSKY (2004). Právě prořezaný permanentní  $P_3$  je zřetelně kónický s neabradovanou okluzální plochou, s posterokonidem zřetelně rozděleným do dvou samostatných segmentů. (3) V průběhu 1,5-4 měsíce ontogeneze přecházejí zuby postupnou abrazí z kónického do definitivního prizmatického stádia. V průběhu této konverze se morfologie okluzální plochy liší od kořenové. Toto ontogenetické stádium vývoje zubů skýtá pro taxonomické interpretace nejvíce úskalí a jeho nepochopení vedlo mnohdy k mylným interpretacím. Na okluzi může být přítomna řada archaických struktur (např. mezoflexid u Leporidae), které nejsou vyvinuty po celé délce zubu, a mizí až v průběhu abraze, kdy zub již nemusí být kónický. Tudíž je nezbytné studovat dané zuby jak z okluzální tak i z kořenové části. V průběhu této konverze dochází rovněž i k drobnějším změnám v morfologii i u ostatních struktur přítomných po celé délce zubu – např. tvaru a proporcím anterokonidu, orientaci proto- a paraflexidu, atd. Nicméně tyto změny nelze generalizovat, jsou taxonově specifické (konkrétní případy jsou diskutovány v následujících kapitolách). Zhodnocení taxonomické relevance těchto změn závisí na zkušenostech daného badatele, kde nutnou nikoli však postačující podmínkou je znalost evoluce jednotlivých znaků u archaických fosilních forem v kontextu ontogeneze a variability znaků u forem recentních. (4) Individua starší 4 měsíců mají dentici prizmatického tvaru kde se okluzální morfologie v podstatě neliší od kořenové. V tomto období již nedochází k zásadním morfologickým změnám dentice. Z těchto důvodů je odlišení subadultních individui od adultních na základě zubů velmi problematické. V případě velkých souborů se mohou tato subadultní stádia recentních taxonů lišit v proporcích lebky (LISSOVSKY 2004). Nicméně obecným

<sup>5</sup> Hodnoty absolutního ontogenetického stáří jsou průměrné (orientační) a u jednotlivých recentních taxonů se mohou mírně lišit.





charakteristickým rysem typickým pro subadultní představitele zajícovců tohoto období, a to zejména čeledi Leporidae, je značná velikostní variabilita/rozdíly při zachování téměř neměnné morfologie.

Na základě znalosti výše uvedených skutečností, lze i z relativně omezeného fosilního materiálu získat řadu taxonomicky relevantních poznatků. Nicméně vzhledem k omezenosti znaků plynoucí z povahy fosilního záznamu, musí být tyto používány ve vzájemných kombinacích a v kontextu rozpětí jejich vnitrodruhové a ontogenetické variability. Rovněž nemůžeme předpokládat, že všechny exempláře nesou všechny znaky použité při diagnóze. Výše zmíněným skutečností byla proto v maximální možné míře podřízena determinační a interpretační strategie, kterou jsem v této práci uplatňoval.

## 6.1. Taxonomie

### 6.1.1. Pišťuchy spodního pliocénu (ruscin) Evropy

Nejstaším jednoznačně prokazatelným představitelem rodu *Ochotona* v Evropě je *O. antiqua*. Na základě detailní analýzy nového fosilního materiálu ze spodnoruscinských (MN 14) lokalit Novopetrovka a Frunzovka 1 (jižní Ukrajina) a revize typového materiálu *O. antiqua* (viz Příloha I), v souladu s ARGYROPULEM & PIDOPLICHKEM (1939), GUREEVEM (1964), AGADJANIANEM & ERBAJEVOU (1983), ERBAJEVOU (1988, 1994), ERBAJEVOU & SHUSHPANOVEM (1988) a AVERIANOVEM & TESAKOVEM (1998), je původní koncept samostatného druhového statusu *O. antiqua*, tak jak jej prvně navrhl ARGYROPULO & PIDOPLICHKO (1939), v této práci plně podporován. Daný taxon je jednoznačně charakterizován těmito diskriminačními znaky: (1) středními rozměry; (2) subtilní mandibulou s ventrálně zaobleným okrajem, výraznými výčnělky v oblasti zakončení  $I_1$  a výrazně bukálně posunutou mylohyoidní suturou; (3) velkým a relativně širokým anterokonidem  $P_3$ , jednoduché morfologie a většinou mesiálně zašpičatělým; a (4) výrazným zúžením mezi anterokonidem a posterokonidem  $P_3$  umístěným symetricky k ose zubu. Nicméně je nezbytné uvést několik poznámek k tomuto spodnoplIOCennímu taxonu.

Velmi omezený fosilní materiál *Ochotona ursui*, který je k dispozici pouze z typové lokality Malușteni (Rumunsko) neumožňuje bližší srovnání s *O. antiqua*, je tedy velmi obtížné určit taxonomickou relevanci zde stanovených rozdílů mezi těmito taxony (viz Příloha I). V každém případě, odvozenost stanovených znaků u *O. ursui* (Příloha I) je v souladu s nižším stářím typové lokality, datované do svrchního ruscinu, MN 15a (TERZEA 1997). Navíc z geograficky a stratigraficky blízké lokality Berești je k dispozici *Pliolagomys* cf. *gigas* (RĂDULESCU & SAMSON 1995), tedy jednoznačně odvozený taxon typický pro lokality svrchního ruscinu až viláně jižní Ukrajiny (TOPACHEVSKY & SKORIK 1977, AGADJANIAN & ERBAJEVA 1983, ERBAJEVA 1988, NESIN & NADACHOWSKI 2001). Společný výskyt s *O. antiqua*, typického taxonu pro spodní ruscin (MN 14), dosud nebyl věrohodně prokázán



(srovnej s NESINEM & NADACHOWSKIM 2001). V bohatém fosilním materiálu rodu *Pliolagomys* ze svrchnoruscinské lokality Oděské katakomby (jižní Ukrajina) se mi rovněž nepodařil prokázat výskyt *O. antiqua* (ČERMÁK, unpubl. data). Nicméně vzhledem k absenci podrobnějších studií o pišťuchách z konkrétních jihoukrajinských lokalit nemůže být LAD *O. antiqua* prozatím jednoznačně stanoven. S ohledem k otázce statusu *O. ursui* se tak naskýtají dvě alternativní hypotézy: (1) *O. antiqua* a *O. ursui* jsou dva samostatné druhy (možnost, že nominální taxon *O. ursui* představuje subadultní individuum rodu *Pliolagomys* rovněž není vyloučena), (2) nominální taxony *O. antiqua* a *O. ursui* představují jeden druh. Bohužel bez dalšího materiálu *O. ursui*, nelze v tuto chvíli žádnou z obou hypotéz jednoznačně potvrdit či vyvrátit. Původní status *O. ursui* jako samostatného druhu je zde proto zachován, nicméně je považován za provizorní řešení.

Popis druhu *Ochotona pseudopusilla* GUREEV *et* SCHEVTSCHENKO in GUREEV, 1964 splňuje požadavky článku 13 (ICZN 1999). Nicméně v tuto chvíli, vzhledem k absenci typového materiálu *O. pseudopusilla* a s ohledem k popisu nedostačujícímu k náležitému srovnání s relevantními taxony (srovnej s GUREEVEM 1964), není možné jednoznačně potvrdit či vyvrátit taxonomickou validitu tohoto taxonu jako samostatného druhu (viz Příloha I). Typový exemplář *O. pseudopusilla* pochází z lokality Ukrainskij Trostjanec (= Novopetrovka, REKOVETS in ČERMÁK & REKOVETS in press) tedy typové lokality *O. antiqua*. V této souvislosti je třeba připomenout, že žádné znaky uvedené GUREEVEM a SCHEVTSCHENKOVOU (in GUREEV 1964) nejsou jednoznačně diskriminační (srovnej s Přílohou I), je tedy velmi pravděpodobné, že *O. pseudopusilla* představuje pouze mladší synonymum k *O. antiqua*. V každém případě řešení této otázky předpokládá relevantní materiál, který zatím není k dispozici. Proto původní status *O. pseudopusilla* GUREEVA a SCHEVTSCHENKOVÉ (in GUREEV 1964) jako samostatného druhu je zde rovněž zachován, nicméně je opět považován za provizorní řešení.

Provedená revize nominálního taxonu *Pseudobellatona relictata* (viz Příloha I) známého pouze z typové lokality Krasnopol (jižní Ukrajina; spodní ruscín, MN 14) nepotvrzuje blízkou příslušnost ke spodno až středně miocénním druhům rodu *Bellatona* DAWSON, 1961 známým ze střední a východní Asie (*contra* TOPACHEVSKY *et al.* 1993). Je evidentní (Příloha I), že okluzní morfologie jediného známého exempláře ( $P_3$ ), nalezeného mezi velkým množstvím exemplářů rodu *Ochotona* (TOPACHEVSKY *et al.* 1993: 163), vykazuje výrazně odvozenější znaky (viz Příloha I) než je tomu u známých představitelů rodu *Bellatona* (srovnej s DAWSONOVOU 1961, ERBAJEVOU 1988, ZHOUEM 1988, a QIUEM 1996). Daný zub se rovněž mírně podobá svojí velikostí a morfologií (viz Příloha I) některým exemplářům *Bellatonoides eroli* SEN, 2003 z valleských lokalit oblasti Sinap Tepe, Turecko (SEN 2003: Fig. 7.5.). Nicméně vezmeme-li v potaz všechny dostupné poznatky o taxonu *Pseudobellatona relictata* (tj. zejména stáří a geografická poloha typové lokality, výrazně delší protoflexid  $P_3$  vyplněný cementem, a anterokonid  $P_3$  s konkávními anteriorními stěnami a výrazně zašpičatělým vrcholem), je velmi pravděpodobné, že studovaný exemplář náleží spíše (1) k aberantnímu



exempláři *O. antiqua* než (2) k odvozené formě rodu *Bellatonoides*. Bohužel přesnější taxonomická determinace je prozatím nemožná. Na základě získaných poznatků daný exemplář nemůže být řazen do rodu *Hypolagus* (srovnej s AVERIANOVEM 1998; viz Přílohy I a V). Každopádně, ve shodě s AVERIANOVEM 1998, je možno konstatovat, že na základě takto omezeného a diskutabilního fosilního záznamu je vyslovení robustní hypotézy o přežití bazálních forem pišťuch „skupiny *Ochotona*“ sensu SEN (2003) do spodního pliocénu (MN 14) na území jižní Ukrajiny (TOPACHEVSKY *et al.* 1993) velmi předčasné. Na základě provedené revize nominální taxon *Pseudobellatona relicta* považují za taxon *incertae sedis* v rámci kladu *Ochotonidae sensu stricto – sensu SEN (2003)*; příslušnost k aberantní formě *O. antiqua* je velmi pravděpodobná a v této práci podporována.

Jeden exemplář pišťuchy ( $P_3$  sin, FRA11) ze spodnoruscinské (MN 14) lokality Frunzovka 1 se výrazně liší od ostatních zde studovaných nálezů *O. antiqua* z této lokality. Na základě jeho znaků (tj. odlišná velikost či proporce  $P_3$ , výrazně zúžený anteokonid  $P_3$ , výrazně odlišná orientace para- a protoflexidu  $P_3$ ) ho nelze koidentifikovat s žádným dosud popsaným druhem (srovnej s Přílohou I). Je velmi pravděpodobné, že se jedná o nový druh rodu *Ochotona*. Nicméně stávající studie (Příloha I) ukázala, že vnitrodruhová variabilita  $P_3$  u *O. antiqua* je velmi vysoká, tudíž není vyloučeno, že tento jediný zub představuje extrémní morfotyp  $P_3$  druhu *O. antiqua*. Z těchto důvodů daný exemplář stanovují jako *Ochotona* sp.1, a případné prokázání nového druhu bude předmětem následujících studií.

V kontextu s výše uvedenými skutečnostmi, se zřetelem na nepatrné odlišnosti v morfologii  $P_3$ , pišťuchy ze spodnoruscinské (MN 14 sensu AVERIANOV & TESA KOV 1998) lokality Kosyakino (Stavropolský region, jižní Rusko) determinované AVERIANOVEM & TESA KOVEM (1998) jako *Ochotona* cf. *antiqua* korespondují blízce se základními diskriminačními znaky *O. antiqua* (viz Příloha I), a jsou v této práci řazeny do tohoto druhu. Odlišná situace se dá předpokládat u nálezů pišťuch z ruscinské (MN 14/15, kučurgan/moldavan sensu MELIK-ADAMYAN *et al.* 1988) lokality Nurnus (Arménie) uváděné MELIK-ADAMYANEM (1986) jako *Ochotona* ex gr. *antiqua*. První spodní premoláry –  $P_3$ , uváděné MELIK-ADAMYANEM (1986; Figs. 4-7) jsou zřetelně menší, než u typické *O. antiqua* (Příloha I). Morfologií anterokonidu a paraflexidu  $P_3$  jsou dané exempláře téměř identické s některými morfotypy u *Ochotonoma csarnotana* známé z ruscinských (MN 15) lokalit Çalta, Muselievo a Ciuperceni 2 (TERZEA, 1997, SEN 1998, POPOV 2004). Není vyloučeno, že tyto podobnosti jsou výsledkem konvergentní evoluce. V každém případě, vzhledem k velmi malému souboru tohoto taxonu, signifikantní rozložení  $P_3$  morfotypů není dosud známo. Navíc detailní morfometrická charakteristika mandibul nebyla MELIK-ADAMYANEM (1986) podána, tudíž náležité srovnání s mandibulami *Ochotonoma csarnotana* rovněž není možné. Složení doprovodné savčí mikrofauny z lokality Nurnus (MELIK-ADAMYAN 1986, MELIK-ADAMYAN *et al.* 1988) rovněž neumožňuje jednoznačnou stratigrafickou korelaci, tudíž původní korelace MELIK-ADAMYANA (in MELIK-ADAMYAN *et al.* 1988) k hranici kučurgan/moldavan (MN 14/15) je zde provizorně akceptována. Vzhledem k výše uvedeným



skutečností původní determinace MELIK-ADAMYANA (1986) jako *Ochotona ex gr. antiqua* je zde podmíněně akceptována, nicméně příslušnost daných nálezů k *Ochotonoma csarnotana* je velmi pravděpodobná, na základě stávajícího publikovaného materiálu však neprokazatelná.

Na základě detailní analýzy nového fosilního materiálu ze svrchnoruscinské (MN 15b) lokality Beremend 26, jižní Maďarsko a revize typového materiálu druhu *Ochotonoma csarnotana* (KRETZOI, 1959) ze svrchnoruscinské (MN 15b) lokality Csarnóta 2, jižní Maďarsko (viz Příloha II), v souladu s AGADJANIANEM & ERBAJEVOU (1983), ERBAJEVOU (1988), ERBAJEVOU & ZHENGEM (2005), ERBAJEVOU *et al.* (2003), LYCHEVEM & SAVINOVEM (1974), POPOVEM (2004), SENEM (2003), TERZEOU (1997), TJUTKOVOU (1992), TJUTKOVOU & KAIPVOU (1995), TOPACHEVSKYM & SKORIKEM (1977), ŪNAYVOU & DE BRUIJNEM (1998), VAN DE WEERDEM *et al.* (1982) a ZHENGEM & LIEM (1982), je SENŪV (1998) koncept svrchnoruscinské pišťuchy střední velikosti a komplikovaným symetrickým anterokonidem  $P_3$  jako samostatného rodu *Ochotonoma* v této práci plně podporován. Druh *O. csarnotana* je jednoznačně charakterizován těmito diskriminačními znaky: (1) malými až středními rozměry; (2) výrazně robustní a relativně zkrácenou mandibulou s ventrálně zaobleným okrajem, výraznými výčnělky v oblasti zakončení I a bukálně posunutou mylohyoidní suturou; (3)  $P_3$  s komplikovanou morfologií anterokonidu často s anteroflexidy vyplněnými cementem; (4) symetricky umístěným zúžením mezi antero- a posterokonidem  $P_3$ ; a (5) nezvrásněným proto- a paraflexidem  $P_3$  (detailněji viz Příloha II).

Studované nálezy ze svrchnoruscinských lokalit jižního Maďarska nepochybně náleží jednomu druhu (viz Příloha II). Velikostí a morfologií  $P_3$  jednoznačně spadá do variability paleopopulací známých ze svrchního ruscinu (MN 15) jihovýchodní Evropy a Blízkého východu (srovnej s TERZEOU 1997, SENEM 1998, ŪNAYVOU & DE BRUIJNEM 1998 a POPOVEM 2004). Nicméně některé morfologické a metrické odlišnosti v některých paleopopulacích byly zjištěny, avšak bez vysledovatelných trendů. Doklady z lokalit Csarnóta 2, Beremend 26, Ciuperceni 2 (Rumunsko) a Apolakkia (Řecko) mají  $P_3$  více zúžený, formy z lokalit Csarnóta 2, Muselievo (Bulharsko), Apolakkia, Ortalica (Turecko) a K m rl k Dere (Turecko) mají nepatrně větší rozměry. U nálezů  $P_3$  z evropských lokalit není vyvinutý mezoflexid narozdíl od nálezů z Blízkého východu, kde se v řadě případů vyskytuje (např. 21% (N = 14) v souboru z lokality  alta; SEN 1998). Nicméně taxonomický význam této morfostruktury je diskutabilní. Podle LISSOVSK HO (2004) je p itomnost mezoflexidu pouze d sledkem nedokon en  ontogenetick  p em ny zubu do jeho definitivn ho prizmatick ho st dia, na druhou stranu v ak jsou uv ad ny i dosp l  jedinci n kter ch fosiln ch i recentn ch druh , kde je tato morfostruktura d bře patrna (např. REKOVETS 1985, ERBAJEVA 1988 a LISSOVSKY 2004). Nicmén  vzhledem k velmi vysok  variabilit  znak  na  $P_3$  u t chto fosiln ch pi  uch a k mozaikovit mu v skytu ancestr ln ch i odvozen ch znak  pro Lagomorpha typick mu (srovnej např. s AVERIANOVEM & TESAKOVEM 1997),  adn  z v y e



uvedených skutečností (detailněji viz Příloha II) není dostatečně robustním důkazem samostatného druhového postavení nominálních taxonů *Ochotonoma anatolica* SEN, 1998 z lokality Çalta (Turecko) a *O. ortalicensis* (ÜNAY *et* DE BRUIJN, 1998) z lokality Ortalica (Turecko). Argument odlišného stáří lokality Çalta (SEN *in litt*) nelze v této souvislosti akceptovat, neboť velmi nejednoznačná taxonomická determinace ojedinělých a fragmentárních výskytů představitelů čeledi Cricetidae FISCHER, 1817 (tj. *Mimomys gracilis* (SEN 1976, 1977) vs. *M. davakosi* (VAN DE WEERD *et al.* 1982, SEN 1998)) a celkové složení stávající doprovodné savčí mikrofauny z této lokality umožňuje korelaci pouze se svrchním ruscinem, MN 15 (SEN 1998, SEN 2003) a tudíž příslušnost k savčí zóně MN 15a nelze jednoznačně potvrdit. Vzhledem k výše uvedeným skutečnostem (podrobněji viz Příloha II) nominální taxony *Ochotonoma anatolica* SEN, 1998 a *O. ortalicensis* (ÜNAY *et* DE BRUIJN, 1998) jsou zde považovány za mladší subjektivní synonyma *Ochotonoma csarnotana* (KRETZOI, 1959).

Odlišnou situaci lze předpokládat u nálezů z lokalit Sürsürü (Turecko), Apolakkia, a Kömürlük Dere (Turecko). Morfologií či proporcemi  $P_3$  se výrazně liší od ostatních známých nálezů rodu *Ochotonoma* (viz Příloha II). Je velmi pravděpodobné, že dané nálezy představují dva samostatné druhy tohoto rodu (srovnej s VAN DE WEERDEM *et al.* 1982, ÜNAYOVOU & DE BRUIJNEM 1998 a SENEM 1998, 2003). Nicméně stávající nepočtený materiál neumožňuje věrohodné stanovení nových druhů a proto jsou nálezy provizorně determinovány jako *Ochotonoma* sp. 1 (Apolakkia a Kömürlük Dere) a *Ochotonoma* sp. 2 (Sürsürü). Pišťuchy ze svrchnomiocenní lokality Songshan 1, Čína, provincie Gansu (ZHENG & LI 1982) odpovídají základním diskriminačním kritériím rodu *Ochotonoma*, následující SENA (1998), je tento taxon řazen v této práci rovněž do tohoto rodu, narozdíl od pišťuchy ze svrchnomiocenní lokality Lingtai, Čína, provincie Gansu (ERBAJEVA & ZHENG 2005), která reprezentuje nejspíše nedospělého jedince rodu *Ochotonoides* (podrobněji viz Příloha II).

### 6.1.2. Pišťuchy plio/pleistocénu (sv. vilán až sp. bihar) Evropy

Kromě zde popsaného druhu *Ochotona horaceki* ČERMÁK, 2004 z biharské (Q1/Q2) lokality Honce (detailněji viz Příloha IV) byly ve fosilním záznamu nejsvrchnějšího viláně až spodního biharu (MN 17 – Q1) Evropy popsány 4 nominální taxony: *Ochotona polonica* SYCH, 1980; *O. valerotae* ERBAJEVA, MONTUIRE *et* CHALINE, 2001; *O. dehmi* ERBAJEVA, 2005; a *O. zabiensis* FOSTOWICZ-FRELIK, 2008. Nicméně taxonomickou relevancí posledních třech zmiňovaných taxonů nelze jednoznačně v této práci verifikovat a to zejména z těchto důvodů: (1) V době řešení této problematiky jsem objektivně neměl přístup ke studiu holotypu nominálního taxonu *O. polonica* SYCH, 1980 v dočasném držení L. FOSTOWICZOVÉ-FRELIKOVÉ. (2) Polský materiál rodu *Ochotona* byl ve zpracování, tudíž nemohl být zahrnut do této práce. Nominální taxon *O. zabiensis* byl popsán L. FOSTOWICZOVOU-FRELIKOVOU v roce 2008, tudíž z časového hlediska nebylo lze provést revizi jeho názvového typu. (3)





Nepublikovaný materiál rodu *Ochotona* z maďarské lokality Osztramos 3 (svrchní viláň, MN 17) je naprosto nezbytný k řešení daného problému, nicméně jeho podstatná část je nyní ve zpracování L. FOSTOWICZOVÉ-FRELIKOVÉ a do jeho publikování, respektující dohody s kurátorem sbírek HMNH, se k němu nemohu a nebudu vyjadřovat. Tento materiál bude zahrnut do následných revizí (ČERMÁK in prep 1).

Navíc z práce FOSTOWICZOVÉ-FRELIKOVÉ (2008) samotné nelze získat jednoznačnou představu o názvových typech, ani o ostatním materiálu který determinuje jako *Ochotona polonica* a *O. zabiensis*, neuvádí rovněž ani některé elementární doprovodné informace. Rozměry holotypu nominálního taxonu *O. polonica* udávané FOSTOWICZOVOU-FRELIKOVOU (2008: 72; P<sub>3</sub>: L x W = 1,83 x 1,58) se výrazně liší od rozměrů v původní práci popisu udávané SYCHEM (1980: 58; L x W = 1,43 x 1,27), tuto skutečnost však nijak nediskutuje. Narozdíl od FOSTOWICZOVÉ-FRELIKOVÉ (2008), SYCH (1980) udává též rozměry i ostatních zubů na mandibule holotypu a tyto nejsou nijak odlehlé od daného P<sub>3</sub>, včetně pro rod *Ochotona* typické přibližně shodné šířky posterokonidu P<sub>3</sub> a trigonidu P<sub>4</sub>. Všechny rozměry holotypu udávané SYCHEM (1980), odpovídající známým velikostním proporcím dentice k mandibule (srovnej s ČERMÁKEM 2003, 2004 a 2007), se velikostně nevychylují od ostatních exemplářů typové série později revidované FOSTOWICZOVOU-FRELIKOVOU (2008), kde jí udávané rozměry holotypu představují extrémní hodnoty zjištěných intervalů. Správnost měření FOSTOWICZOVÉ-FRELIKOVÉ (2008) nelze potvrdit či vyvrátit ani ze zobrazení, rozdíly jí naměřených hodnot od hodnot mnou odečtených z obrázku se v některých případech blíží až k 50% (viz např. zub na Obr. 3: K); neodpovídají ani vzájemné proporce zubů. V kontextu s výše uvedenými rozpory FOSTOWICZOVÁ-FRELIKOVÁ (2008) neudává jednoznačně rozměry holotypu nominálního taxonu *O. zabiensis*, tudíž mnou odečtená hodnota (L x W = 1,38 x 1,30; Obr. 7: graf; srovnej s výše uvedenými hodnotami) neumožňuje věrohodné zhodnocení taxonomické relevance vyčlenění samostatného druhu *O. zabiensis*. Navíc u holotypu a ani zbylého materiálu z typové lokality (nezařazen do typové série) není jednoznačně specifikován nálezový kontext. Vzhledem k níže diskutované povaze tohoto materiálu se však jedná o velmi důležitý údaj. Z práce FOSTOWICZOVÉ-FRELIKOVÉ (2008: 74) jednoznačně vyplývá pouze fakt že daný materiál pochází ze dvou různých nivó<sup>6</sup>; 3 P<sub>3</sub> z „faunového společenstva A“ a 6 P<sub>3</sub> z „faunového společenstva B“ – o které konkrétní zuby jde, nespecifikuje. Na základě obecně akceptované stratigrafické korelace I. HORÁČKA (in BOSÁK *et al.* 1982), precizované a potvrzené na základě studia dalšího materiálu

<sup>6</sup> FOSTOWICZOVÁ-FRELIKOVÁ (2008: 72) uvádí toto členění („A“ a „B“) s odkazem na BOSÁKA *et al.* (1982). Nicméně BOSÁK *et al.* (1982) rozlišují 2 fosiliferní výplně (II a III) v rámci kterých zde I. HORÁČEK rozlišuje 4 rozdílná nivó/společenstva (pravděpodobně různé fáze jednoho či více glaciálních cyklů; HORÁČEK in BOSÁK *et al.* 1982), z výplně II však neuvádí žádný materiál rodu *Ochotona*. V pozdějších výzkumech A. SZYMKIEWICZ rozlišuje 10 fosiliferních poloh/vzorků (6, 9C, 10, 10B, 12, 12A, 17, 20, 81/1 a 81/2; NADACHOVSKI 1990), které paralelizuje se členěním I. HORÁČKA takto: a = 9C, b = 10 a 10B, c = 12 a 12A, d = 17 (A. SZYMKIEWICZ pers. comm. in NADACHOVSKI 1990). Dvě odlišná společenstva/nivó „A“ a „B“ vyčleňuje až NADACHOVSKI (1998), které paralelizuje s dřívějšími členěními takto: společenstvo A = poloha 17 a vzorky 81/1 a 81/2; společenstvo B = vrstvy 6 až 12A.



NADACHOVSKIM (1990, 1998), je zřejmé, že tyto nálezy spadají do spodních fází biharu, stupně mokrá-betfia (srovnej rovněž s NADACHOVSKIM 1989), tedy že jsou mladší než zde studovaný materiál z lokalit Koliňany 2 a Plešivec a zároveň minimálně část (faunové společenstvo ?B) je starší než Chlum 6, Holštejn či Včeláre 4 (viz Příloha III), avšak jakékoliv kontaminace či jiné stáří nelze vyloučit. V každém případě z práce FOSTOWICZOVÉ-FRELIKOVÉ (2008) samotné není zřejmé z jakých konkrétních výzkumů daný materiál pochází (I. HORÁČKA, A. SZYMKIEWICZE či jiných), rovněž tak zůstává nejasný stratigrafický a paleoekologický kontext konkrétních zubů.

Fosilní materiál ( $P_3$ :  $N = 9$ ) z lokality Jaskinia Żabia řazený FOSTOWICZOVOU-FRELIKOVOU (2008) do samostatného druhu *O. zabiensis* je však morfologicky a metricky velmi variabilní. Jednoznačně se v něm vyskytují nedospělí jedinci. Zuby F a G (FOSTOWICZOVÁ-FRELIKOVÁ 2008; Obr. 6) zobrazené z okluzálního a kořenového pohledu vykazují výraznou kónicitu; v prvním případě je rozdíl velikostí okluzální části ku kořenové cca 40% (získáno z obrázku) a jedná se o stádium právě prořezaného zubu ve velmi ranném stupni abraze s rudimentárním anterokonidem (srovnej s LISSOVSKYM 2004 a ČERMÁKEM *et al.* 2006). Ostatní zuby jsou zobrazeny pouze z okluzálního pohledu, nicméně řada z nich (FOSTOWICZOVÁ-FRELIKOVÁ 2008; Obr. 6: B, D, H) vyazuje jednoznačné morfologické znaky (viz níže) typické pro nedospělá stádia ontogeneze. U žádného zubu (včetně holotypu) v daném souboru nelze jednoznačně prohlásit, že náleží individuu staršímu 4 měsíců (*sensu* LISSOVSKY 2004). Přestože FOSTOWICZOVÁ-FRELIKOVÁ (2008: 76) správně formálně konstatuje, že „... *characters should always be analyzed with intra-specific and ontogenetic variability in mind, the approach not infrequently neglected in the research on the Plio-Pleistocene ochotonids. The occlusal surface of tooth changes significantly in the first few months of an animal's life and until the tooth walls are parallel, the measurements can vary* (LISSOVSKY 2004).“, výše uvedené skutečnosti však nijak nediskutuje ani nekonstatuje.

Přes výše uvedené skutečnosti však rozměry jednotlivých morfostruktur získané z okluzálních ploch zubů (FOSTOWICZOVÁ-FRELIKOVÁ 2008: 72) použila pro morfometrická srovnání a statistickou analýzu. Nicméně je evidentní, že rozměry a morfologie jednotlivých struktur zubu se při konverzi do definitivního prizmatického stádia výrazně mění. U většiny nedospělých pišťuch majících velký anterokonid  $P_3$  (např. *O. antiqua* a *O. polonica*) je anterokonid v ranných stádiích konverze výrazně mesiálně zkrácen s konkávními stěnami (není však pravidlem), proto- a paraflexid jsou orientovány téměř kolmo k mesiodistální ose zubu; srovnej se zuby uváděné FOSTOWICZOVOU-FRELIKOVOU (2008: Obr. 6: B, D). V průběhu postupující abraze/ontogeneze se anterokonid prodlužuje (šířka zůstává relativně konstantní) a zároveň proto- a paraflexid se orientují postupně více distálně (ČERMÁK unpubl. data). V průběhu této konverze dochází i ke změnám v poměru délky a šířky zubu (srovnej např. se zubem zobrazeným FOSTOWICZOVOU-FRELIKOVOU 2008: Obr. 6: G). V důsledku těchto změn v průběhu ontogeneze dochází k největším změnám v poměrech L/W anterokonidu a L postero-/anterokonidu. Není tedy překvapující, že na základě testování





významnosti rozdílů jí naměřených hodnot mezi *O. polonica* a *O. zabiensis* (ostatní relevantní druhy se liší výrazně) pomocí Studentova t-testu výše uvedené poměry vychází jako statisticky nejvíce významné (FOSTOWICZOVÁ-FRELIKOVÁ 2008: 77). Nicméně tyto rozdíly (rovněž i vysoká variabilita) jsou však nepochybně způsobené přítomností juvenilních exemplářů s nedokončenou ontogenetickou přeměnou zubu v definitivní prizmatické stádium a jsou tudíž taxonomicky irelevantní.

Na základě zhodnocení všech dostupných informací je taxonomické vyčlenění *Ochotona polonica* SYCH, 1980 (typová lokalita Zamkova Dolna, MN 17) jako samostatného druhu plně opodstatněné a je akceptováno/podporováno i v této práci. Tento taxon je jednoznačně diskriminován od ostatních taxonů plio-pleistocénu Evropy těmito znaky: (1) – většími rozměry (zejména  $P_3$ ); (2) – větším anterokonidem  $P_3$  (s výrazným zúžením mezi antero- a posterokonidem); a (3) složitější morfologií  $P^2$  (srovnej se SYCHEM 1980, FOSTOWICZOVOU-FRELIKOVOU 2008 a Přílohou III této práce). Nicméně vzhledem ke skutečnostem uvedeným v bodech 1-3 úvodního odstavce této kapitoly (str. 45-46) a s ohledem (a) k výše diskutovaným nesrovnalostem v rozměrech holotypů *Ochotona polonica* SYCH, 1980 a *O. zabiensis* FOSTOWICZ-FRELIK, 2008, (b) k nejasnému nálezovému kontextu u konkrétních exemplářů *O. zabiensis* FOSTOWICZ-FRELIK, 2008 pocházejících z typové lokality Jaskinia Żabia a (c) k neuvedení řady důležitých charakteristik v původní práci popisu *O. zabiensis* FOSTOWICZ-FRELIK, 2008 (např. morfologie mylohyoidní sutury, morfologie kořenové části  $P_3$ , atd.) není zde možné jednoznačně zhodnotit taxonomickou relevanci vyčlenění *O. zabiensis* jako samostatného druhu. Na základě stávajících publikovaných poznatků *O. zabiensis* sdílí s *O. polonica* řadu taxonomicky významných znaků, jako (i) velký a široký anterokonid  $P_3$ , (ii) výrazné zúžení mezi antero- a posterokonidem a (iii) robustní nízkou mandibulu s ventrálně zploštělým okrajem a nevýraznými výčnělky v oblasti zakončení I. Na druhé straně menší okluzální rozměry  $P_3$  a anterokonidu  $P_3$ , odlišné okluzální proporce  $P_3$  a anterokonidu/posterokonidu  $P_3$ , či mírně odlišná okluzální orientace paraflexidu  $P_3$  považované FOSTOWICZOVOU-FRELIKOVOU (2008) pro daný materiál za taxonomicky diskriminační, považuji v tomto případě za charakteristiky jednoznačně ontogeneticky podmíněné a taxonomicky irelevantní (viz diskuze výše). Z těchto důvodů zde preferuji hypotézu, že – „Nominální taxon *Ochotona zabiensis* FOSTOWICZ-FRELIK, 2008 je mladším subjektivním synonymem nominálního taxonu *Ochotona polonica* SYCH, 1980“, nicméně ji prozatím nemohu věrohodně potvrdit ani vyvrátit. Původní status *O. zabiensis* FOSTOWICZ-FRELIK, 2008 je zde proto zachován, avšak je považován za velmi provizorní řešení. Nálezy rodu *Ochotona* ze svrchnoviláňských (MN 17) lokalit Koliňany 2, Plešivec a Včeláre 3A, nesou jednoznačně výše uvedené diskriminační znaky *O. polonica* (srovnej též se SYCHEM 1980 a Přílohou III této práce), nicméně do objasnění taxonomického statusu *O. zabiensis* je determinuji provizorně jako *Ochotona cf. polonica*. Holotyp nominálního druhu *O. dehmi* ERBAJEVA, 2005 (typová lokalita Schernfeld, MN 17) svými rozměry a morfologií (viz ERBAJEVA 2005) spadá jednoznačně do známého intervalu variability *O. polonica* (srovnej se



SYCHEM 1980, FOSTOWICZOVOU-FRELIKOVOU 2008 a Přílohou III této práce) a tudíž synonymizace nominálního druhu *O. dehmi* ERBAJEVA, 2005 s nominálním druhem *O. polonica* SYCH, 1980 provedená FOSTOWICZOVOU-FRELIKOVOU (2008) se zdá být opodstatněná a je akceptována i v této práci. Tyto závěry rovněž podporuje i stáří (MN 17) těchto nominálních taxonů. Nicméně je nezbytné konstatovat, že u *O. dehmi* je k dispozici pouze 1 P<sub>3</sub> (holotyp) a 5 molariformních zubů.

Poněkud komplikovanější je situace u *Ochotona valerotae* ERBAJEVA, MONTUIRE *et* CHALINE, 2001 ze spodnobiharské (Q1) lokality Les Valerots. FOSTOWICZOVÁ-FRELIKOVÁ (2008) považuje názvový typ (P<sub>3</sub>: L x W = 1,20 x 1,10, P3R = 109; jediný P<sub>3</sub> z typové lokality) tohoto taxonu za subadultní individuum náležející druhu *O. polonica*. Vzhledem k odlišnému stáří (Q1) než u ostatních dosud známých představitelů *O. polonica* (MN 17) stanovuje tento taxon jako mladší chronosubspecii k *O. polonica* (FOSTOWICZOVÁ-FRELIKOVÁ 2008: 72, 73, 80); a zároveň, svrchnobiharské (Q2) nálezy z lokality Varbeshnitsa, Bulharsko (P<sub>3</sub>: L x W = 1,17 x 1,12, P3R = 104,5; jediný P<sub>3</sub> z lokality) řadí do „biharského druhu“ *O. zabiensis*. Nicméně v zařazení dvou morfologicky a metricky téměř identických nálezů do dvou, FOSTOWICZOVOU-FRELIKOVOU (2008) formálně<sup>7</sup> morfometricky jednoznačně definovaných a vymezených, taxonů je patrně několik zjevných rozporů. (1) Poměr délek postero-/anterokonidu<sup>8</sup> (dle FOSTOWICZOVÉ-FRELIKOVÉ (2008: 77) jeden z nejvíce indikativních znaků) je u P<sub>3</sub> z Varbeshnitsy 140 zatímco u *O. zabiensis* z typové lokality uvádí (P<sub>3</sub>: min-M-max = 158-191-226; N = 9) a u *O. polonica* z typové lokality uvádí (P<sub>3</sub>: min-M-max = 119-138-152; N = 7). P3R obou zubů spadají do výrazně se překrývajících intervalů variabilit jak *O. polonica* tak *O. zabiensis* (FOSTOWICZOVÁ-FRELIKOVÁ 2008). (2) Rozměry P<sub>3</sub> (holotyp) *O. valerotae* jsou L x W = 1,20 x 1,10, zatímco u *O. polonica* z typové lokality jsou dle FOSTOWICZOVÉ-FRELIKOVÉ (2008): L – min-M-max = 1,30-1,56-1,83 a W = 1,25-1,38-1,56; N = 8. Tuto skutečnost vysvětluje pouze tvrzením, že „... holotype is apparently subadult specimen, judging from the given drawings and the original diagnosis, mentioning a shallow groove [mezoflexid] in the lingual margin ...“. Nicméně v ERBAJEVĚ *et al.* (2001) není k dispozici jediná indicie, která by jednoznačně ukazovala na subadultního jedince, samotní autoři tento exemplář za subadultní individuum nepovažují. FOSTOWICZOVÁ-FRELIKOVÁ (2008) zmiňuje explicitně pouze výskyt mezoflexidu na P<sub>3</sub> jako kritérium subadultního stádia. Nicméně relevance této morfostruktury je diskutabilní (viz výše). Mezoflexid se u recentních druhů rodu *Ochotona* sice vyskytuje převážně v subadultních stádiích a do dospělosti reziduálně přetrvává jen v některých případech (srovnej např. LISSOVSKY 2004; u *O. dauurica* a *O. alpina*); avšak u fosilních archaických forem tohoto rodu je tato morfostruktura manifestována u jednoznačně dospělých jedinců velmi často (viz. ČERMÁK 2007 = Příloha II; ČERMÁK & REKOVETS in press = Příloha I) a není nijak ontogeneticky podmíněna. Tudíž tento znak nemůže být věrohodně použit jako ontogenetické

<sup>7</sup> Taxonomická relevance jednotlivých znaků a status nominálního taxonu *O. zabiensis* je diskutován výše.

<sup>8</sup> dtto



kritérium. Navíc FOSTOWICZOVÁ-FRELIKOVÁ (2008) při popisu *O. zabiensis* a revizi *O. polonica* toto kritériu zjevně neaplikuje; v jí studovaném materiálu (lokality Zamkova Dolna, Jaskinia Mamutowa WE7 B, Kielniki 3A a 3B, a Jaskinia Żabia) se tato struktura vyskytuje u 17 zubů z 20 (FOSTOWICZOVÁ-FRELIKOVÁ 2008: Figs. 3, 6) – srovnej s výše diskutovanou povahou tohoto materiálu. Kromě toho, v případě, že by se jednalo u exempláře z Les Valerots o subadultní stádium, daný zub by mimo jiných znaků měl být při těchto okluzních rozměrech zřetelně kónický.

Na základě údajů POPOVA (1988) a ERBAJEVY *et al.* (2001) a na základě závěrů ČERMÁKA (2004, = Příloha IV) jednoznačně podpořenými novými informacemi uvedenými v Příloze III, náležejí biharské (Q1 – Q2) nálezy z lokalit Les Valerots, Holštejn (velmi pravděpodobně i z lokality Včeláre 5) a Varbeshnitsa nepochybně jednomu taxonomickému taxonu. Všechny tyto nálezy sdílejí téměř identické metrické a morfologické charakteristiky (viz POPOV 1988, ERBAJEVA *et al.* 2001, ČERMÁK 2004 (= Příloha IV) a Příloha III této práce) jednoznačně spadající do intervalů variabilit daných znaků definovaných na bohatém materiálu z Holštejnu (viz Příloha III). Vzhledem k relativně malým rozptylům naměřených hodnot odpovídajícím přibližně hodnotám u ostatních více poznanych fosilních i recentních druhů rodu *Ochotona*, rovněž i vzhledem k minimální morfologické variabilitě, je přítomnost pouze subadultních individuí z Holštejnu téměř vyloučena. Na základě velikostí  $P_3$  k příslušným alveolům u recentní *O. pusilla* je možné na materiálu z Holštejnu odhadnout z alveolů přibližné velikosti  $P_3$  takto:  $P_3 - OR: L \times W = 1,08-1,24 \times 0,99-1,12$ ;  $P3R - OR = 103-115$ ;  $N = 22$  (ČERMÁK in prep 2). Nicméně vzhledem ke skutečnostem uvedeným v bodech 1-3 úvodního odstavce na str. 45-46 a vzhledem k dosud nezrevidovanému biharskému (Q1 – Q2) materiálu z maďarských lokalit není možné věrohodně zhodnotit taxonomicko-nomenklatorický status tohoto taxonu. Bez následných revizí není možné tuto problematiku věrohodně uzavřít, a tudíž tyto taxony provizorně determinuji jako *Ochotona* sp. „morfologické skupiny *valerotae*“.

Zde popsáný druh *Ochotona horaceki* ČERMÁK, 2004 z biharské (Q1/Q2) lokality Honce, Slovensko (detailněji viz Příloha IV) je jednoznačně diskriminován od relevantních taxonů kombinací těchto znaků: (1) malými rozměry; (2) výrazně zúženou lebkou; (3) výrazně zúženým interorbitale s výraznými rýhami; (4)  $P_2$  jednoduché morfologie s krátkým anteroflexem; (5)  $P^4$  s výrazně prodlouženým posterolofem; a (6) výrazně zkráceným  $P_3$ /alveolem (podrobněji viz Příloha IV). FOSTOWICZOVÁ-FRELIKOVÁ (2008) rovněž i v tomto případě dané exempáře prohlašuje za subadultní a řadí je do druhu *O. pusilla*. Nicméně zde opět není dispozici jediná indicie, která by jednoznačně podporovala její závěry. FOSTOWICZOVÁ-FRELIKOVÁ (2008: 80) navíc zaměňuje holotyp a paratyp jednoznačně definované v práci popisu (ČERMÁK 2004: 666), tudíž níže budu krátce komentovat pouze taxonomicko-nomenklatoricky relevantní argumenty, o které svá krajně sporná tvrzení opírá. (1) „... cranial measurements are lower by approximately 12% at the most ...“ FOSTOWICZOVÁ-FRELIKOVÁ (2008: 80): Lagomorpha obecně jsou velmi konzervativní



skupinou a při diskriminaci je třeba hodnotit morfometrické znaky jako celek s ohledem na proporční charakteristiky fenotypu. Některá měření mohou splňovat výše uvedený výrok, FOSTOWICZOVÁ-FRELIKOVÁ (2008: 80) však neuvádí která. K každém případě šířka dané lebky (včetně interorbitale) je vně známého intervalu variability *O. pusilla* ( $N_{(fos.)} = 49$ ,  $N_{(rec.)} = 57$ ; ČERMÁK in prep 3), zatímco délka rostra (*sensu* OGNEV 1940) odpovídá délce průměrného dospělého jedince *O. pusilla*. V průběhu ontogeneze se rostrum prodlužuje (nedospělí jedinci ho mají výrazně zkrácené) ve vztahu k relativně konstantní šířce lebky. V případě že by se jednalo o nedospělého jedince *O. pusilla*, při dané šířce lebky by rostrum muselo být výrazně kratší. Navíc od *O. pusilla* se daná lebka jednoznačně liší více zaoblenou dorzální částí, výskytem výrazných rýh na frontale, odlišným rostrokaudálním průběhem zygomatických oblouků a odlišnou morfologií zygomatického výčnělku. (2) „...*This* [young ontogenetic stage] *is additionally confirmed by the complete lack of nasals and the strongly marked frontal suture, which tends to obliterate in adult specimens. ...*“ FOSTOWICZOVÁ-FRELIKOVÁ (2008: 80): (a) – Absence nasálních kostí svědčí pouze o tom, že se jedná o extrémně fragilní strukturu, která se, stejně jako occipitální část, v případě zachování lebky vyskytuje pouze v extrémně výjimečných případech. Jedná se o tafonomicky podmíněnou skutečnost. Navíc obvodová morfologie nasale (u některých taxonů taxonomicky diskriminativní znak) je manifestována dorsální morfologií premaxily. (b) – Sutura na frontale mizí/(je plně osifikována) pouze v pokročilých fázích ontogeneze. Souhlasím se závěry LISSOVSKÉHO (2004), že stupeň osifikace lebky a uzavírání příslušných sutur v ranějších stádiích ontogeneze (tj. odlišení subadultních jedinců od adultních) nemůže být aplikován pro věkovou determinaci a relevantní jsou pouze měnící se proporce lebky. Tudíž přítomnost sutury na frontale (zvýrazněné navíc rudohnědým sintrem, který byl z povrchu kosti odpreparován) svědčí pouze o tom, že se nejedná o vysloveně senilního jedince. V každém případě, vzhledem k faktické délce života ve volně žijících populacích a rovněž i způsobu akumulace většiny tafocenóz (vývržky dravců), se s těmito jedinci ve fosilním záznamu téměř nesetkáváme.

### 6.1.3. *Hypolagus* z území Česka a Slovenska

Na základě detailní analýzy (Příloha V) stávajícího fosilního materiálu čeledi Leporidae z území Česka a Slovenska byl prokázán výskyt rodu *Hypolagus* na 22 pliocénních až plestocénních (svrchní ruscin – svrchní bihar) lokalitách. Ve studovaném materiálu vystupují jednoznačně dvě fenotypové entity<sup>9</sup>, které se rovněž liší svým stratigrafickým kontextem. Taxonomická determinace materiálu z lokalit Hajnáčka I, Host'ovce 2, Ivanovce 1 a Měňany 3 (MN 15b – 16a) do *Hypolagus petenyii* ČERMÁK *et* FLADERER sp. nov. na základě diskriminačních kritérií – (1) krátký anterokonid P<sub>3</sub> trojúhelníkového tvaru [morfotyp I], (2)

<sup>9</sup> Nomenklatorické důvody pro užívání jmen *Hypolagus petenyii* ČERMÁK *et* FLADERER sp. nov. (srovnej s poznámkou č. 15 pod čarou na str. 58) a *H. brachygnathus* (KORMOS, 1930) jsou diskutovány v kapitole 6.2.3.



zašpičatělá mesiobukální část hypokonidu  $P_3$  [morfortyp a] a (3) zakulacený hyperkonus  $P^2$  bez hypoflexu [morforty I]; rovněž i materiálu z lokalit Chlum 4, 6, 8, Gombasek, Holštejn, Lažánky 2, Mladeč 1, 3, Stránská skála a Včeláře 4E, 5, 6/8, 10B (Q1 – Q2) do *Hypolagus brachygnathus* (KORMOS, 1930) na základě přítomnosti odvozených morfortypů  $P_3$  (II-V, b-e) a  $P^2$  (IV-V a B) je jednoznačná a v plném souladu se studii FLADERERA (1987), FLADERERA & REINERA (1996), FLADERERA & FIOREOVÉ (2003) a FOSTOWICZOVÉ-FRELIKOVÉ (2003, 2007a). Avšak odlišná situace je u materiálu z lokalit Měňany 2, Mokrý 1, Koliňany 1 a Včeláře 3/B3, 7. Vzhledem k velmi malým souborům či nejistému stáří lokalit či přítomnosti relativně méně odvozených morfortypů než u typických biharských představitelů druhu *H. brachygnathus* neumožňuje materiál z těchto lokalit jednoznačnou druhovou determinaci. Navíc stávající znalosti taxonomických a paleobiogeografických vztahů mezi středoevropskými taxony svrchního viláně až nespodnějšího biharu jsou velmi neúplné. Nicméně vzhledem k morfortypům, které jsou k dispozici v daném materiálu, je velmi pravděpodobné, že tyto nálezy náleží spíše do druhu *Hypolagus brachygnathus*. V každém případě robustnější závěry bude možno provést pouze na základě dalšího materiálu, a tudíž nálezy z lokalit Měňany 2, Mokrý 1, Koliňany 1 a Včeláře 3/B3, 7 jsou zde provizorně determinovány jako *Hypolagus cf. brachygnathus*.

#### 6.1.3.1. Typový materiál taxonů rodu *Hypolagus*

Přestože ve fosilním záznamu pliocénu až pleistocénu střední Evropy vystupují jednoznačně dvě fenotypové entity rodu *Hypolagus*, věrohodné určení taxonomické příslušnosti názvových typů některých nominálních druhů v rámci tohoto rodu, nezbytné k vyřešení nomenklatorických otázek, nebylo dosud provedeno. Ve stávající práci (viz Příloha V) byla provedena taxonomická revize veškerého dostupného typového materiálu (včetně materiálu s ním souvisejícího) s následným taxonomickým určením daných názvových typů. Levý fragment mandibuly s  $P_3$ - $M_3$  (No. Ob/3689) z vilánské (MN 17) lokality Villány-Kalkberg, designovaný v této práci jako neotyp (viz Příloha V = ČERMÁK in press) nominálního druhu *Lepus brachygnathus* KORMOS, 1930 (= holotyp nominálního druhu *Hypolagus brachygnathus* KORMOS, 1934) je obecně považován na základě taxonomicky diskriminačních znaků  $P_3$  (viz FLADERER 1987) a mandibuly (viz FOSTOWICZOVÁ-FRELIKOVÁ 2007a) za odvozenou formu rodu *Hypolagus* (srovnej rovněž s FLADEREREM & REINEREM 1996, FLADEREREM & FIOREOVOU 2003, FOSTOWICZOVOU-FRELIKOVOU 2003). Tyto závěry jsou plně podporovány v této práci (viz Příloha V). Avšak zde provedená taxonomická zjištění u názvových typů nominálních taxonů *Pliolagus*<sup>10</sup> *beremendensis* KORMOS, 1934 a *Pliolagus tothi* KRETZOI, 1941 nepodporují závěry FLADERERA (1987) a FOSTOWICZOVÉ-FRELIKOVÉ (2003). Oba nominální taxony jsou provizorně FLADEREREM (1987) a definitivně

<sup>10</sup> Neopodstatněnost vyčlenění samostatného rodu *Pliolagus* KORMOS, 1934 byla prvně doložena SYCHEM (1965), který tento rod synonymizuje s rodem *Hypolagus* DICE, 1917. Jeho závěry jsou dodnes, rovněž i v této práci, jednoznačně akceptovány.





FOSTOWICZOVOU-FRELIKOVOU (2003) považovány za primitivní formu rodu *Hypolagus*. Nicméně P<sub>3</sub> holotypu (fragment levé mandibuly s P<sub>3</sub>-M<sub>3</sub>, No. Ob/3931) nominálního druhu *Pliolagus beremendensis* KORMOS, 1934 z viláňské (MN 17) lokality Villány-Kalkberg je charakterizován na okluzální i kořenové ploše výrazně rozšířeným anterokonidem (morfortyp I/II-II) a zaoblenou bukální částí hypokonidu (morfortyp c-d), tedy jednoznačně odvozenými morfortypy typickými pro odvozené formy tohoto rodu (srovnej s FLADEREREM 1987, FLADEREREM & REINEREM 1996 a Přílohou V). Tato skutečnost je evidentní rovněž i u ostatních exemplářů KORMOSOVÝCH sběrů z této lokality (tj. materiál No. Ob/3690 (1-15), No. Ob/4798 (1-12) ze sbírek MAFI; a V61/2157<sup>11</sup> (1-8) ze sbírek HMNH; N = 30), kde jsou tyto morfortypy k dispozici téměř výhradně, zatímco jednoznačně definovatelné morfortypy P<sub>3</sub> „I“ a „a“, typické pro primitivní formu rodu *Hypolagus*, v tomto materiálu nejsou vůbec zastoupeny. Výskyt relativně hlubokého mezoflexidu na P<sub>3</sub> tohoto holotypu (viz Příloha V) je způsoben nedokončenou ontogenetickou transformací zubu, tato struktura mizí postupnou abrazí v dospělejších stádiích ontogeneze (srovnej s AVERIANOVEM & TESAKOVEM 1997). Lektotyp (P<sub>3</sub>), designovaný v této práci (viz Příloha V = ČERMÁK in press), nominálního druhu *Pliolagus tothi* KRETZOI, 1941 z biharské (stupeň betfia) lokality Betfia 5 (Rumunsko) je rovněž charakteristický rozšířeným anterokonidem (navíc se známkami incipientního anteroflexidu a paraflexidu; morfortyp V) a zaoblenou bukální částí hypokonidu (morfortyp c-d). Tato skutečnost je jednoznačně podporována též složením morfortypů P<sub>3</sub> u ostatních fosilních souborů (sbírky MAFI, HMNM a autorův srovnávací materiál z lokality in situ) z jednotlivých stejně starých nalezišť lokality Betfia, kde se vyskytují výhradně odvozené P<sub>3</sub> morfortypy I/II-V a b-d typické pro *H. brachygnathus* (KORMOS, 1930). Na základě výše uvedených skutečností nominální taxony *Pliolagus beremendensis* KORMOS, 1934 a *Pliolagus tothi* KRETZOI, 1941 reprezentují ve skutečnosti odvozenou formu rodu *Hypolagus* a jsou zde tedy synonymizovány s druhem *Hypolagus brachygnathus* (KORMOS, 1930) – *contra* FOSTOWICZOVÁ-FRELIKOVÁ (2007a: 550); srovnej s nomenklatorickým kontextem diskutovaným v následující kapitole.

## 6.2. Nomenklatorické závěry

### 6.2.1. Druhové jméno „antiqua“

Jméno „antiqua“ bylo prvně použito PIDOPLICHKEM (1938: 124) jako nový poddruh druhu *Ochotona pusilla*. Přestože řada autorů, např. ARGYROPULO & PIDOPLICHKO (1939), GUREEV (1964), AGADJANIAN & ERBAJEVA (1983), ERBAJEVA (1988), ERBAJEVA & SHUSHPANOV (1988) či ČERMÁK (2004), považovala tuto práci za popis, toto první použití jména nesplňuje požadavky článku 13 ICZN (1999), a tudíž musí být považováno za *nomen nudum*. Jméno

---

<sup>11</sup> Tento materiál je označen KORMOSEM jako „kotyp“ druhu „*H. brachygnathus* KORM.“, jedná se tedy s největší pravděpodobností o materiál, ze kterého byl KORMOSEM vybrán holotyp (exemplář No. Ob/3689) nominálního druhu *Hypolagus brachygnathus* KORMOS, 1934 (zde neotyp druhu *Lepus brachygnathus* KORMOS, 1930).



bylo zpoužitelně až ARGYROPULEM & PIDOPLICHKEM (1939), kde popisují nový druh, *Ochotona antiqua*, a stanovují syntypy (používají zde termínu „typ“; srovnej s článkem 73.2 ICZN 1999) z lokalit Novopetrovka (no. 2616) a Grebenniky (no. 2618). Nicméně z žádné z následujících publikací (tj., GUREEV 1964, AGADJANIAN & ERBAJEVA 1983 a ERBAJEVA 1988) není jednoznačně patrné který exemplář byl designovaný jako lektotyp. ERBAJEVA (in AGADJANIAN & ERBAJEVA 1983: 75) následuje terminologii užívanou ARGYROPULEM & PIDOPLICHKEM (1939). GUREEV (1964: 231) používá termínu „typ“ pro exemplář z lokality Grebenniky (fragment mandibuly bez P<sub>3</sub>, no. 2618) avšak nepochybně ve smyslu „holotyp“ (srovnej např. používání termínu “typ” a “typ (lektotyp)” v práci GUREEVA (1964: 83 a 106), či pozdější GUREEVOVO užití termínu “holotyp” u tohoto exempláře (tj. no. 2618) v práci GROMOVA & BARANOVÉ (1981: 70), atd.). Vzhledem k tomu, že GUREEV (1964) nezmiňuje zbylý exemplář typové série (tj. akt zřetelně indikující, že jednoznačně vybírá jeden určitý syntyp jako jediný názvový typ taxonu; viz článek 74.5 ICZN 1999) nepovažují tento čin v práci GUREEVA (1964) za platnou designaci lektotypu. Na druhou stranu ve smyslu tohoto článku (74.5 ICZN 1999) považují čin v práci ERBAJEVY (1988) za platnou designaci lektotypu; užití (byť nesprávné) striktní kombinace termínů „typ“ a „paratyp“ považují za jednoznačné vybrání jednoho určitého syntypu za jediný názvový typ tohoto taxonu. Na základě výše uvedených skutečností, v soulase s ERBAJEVOU (1988) a ERBAJEVOU & SHUSHPANOVEM (1988), považují syntyp (no. 2626) z Novopetrovky za lektotyp nominálního taxonu *Ochotona antiqua* a zbylý exemplář (no. 2618 z Grebenniků) za paralektotyp. Typovou lokalitou tohoto druhu je potom ve smyslu článku 76.2 (ICZN 1999) lokalita Novopetrovka. Ostatní druhová jména a jejich názvové typy zde studovaných taxonů rodu *Ochotona* byly náležitě stanoveny dle příslušných článků (ICZN 1999) a z formálního nomenklatorického hlediska nebylo třeba následných korekcí.

### 6.2.2. Druhové jméno „*csarnotana*“

Druhové jméno „*csarnotana*“ bylo prvně použito KRETZOIEM (1959). Souhlasím se závěry ERBAJEVY 1988, TERZEY 1997, SENA 1998 a POPOVA 2004, kteří toto jméno považují za použitelné. Nicméně mezi nimi přetrvává nejednotnost, která z KRETZOIOVÝCH prací (1959 či 1962) má být považována za popis. Dle mého názoru, práce z roku 1959 splňuje podmínky článku 13.1.1 ICZN (1999), v následující práci (KRETZOI 1962) je přidáno pouze zobrazení, které však není nezbytným požadavkem pro použitelnost jména (srovnej s články 11 a 13 ICZN 1999). Přestože KRETZOI (1959, 1962) explicitně neužívá termínu „holotyp“ či „typ“ pro jediný exemplář (P<sub>3</sub>), SEN (1998) používá první termín pro tento zub. Bohužel však ani z práce popisu (KRETZOI 1962) ani z následujících prací (viz KRETZOI 1962 a JÁNOSSY 1986) není jednoznačně zřetelné, jestli tento taxon byl založen pouze na tomto jediném exempláři či nikoliv. Vzhledem k tomu, že SEN (1998) chápe tento exemplář jako holotyp, akceptuji toto





použití jako aplikaci článku 73.1.2 (tj. fixace holotypu monotypií), přestože jsem si vědom, že je to v rozporu s doporučením 73F.

### 6.2.3. Taxony rodu *Hypolagus*

Ve studovaném materiálu byly jednoznačně prokázány dvě fenotypové entity rodu *Hypolagus* (viz výše a Příloha V; srovnej rovněž s FLADEREREM 1987, FLADEREREM & REINEREM 1996, FLADEREREM & FIOREOVOU 2003, FOSTOWICZOVOU-FRELIKOVOU 2003, 2007a). Nicméně používání vědeckých jmen na úrovni druhu pro středoevropské taxony tohoto rodu bylo nejednotné a kontroverzní, ojedinělé pokusy o nomenklatorickou revizi (KRETZOI 1962, FOSTOWICZOVÁ-FRELIKOVÁ 2003, 2007a) byly neúplné a vedly často k evidentně mylným závěrům (FOSTOWICZOVÁ-FRELIKOVÁ 2003, 2007a). Historický přehled chápání taxonomie a nomenklatury rodu *Hypolagus* v evropském kontextu je podán v Příloze V, zde se omezím pouze na diskuzi konkrétních argumentů nezbytných ke stanovení nomenklatorického statusu dosud v literatuře používaných vědeckých jmen a případných nejasností týkajících se jejich názvových typů: tj *Oryctolagus beremendensis* in KORMOS (1930); *Lepus brachygnathus* KORMOS, 1930; *Pliolagus beremendensis* KORMOS, 1934; *Hypolagus brachygnathus* KORMOS, 1934; *Pliolagus tothi* KRETZOI, 1941; a “*Hypolagus beremendensis* FLADERER, 1984“ (kompletní přehled revidovaných informací o názvových typech a typových lokalitách je uveden v Příloze V).

Kromě FOSTOWICZOVÉ-FRELIKOVÉ (2007a, b) nebylo jméno *Oryctolagus beremendensis* v práci KORMOSE (1930) považováno za použitelné, dokonce ani samotným autorem (viz KORMOS 1930 [1931]: 237 a 1934). Nicméně toto použití jména je doprovázeno pouze konstatováním že „... nese starobylé znaky ...“ (KORMOS 1930: 46; přeloženo z maďarštiny), žádná diskriminační kritéria, tedy slovy uvedené znaky, které mají taxon odlišit (dokonce ani subjektivní), či indikace zde nejsou k dispozici. Tudíž toto použití jména jednoznačně nesplňuje požadavky článku 12 (ICZN 1999), a musí být považováno za *nomen nudum*. Zavádějící jsou rovněž i závěry FOSTOWICZOVÉ-FRELIKOVÉ (2007a) týkající se materiálu, který se vztahuje ke jménu použitému v práci KORMOSE (1930). FOSTOWICZOVÁ-FRELIKOVÁ (2007a) se domnívá, že exemplář No. Ob/3691 (fragment deformované lebky) pocházející z lokality Villány-Kalkberg (tj. Villány 3 *sensu* KRETZOI 1956) je „holotypem“. Nicméně (1) KORMOSOVA práce s použitím tohoto jména (tj. KORMOS 1930) byla publikována v dubnu 1930, zatímco jediný a navíc deformovaný exemplář lebky (srovnej s KORMOSEM 1934 a Obr. 6: 4a-b v Příloze V), nepochybně identický s exemplářem No. Ob/3691, získal až srpnu 1930 (viz KORMOS 1934: 71; [k dispozici pouze v německé části]), tudíž tento exemplář nemohl být součástí materiálu (a tedy i potenciální „typové série“) publikovaného KORMOSEM v roce (1930). (2) KORMOS (1930) diskutuje materiál Leporidae z lokality Püspökfürdő Somlyóhegy (= Betfia *sensu* KRETZOI 1941, Rumunsko), zatímco materiál z oblasti pohoří Vilán (jižní Maďarsko) je zmiňován velmi okrajově. Nejsou k



dispozici žádné doklady ani indicie, publikované či nepublikované, na základě kterých by bylo možné jednoznačně určit kterou konkrétní lokalitu/ty či materiál z oblasti pohoří Viláň zahrnul T. KORMOS do své studie publikované v roce 1930 (tj. KORMOS 1930). Navíc, (3) holotyp nominálního taxonu skupiny druhu může být fixován pouze v příslušné původní publikaci a příslušným původním autorem (článek 73.1.3 ICZN 1999), zatímco KORMOS (1930) nepoužil termínu „holotyp“ či jiného rovnocenného výrazu (článek 73.1.1 ICZN 1999); v tomto případě by se nemohlo jednat ani o fixaci holotypu monotypií ve smyslu článku 73.1.2 (ICZN 1999). Tudíž použití, přestože irelevantní jedná-li se o *nomen nudum*, termínu „holotyp“ FOSTOWICZOVOU-FRELIKOVOU (2007a: 549, 550) musí být považováno za neoprávněné.

První použití jména *Lepus brachygnathus* v práci KORMOSE (1930) bylo obecně považováno za nepoužitelné. FOSTOWICZOVÁ-FRELIKOVÁ (2007a) prvně správně konstatuje použitelnost (popis indikací) tohoto jména, avšak chybně aplikuje článek 12.2.7 (ICZN 1999) a domnívá se, že „(PETÉNYI, 1864)“ je původní autor a datum jména, tj. „*Hypolagus brachygnathus* (PETÉNYI, 1864)“. Nicméně (1) autorem jména nebo nomenklatorického činu je osoba, která ho první uveřejnila způsobem, který splňuje podmínky použitelnosti (článek 50.1 ICZN 1999), tedy v tomto případě práce indikující nikoliv indikovaná. Tudíž autorem a datem popisu druhového jména „*brachygnathus*“ je ve skutečnosti „(KORMOS, 1930)“. Bohužel typová série, tak jak byla definovaná KORMOSEM (1930) – detailněji Příloha V, není k dispozici. Zároveň však (2) designace neotypu provedená FOSTOWICZOVOU-FRELIKOVOU (2007a) nesplňuje striktní požadavky článků 75.3.4 a 75.3.6 (ICZN 1999), a musí být proto považována za neplatnou. Nicméně platně designovaný neotyp je nezbytný k vyjasnění taxonomického statusu nominálního druhu *Lepus brachygnathus* KORMOS, 1930 a k zajištění stability zde provedených (Příloha V = ČERMÁK in press) nomenklatorických činů, tudíž zde (Příloha V = ČERMÁK in press) provádím platnou designaci neotypu.

Jména *Pliolagus beremendensis* KORMOS, 1934, *P. tothi* KRETZOI, 1941 a *Hypolagus brachygnathus* KORMOS, 1934 jsou obecně považována za použitelná (rozpory nejsou ani v názvových typech a typových lokalitách) – viz např. KRETZOI (1956), SYCH (1965), KOWALSKI (1958), SHUSHPANOV (1977), FLADERER (1987), a FOSTOWICZOVÁ-FRELIKOVÁ (2007a); tyto závěry jsou podporovány i v této práci (podrobněji viz Příloha V) s následujícími doplněními. (1) Nominální taxon *Hypolagus brachygnathus* KORMOS, 1934 byl založen na odlišném názvovém typu než *Lepus brachygnathus* KORMOS, 1930 (viz Příloha V), a tudíž ze striktního nomenklatorického hlediska musí být považován za samostatný nominální taxon. (2) Pro nominální taxon *P. tothi* KRETZOI, 1941 nebyl designován ani holotyp (v práci popisu; článek 73.1.3 ICZN 1999) ani následně lektotyp (ve smyslu článku 74 ICZN 1999). Tudíž k jednoznačnému vyjasnění taxonomického statusu nominálního druhu *P. tothi* KRETZOI, 1941 zde (Příloha V = ČERMÁK in press) v souladu s články 74.7 a 74.4 a deklarace 44 provádím designaci lektotypu.



Použitelnost jména „*Hypolagus beremendensis* FLADERER, 1984“ je diskutabilní. Nicméně se domnívám, že bylo použito ve smyslu článku 13.1.1 (ICZN 1999) FLADEREREM (1984); všechna dřívější užití jména „*beremendensis*“ (v kontextu diskutovaného nominálního taxonu) před FLADEREREM (1984), – viz „synonymika“ v Příloze V, jednoznačně nesplňují požadavky článku 12 nebo 13 (ICZN 1999), a musí být tudíž považována za *nomina nuda*. FLADERER (1984) akceptoval nomenklatorické závěry KRETZOIE (1962) a považoval práci PETÉNYIHO (1864) za platný popis druhu „*Lepus beremendensis*“ (jméno prvně použité KOCHEM 1900), a následně tedy jméno *Hypolagus brachygnathus* KORMOS, 1934<sup>12</sup> za jeho mladší synonymum<sup>13</sup>. Nicméně v práci PETÉNYIHO (1864) není k dispozici ani druhové jméno „*beremendensis*“ ani žádné jiné vědecké jméno v souladu s články 11.2 a 11.3 (tento fakt byl prvně uveden KRETZOIEM 1962: 358). KRETZOI (1962), a následně i JÁNOSSY (1963), s největší pravděpodobností akceptovali užití druhového jména „*beremendensis*“ v KOCHOVI (1900: 544 – pořadové číslo 64) jako popis indikací a nesprávně aplikovali článek 12.2.7 (vysvětlení viz výše). Nicméně KOCH (1900) neprovedl indikaci ani popis v souladu s článkem 12 (ICZN 1999), dokonce ani nespécifikoval konkrétní PETÉNYIHO práci či ilustraci (článek 12 ICZN 1999). Zmínka lokality nemůže sama o sobě představovat popis, definici nebo indikaci (článek 12 ICZN 1999). Tudíž užití druhového jména „*beremendensis*“ v KOCHOVI (1900) jednoznačně nesplňuje požadavky článku 12 (ICZN 1999), a musí být považováno za *nomen nudum*. Vzhledem k těmto faktům, užití termínů “holotyp” FLADEREREM & FIOREOVOU (2003: 54) a “typová lokalita” FLADEREREM (1987: 130), FLADEREREM & REINEREM (1996: 154) a FLADEREREM & FIOREOVOU (2003: 54) musí být považována za neoprávněná (srovnej s články 73.1.3, 76.1 a 73.2.3 ICZN 1999 – vysvětlení a komentář viz výše). O nomenklatorickou revizi se rovněž pokusila i FOSTOWICZOVÁ-FRELIKOVÁ (2003)<sup>14</sup>; na jedné straně v rozporu s článkem 73.1.3 (ICZN 1999) považuje exemplář No. Ob/3689 z lokality Villány-Kalkberg za “holotyp” taxonu “*H. beremendensis* (PETÉNYI, 1864)” (FOSTOWICZOVÁ-FRELIKOVÁ 2003: 206) a zároveň konstatuje na následující straně (FOSTOWICZOVÁ-FRELIKOVÁ 2003: 207), že ten samý exemplář je „typem“ *Hypolagus brachygnathus* KORMOS, 1934, který zde v rozporu s článkem 74.1 (srovnej rovněž s článkem 72.4.1) následně prohlásí za lektotyp *Hypolagus beremendensis*. Bral-li by se tento konstrukt vážně, potom pro dva taxony *H. b. beremendensis* a *H. b. brachygnathus* – oba validní v jejím pojetí, akceptuje identický názvový typ a jednalo by se tedy o objektivní synonyma. Později (FOSTOWICZOVÁ-FRELIKOVÁ 2007a) opouští tato stanoviska a navrhuje další, výše diskutované (viz rovněž Příloha V), nomenklatorické závěry.

<sup>12</sup> KRETZOI (1956: 146) považoval *Lepus brachygnathus* KORMOS, 1930 za *nomen nudum*.

<sup>13</sup> V tuto dobu FLADERER (1984) přebírá ještě taxonomické pojetí KRETZOIE (1962) a SYCHA (1965) a považuje střeoevropské taxony rodu *Hypolagus* za jeden taxonomický taxon.

<sup>14</sup> V tuto dobu FOSTOWICZOVÁ-FRELIKOVÁ (2003) přebírá ještě taxonomické pojetí FLADERERA & REINERA (1996), tzn. taxon jako starší chronosubspecie druhu „*Hypolagus beremendensis* (PETÉNYI, 1864)“.



Použitelná jména *Lepus brachygnathus* KORMOS, 1930, *Pliolagus beremendensis* KORMOS, 1934, *Hypolagus brachygnathus* KORMOS, 1934 a *Pliolagus tothi* KRETZOI, 1941 (detailněji viz Příloha V) se vztahují k odvozenému a kurzoriálně adaptovanému taxonu s větší variabilitou odvozených morfotypů P<sup>2</sup> a P<sub>3</sub> (viz výše a Příloha V), nejstarším použitelným synonymem pro tento taxon je tedy *Hypolagus brachygnathus* (KORMOS, 1930). V případě akceptování jména „*Hypolagus beremendensis* FLADERER, 1984“ jako použitelného, bylo by potom mladším sekundárním homonymem k *Hypolagus beremendensis* (KORMOS, 1934) [= *Pliolagus beremendensis* KORMOS, 1934]. Z FLADERERA (1984) navíc nelze jednoznačně vymezit typovou sérii; mezi jednoznačně zahrnutým materiálem není k dispozici taxonomicky vhodný exemplář, který by mohl být jednoznačně použit v souladu s článkem 74.1 (ICZN 1999) a v souladu s taxonomicko-historickým chápáním tohoto taxonu. Tudíž nomenklatorické činy ve smyslu článků 74.1 a 23.3.5 ICZN (1999) neřeší plně tento nomenklatoricko-taxonomický problém a mohly by být zpochybněny. V každém případě primitivnější a gracilnější taxon s jednoduchou morfologií P<sup>2</sup> a P<sub>3</sub> nebyl dosud v souladu s ICZN (1999) stanoven (detailněji Příloha V). Popis nového druhu v tomto případě považuji za nejstabilnější a plně odůvodněný nomenklatorický čin, a proto byl v této práci popsán nový druh *Hypolagus petenyii* ČERMÁK et FLADERER<sup>15</sup> (viz Příloha V, = ČERMÁK in press).

KRETZOI (1941) navrhl používat pro evropské taxony místo rodového jména *Hypolagus* DICE, 1917 jméno „*Lagothierium* CROIZET et JOBERT, 1828“ (srovnej s KRETZOIEM 1941 a 1965). Kromě KRETZOIE (1954, 1955, 1956a, b, 1965) bylo toto jméno používáno rovněž THENIEM (1948), HELLEREM (1956), KOBYM (1960), SULIMSKIM (1962) a JÁNOSSYM (1986). Nicméně v celé práci CROIZETA a JOBERTA (1828) není uvedeno jméno *Lagothierium* ani jiné vědecké jméno (v souladu s články 11.2 a 11.3 ICZN 1999), které by se vztahovalo k materiálu Leporiade (*contra* FOSTOWICZOVÁ-FRELIKOVÁ 2007a: 549); kromě třikrát uvedeného (CROIZET & JOBERT 1828: 89, 90, 159) francouzského výrazu „*lièvre*“ či „*lapin*“. První použití jména „*Lagothierium*“ je k dispozici až u CROIZETA v PICTETOVÍ (1853: 256); tento fakt je rovněž zmiňován PALMEREM (1904) či MCKENNOU & BELLOVOU (1997). V každém případě status jména „*Lagothierium*“ ať z hlediska taxonomického (srovnej KRETZOIE 1941, MCKENNU & BELLOVOU (1997) *versus* SCHREUDERA (1937), FLADERERA (1987)) či z hlediska nomenklatorického (tj. použitelnost CROIZETOVÝCH jmen *Lepus issiodorensis* a *L. neschersensis* v práci CROIZETA & JOBERTA (1828)) zůstává velmi nejasný. Vyřešení tohoto problému je nad rámec této práce a vyžaduje další revize, včetně případné Komisi předložené žádosti k potlačení (ve smyslu článků 23.2 a 23.9.3 ICZN 1999) jména „*Lagothierium*“.

<sup>15</sup> Nепublikované teze nespĺňujú kritéria uverejnenia ve smyslu článku 8 ICZN (1999), v době přípravy této práce publikace (Příloha V) s popisem nového druhu ještě nevyšla tiskem. Nicméně nepovažuji za vhodné provádět následné změny ve zde předkládaném rukopisu (Příloha V; součást dizertační práce), který byl již akceptován do tisku. Z tohoto důvodu jméno „*petenyii*“ ponechávám v rukopisu a zároveň, pro přehlednost, ho používám i v ostatním textu, přestože jsem si vědom, že ze striktního nomenklatorického hlediska použití jména „*petenyii*“ musí být považováno (případě, že nedorazí dříve k uveřejnění ve smyslu článku 8) za *nomen nudum*.



### 6.3. Paleobiogeografie a fylogeneze

#### 6.3.1. Pišťuchy pliocénu a pleistocénu (sp. ruscin až sp. bihar) Evropy

Fosilní záznam pišťuch spodního pliocénu až spodního pleistocénu (MN 14 – Q1) Evropy nebyl dosud zdaleka dostatečně zpracován a tudíž zde zůstává řada nevyřešených (zejména taxonomicko/nomenklatorických) problémů, které neumožňují jednoznačnější závěry o paleobiogeografii a fylogenezi. Na základě závěrů předkládaných v této práci je možné konstatovat, že kromě *Pseudobellatona relictata* [taxon *incertae sedis*], všechny zde studované taxony pišťuch představují v rámci Ochotonidae od spodního-středního miocénu jednu fyletickou linii označovanou SENEM (2003) jako skupina „typu *Ochotona*“ (= klad Ochotonidae *sensu stricto*). Tato skupina zahrnující rody *Bellatona*, *Bellatonoidea*, *Proochotona*<sup>16</sup>, *Pliolagomys*, *Ochotonoides*, *Ochotonoma* a *Ochotona* je jednoznačně definována těmito synapomorfními znaky: (1) bukodistálním výčnělkem na M<sup>2</sup>; (2) víceméně trojúhelníkovým tvarem P<sub>3</sub> s dobře definovatelným anterokonidem; a (3) výskytem proto- a paraflexidu na P<sub>3</sub>. Zároveň tyto rody sdílejí některé plesiomorfny znaky jako: (1) absence centroflexidu a metaflexidu na P<sub>3</sub> a (2) jeden anteroflexus na P<sup>2</sup>.

Na základě zde předkládaných závěrů zjištěných na taxonomicky signifikantních zubech a mandibulách (/lebkách) rozlišují ve studovaném období, tj. spodní ruscin až spodní bihar (MN 14 – Q1) Evropy minimálně čtyři morfologické skupiny, které na základě stratigrafického a paleobiogeografického kontextu mohou reprezentovat samostatné fyletické linie. Nicméně je třeba zdůraznit, že se jedná o velmi předběžné hypotézy (nicméně první v evropském kontextu), které je nezbytné z budoucnu verifikovat. Stav poznání ojedinelých a velmi fragmentárních nálezů nejstarších (svrchní valles, MN 10) evropských představitelů kladu Ochotonidae *sensu stricto* je dosud velmi malý. Jejich taxonomický status není dosud vyjasněn a o jejich vztahu k pliocénním a pleistocénním taxonům Evropy se nelze v tuto chvíli věrohodně vyjádřit (srovnej s LUNGEM 1981, ERBAJEVOU 1988, 1994, SENEM 2003, ČERMÁKEM 2007 (= Příloha II) a ČERMÁKEM & REKOVCEM in press (= Příloha I)).

(1) První jednoznačně definovatelnou skupinou je „skupina typu *antiqua*“, kterou představují *Ochoton antiqua* (MN 14; jižní Ukrajina – jižní Rusko) a *O. ursui*<sup>17</sup> (MN 15a; Moldávie) a je charakterizována kombinací zejména těchto znaků: (a) středními až velkými rozměry; (b) relativně subtilní mandibulou s ventrálně zaobleným okrajem, výraznými výčnělky v oblasti zakončení I a výrazně bukálně posunutou mylohyoidní suturou; a (c) P<sub>3</sub> s velkým a širokým anterokonidem výrazně odděleným od posterokonidu. Příslušnost taxonů rodu *Pliolagomys* (MN (?)15a, 15b – (?)17; jižní Ukrajina) k této skupině podporují shodné znaky na madibule, na druhou stranu přítomnost výrazně odvozených znaků na P<sub>3</sub>, jako jsou (i) výrazně komplikovanější morfologie anterokonidu či (ii) vyosené zúžení mezi

<sup>16</sup> Taxonomická relevance vyčlenění samostatných rodů *Bellatonoidea* SEN, 2003 a *Proochotona* KHOMENKO, 1914 (běžně akceptovaného např. GUREEVEM (1964, in GROMOV & BARANOVA 1981), LUNGEM 1981, ERBAJEVOU (1988, 1994) pro svrchniomiocénní taxony východní Evropy není dosud plně objasněna.

<sup>17</sup> Taxonomický status není dosud plně objasněn (viz diskuze v kapitole 6.1.1.)





anterokonidem a posterokonidem, nepodporují příliš tuto hypotézu. Nicméně potenciál k vytváření komplikovaného anterokonidu je u *O. antiqua* zřetelný (viz Příloha I této práce), zároveň u subadultních jedinců *Pliolagomys* je morfologie anterokonidu velmi podobná představitelům *O. antiqua*, rovněž i vyosení zúžení mezi anterokonidem a posterokonidem je v řadě případů velmi nezřetelné.

(2) Další morfologicky jednoznačně vymezenou skupinu představují taxony rodu *Ochotonoma* ve studovaném období omezenou výhradně na svrchní ruscín (MN 15) jihovýchodní Evropy a Blízkého Východu. Tato skupina je charakterizována kombinací zejména těchto znaků: (1) malými až středními rozměry; (2) výrazně robustní a relativně zkrácenou mandibulou s ventrálně zaobleným okrajem, výraznými výčnělky v oblasti zakončení I a bukálně posunutou mylohyoidní suturou; (3)  $P_3$  s komplikovanou morfologií anterokonidu často s anteroflexidy vyplněnými cementem; (4) symetricky umístěným zúžením mezi antero- a posterokonidem  $P_3$ ; a (5) nezvrásněným proto- a paraflexidem  $P_3$  (detailně viz Příloha II). Na základě stávajícího fosilního záznamu diskutovaného v předkládané práci je možno vyslovit několik paleobiogeografických hypotéz. (a) Jediný fosilní záznam mimo známou pliocenní distribuci rodu *Ochotonoma* je znám ze svrchního miocénu Číny, tato skutečnost by mohla svědčit o východoasijském původu této skupiny. (b) Změny ve složení ruscinských faunových společenstev Evropy byly identifikovány FEJFAR & STORCHEM (1990) a DAHLMANNEM (2001) podél J-S a V-Z gradientů. Je velmi pravděpodobné, že tato paleogeografická diverzifikace hrála významnou roli v distribuci rodu *Ochotonoma*<sup>18</sup> v ruscínu Evropy. Ruscinská fauna lokality Csarnóta 2 (jižní Maďarsko), se liší svým složením od ostatních středoevropských lokalit stejného stáří a tvoří s největší pravděpodobností severní hranici jižní faunistické facie (*sensu* FEJFAR & HEINRICH 1983, FEJFAR in verb.). Žádné nálezy rodu *Ochotonoma* z ruscínu střední Evropy dosud nebyly prokázány (HELLER 1936, FEJFAR 1961, SULIMSKI 1964, FEJFAR & STORCH 1990, DAHLMANN 2001, FEJFAR *et al.* 2006 a ČERMÁK *et al.* 2007 (= dodatek Přílohy V)). Tudíž můžeme předpokládat, že nálezy rodu *Ochotonoma* z lokality Csarnóta 2 a Beremend 26 představují nejsevernější hranici rozšíření rodu v Evropě.

(3) Třetí morfologicky jednoznačně vymezenou skupinou je „skupina typu *polonica*“, kterou reprezentují *Ochotona polonica* (MN 17 – (?)Q1; Polsko, Slovensko, Maďarsko a jižní Ukrajina – ČERMÁK, unpubl. data), zde provizorně akceptovaný nominální druh *O. zabiensis*<sup>19</sup> (?Q1 – Q2; (?)Polsko), a taxony zde provizorně řazené do morfologické skupiny „*valerotae*“<sup>20</sup> (Q1 – Q2; Francie, Česko, Slovensko a Bulharsko). Tato skupina je charakterizována kombinací zejména těchto znaků: (a) malými až středními rozměry; (b) robustní nízkou mandibulou s ventrálně zploštělým okrajem, nevýraznými výčnělky v oblasti zakončení I a mediálně posunutou mylohyoidní suturou; a (c) relativně velkým a prodlouženým

<sup>18</sup> S analogickou situací se setkáváme rovněž u rodu *Trischizolagus* RADULESCO *et* SAMSON, 1967 čeledi Leporidae.

<sup>19</sup> Taxonomicko/nomenklatorký status není plně vyřešen (detailně viz kapitola „6.1.2.“).

<sup>20</sup> dtto



anterokonidem  $P_3$  (s variabilním zúžením mezi antero- a posterokonidem). První jednoznačně doložitelné výskyty<sup>21</sup> představitelů ve střední Evropě jsou k dispozici ze svrchnoviláňských (MN 17) lokalit Schernfeld (Německo); Zamkowa Dolna, Kielniki 3B, Jaskinia Mamutowa WE7 B (Polsko); Koliňany 2, Plešivec (Slovensko) a Osztramos 3/2 (Maďarsko) – detailněji viz SYCH (1980), ERBAJEVA (2005), FOSTOWICZOVÁ-FRELIKOVÁ (2008) a Příloha III této práce. Postbiharské nálezy dosud nebyly doloženy, nejmladšími výskyty jsou svrchnobiharské nálezy z Bulharské lokality Varbeshnitsa (POPOV 1988).

(4) Poslední morfologicky jednoznačně vymezenou skupinu představují postbiharské evropské taxony druhu *Ochotona pusilla*. Tyto taxony byly podrobně studovány, charakterizovány a diskutovány v eurasijském kontextu ČERMÁKEM (2003), nejsou předmětem stávající studie a nebudou zde tudíž detailněji rozebírány (detailněji viz tato diplomová práce). Druh *O. horaceki*, známý dosud pouze z lokality Honce (Q1/Q2), nese znaky charakteristické jak pro skupinu „*polonica*“ tak i „*pusilla*“. Stávající materiál neumožňuje jednoznačně rozhodnout o příslušnosti k té či oné skupině a tato otázka bude předmětem následujících studií. Vzájemný fylogenetický vztah čtyřech výše definovaných skupin zůstává nejasný, na základě stávajících poznatků nelze vyslovit žádnou hypotézu, nicméně je velmi pravděpodobné, že jejich distribuce v Evropě byla výsledkem nezávislých migračních vln derivovaných z paleopopulací střední či východní Asie.

### 6.3.2. *Hypolagus pliocénu a pleistocénu (sp. ruscin až sv. bihar) Evropy*

Kdy a z jakého předka vznikl primitivní *Hypolagus petenyii* ČERMÁK *et* FLADERER sp. nov. nelze jednoznačně stanovit. První prokazatelné výskyty tohoto druhu ze studovaného regionu pochází ze svrchnoruscinských lokalit Weže 1 a Ivanovce 1 (ojedinělé nálezy ze spodnoruscinských lokalit Osztramos 1 (JÁNOSSY 1986) a Podlesice (KOWALSKI 1964, SYCH 1980) jsou příliš fragmentární a nedovolují taxonomické zhodnocení). FLADERER & FIOREOVÁ (2003) předpokládají za možného ancestorů tohoto druhu „méně specializované“ paleopopulace *Hypolagus igromovi* GUREEV, 1964 (nejsvrchnější miocén až spodní pliocén, MN 13 – 14, (?)15; východní Evropa, (?)střední Asie; viz GUREEV 1964, ERBAJEVA 1982, DAVID & SHUSHPANOV 1986, AVERIANOV 1996, AVERIANOV & TESAKOV 1998). Nicméně tato hypotéza se zdá být nepravděpodobná. *Hypolagus igromovi* je k dispozici již od svrchního turolu, MN 13 z lokality Rasdorskaja, jižní Rusko (detailněji viz Příloha V) a všechny známé

<sup>21</sup> SULIMSKI (1964: 155-156) z ruscinské (MN 15b) lokality Weže 1 uvádí nálezy zajícovců, které determinuje jako Ochotonidae gen. *et* sp. non det. Nicméně zobrazený zub (SULIMSKI (1964: Fig. 1) je jednoznačně mlččným zubem rodu *Hypolagus*. Tuto skutečnost reflektuje KOWALSKI (1977) a synonymizuje všechny nálezy determinované jako Ochotonidae gen. *et* sp. non det. s *Hypolagus brachygnathus* KORMOS. Závěry KOWALSKÉHO (1977) později reflektuje pouze WOLSAN (1989) a bez výhrad je přejímá. Nicméně v daném materiálu se vyskytuje mandibula, která na základě popisu SULIMSKÉHO (1964: 155-156) jednoznačně náleží čeledi Ochotonidae, tato skutečnost však dosud nebyla v revizích Lagomorpha polskými autory (SYCH 1980, FOSTOWICZOVÁ-FRELIKOVÁ 2003, 2007a, b, 2008) nijak reflektována, diskutována či verifikována. V Každém případě na základě popisu SULIMSKÉHO (1964: 155-156) nemohu provést přesnější taxonomickou determinaci, než že se jedná o představitele kladu Ochotonidae *sensu stricto*.





paleopopulace vykazují výrazně odvozenější morfostruktury  $P_3$  (srovnej s AVERIANOVEM 1996) než je tomu u paleopopulací *H. petenyii* ČERMÁK *et* FLADERER sp. nov. známých ze svrchního ruscínu až svrchního viláně (MN 15b – MN 17) střední Evropy (srovnej např. s FLADEREREM 1987, FLADEREREM & REINEREM 1996, FLADEREREM & FIOREOVOU 2003, FOSTOWICZOVOU-FRELIKOVOU 2003, 2007a). Není tedy vyloučeno, že distribuce *H. petenyii* ČERMÁK *et* FLADERER sp. nov. Evropě je výsledkem další nezávislé migrace tohoto rodu z Asie do Evropy během neogénu (zde preferovaná hypotéza). Tato hypotéza předpokládá první potenciální migrační událost (= migrace *H. igromovi*) svrchního turolu do Donského regionu (srovnej s AVERIANOVEM 1996), druhou během spodního či svrchního ruscínu do střední Evropy (= migrace *H. petenyii* ČERMÁK *et* FLADERER sp. nov.), srovnej rovněž např. s RÖSSNEROVOU & HEISSIGEM (1999), MATTHEEM *et al.* (2004), KOUFOSEM *et al.* (2005), atd.

Jednoznačně nemůže být zodpovězena ani otázka fylogenetických vztahů *H. brachygnathus* k ostatním relevantním taxonům Eurasie (detailněji viz Příloha V). S přihlédnutím k omezeným znalostem o mimostředoevropských nálezech rodu *Hypolagus* je možné pouze vyslovit tři alternativní hypotézy: (1) *Hypolagus brachygnathus* vznikl z *H. petenyii* ČERMÁK *et* FLADERER sp. nov. během svrchního viláně (MN 17) a tvoří samostatnou fyletickou linii (*sensu* FLADERER 1987, FLADERER & REINER 1996 a FLADERER & FIOREOVÁ 2003); nebo (2) *H. brachygnathus* vznikl z *H. igromovi*<sup>22</sup> (alternativní fyletická linie) a rozšířil se do střední Evropy během spodního viláně (*sensu* FOSTOWICZOVÁ-FRELIKOVÁ 2003); nebo (3) distribuce druhu *H. brachygnathus* ve střední Evropě je výsledkem další nezávislé migrace (pravděpodobně třetí v pořadí; viz výše) rodu z Asie a nemá nic společného jak s *H. petenyii* ČERMÁK *et* FLADERER sp. nov. tak i *H. igromovi* (zde preferovaná hypotéza). Nicméně vzhledem k velmi omezeným znalostem plynoucím z povahy fosilního záznamu, žádná z výše uvedených hypotéz nemůže být nyní věrohodně potvrzena ani vyvrácena.

V průběhu svrchního viláně (MN 17) se abundance druhu *H. petenyii* ČERMÁK *et* FLADERER sp. nov. ve střední Evropě výrazně snižovala s největší pravděpodobností v reakci na postupné šíření druhu *H. brachygnathus* (KORMOS, 1930). Výhoda kurzoriální adaptace druhu *H. brachygnathus* (SYCH 1965, FLADERER 1984, FLADERER & FIOREOVÁ 2003 a FOSTOWICZOVÁ-FRELIKOVÁ 2007b) v podmínkách šířící se otevřené krajiny počátkem pleistocénu nepochybně zvýšila selekci této vlastnosti a s největší pravděpodobností umožnila

<sup>22</sup> FOSTOWICZOVÁ-FRELIKOVÁ (2003) řadí tyto taxony na základě podobnosti řady taxonomicky relevantních znaků do tzv. „skupiny *beremendensis-igromovi*“. Nicméně toto označení, plynoucí z nerespektování elementárních pravidel taxonomie, je velmi zavádějící. FOSTOWICZOVÁ-FRELIKOVÁ (2003) zde akceptovala taxonomický model FLADERERA & REINERA (1996), tj. pliocenní *H. beremendensis beremendensis* a pleistocenní *H. beremendensis brachygnathus* jako dvě chronosubspecie jednoho kladu a zároveň stanovila mladší chronosubspecii druhu *H. beremendensis*, tj. *H. b. brachygnathus*, jako přímého potomka *H. igromovi* (srovnej s FOSTOWICZOVOU-FRELIKOVOU 2003: 211; detailněji viz Příloha V). Tento konstrukt je však v rozporu se základními pravidly o monofyletičnosti druhu. Navíc, na základě stávajících znalostí, podporovaných rovněž výsledky této studie (Příloha V), tato skupina zahrnuje nyní dva samostatné druhy *H. igromovi* a *H. brachygnathus*. Vzhledem k tomu, že vyčlenění této skupiny je plně relevantní (srovnej s Přílohou V) a výše uvedená hypotéza (2) bude v budoucnu nepochybně testována, navrhuji zde tudíž pro tuto skupinu označení „skupina *igromovi-brachygnathus*“.



výrazné zvyšování abundance tohoto druhu. Nicméně fosilní středoevropský záznam rodu *Hypolagus* nejsvrchnějšího viláně až nespodnějšího biharu je relativně velmi omezený, a proto je tento proces zde velmi nedostatečně dokumentován. Navíc podstatná část tohoto materiálu nebyla taxonomicky dostatečně věrohodně zpracována a determinována. Tudiž stanovení přesné distribuce druhů *H. petenyii* ČERMÁK *et* FLADERER sp. nov. a *H. brachygnathus* (KORMOS, 1930) v nejsvrchnějším vilání až nespodnějším biharu na tomto území, rovněž i přesné stanovení LAD *H. petenyii* a FAD *H. brachygnathus*, není možné (srovnej s FLADEREREM 1987, FLADEREREM & REINEREM 1996, FLADEREREM & FIOREOVOU 2003 a FOSTOWICZOVOU-FRELIKOVOU 2003, 2007a). Na základě stávajících znalostí je možné konstatovat, že věrohodně prokázané poslední výskyty druhu *H. petenyii* ČERMÁK *et* FLADERER sp. nov. Rakouska, Maďarska a Slovenska jsou k dispozici ze spodnoviláňských (MN 16) lokalit Deutsch-Altenburg 9, 20, 21, Beremend 4 (část), Osztramos 7 a Hajnáčka I, zatímco z Polska je tento druh uváděn FOSTOWICZOVOU-FRELIKOVOU (2007a) ještě ze svrchnoviláňských (MN 17) lokalit Kadzielnia 1, Przymiłowice 3A (1 P<sub>3</sub>) a Kielniki 3B (2 P<sub>3</sub>), dokonce snad i ze spodnobiharské (Q1) lokality Kamyk (14 postkraniálních fragmentů ku 2764 exemplářům druhu *H. brachygnathus* (KORMOS, 1930); FOSTOWICZOVÁ-FRELIKOVÁ 2007a). Věrohodně prokázané první výskyty druhu *H. brachygnathus* (KORMOS, 1930) pocházejí (Příloha V) ze svrchnoviláňské (MN 17) lokality Villány 3 (Maďarsko), provizorně lze takto determinovat i doklady z lokalit Koliňany 1, Včeláre 3/B3 a 7 (všechny ze Slovenska); zatímco z Polska je tento druh uváděn FOSTOWICZOVOU-FRELIKOVOU (2007a) až nad hranicí vilán/bihar (MN 17/Q1) z lokality Kamyk.

Během spodního pleistocénu (bihar, Q1 – Q2) se abundance *H. brachygnathus* (KORMOS, 1930) postupně snižovala za postupné zvyšování abundance sympatrických taxonů rodu *Lepus* (FLADERER & REINER 1996). Pravděpodobně poslední populace rodu *Hypolagus* přežily do konce biharu. Nejmladší záznamy jsou uváděny MAULEM (2007) z maďarských a rumunských lokalit (“faunistické skupiny 4” *sensu* MAUL 2007; srovnej rovněž s MAULEM *et al.* 2007) Nagyarsányhegy 4, Villány 6, 7, 8 (KRETZOI 1956b), Kövesvárad (JÁNOSSY 1963), Somssich-Hill 2 (JÁNOSSY 1983) a Betfia 7/3a (TERZEA 1996). Tento výčet je touto studií rozšířen o záznamy z Česka a Slovenska ze svrchnobiharských lokalit Chlum 4 a Gombasek.

Na základě stratigrafické korelace HORÁČKA & LOŽKA (1984, 1988) byly nálezy rodu *Hypolagus* z lokalit Mladeč 3 – bod [7/10] a Stránská skála (“2 (jeskyně)” nebo “jeskyně – testovací sonda 2” podle FLADERERA & REINERA 1996 a/nebo FLADERERA & FIOREOVÉ 2003) považovány FLADEREREM & REINEREM (1996) a FLADEREREM & FIOREOVOU (2003) za poslední výskyty rodu v Evropě (tento názor je rovněž přebírán FOSTOWICZOVOU-FRELIKOVOU 2003 a 2007a). Avšak nálezový kontext obou fosilních záznamů je evidentně mylně interpretován. Jeskynní systém v Mladci je vyplněn velmi komplikovanou sérií fragmentů vzájemně nezávislých sedimentárních komplexů, z nichž pouze několik poskytlo spolehlivý fosilní záznam. V bodě [7/10] byl fosilní záznam omezen na několik fragmentů včetně jednoho P<sub>3</sub> jednoznačně náležejícího rodu *Hypolagus*. V publikaci HORÁČKA & LOŽKA



(1984) je materiál provizorně korelován s blízkou výplní označovanou jako Mladeč 3, která poskytla spodnotoringské (Q3) společenstvo drobných savců (I. HORÁČEK, in verb.). S cílem získat stratigraficky prokazatelnější soubor fosilií a precizovat stáří tohoto exempláře, provedli jsme v roce 2007 s I. HORÁČKEM a J. WAGNEREM odběr dalšího materiálu z místa nálezů. Nicméně žádné indexové fosilie, které by jednoznačně specifikovaly stáří se nám nepodařilo získat. Tudíž stáří lokality Mladeč 3 – bod [7/10] na základě stávajících znalostí nemůže být jednoznačně stanoveno. Závěry FLADERERA & REINERA (1996: 149, 158) o stáří nálezů (1 P<sub>3</sub> morfotypu III/A/d) z lokality Stránská skála jsou rovněž mylně interpretovány. Bohužel z práce FLADERERA & REINERA (1996) samotné ani z prací následujících není zřejmé, ze které konkrétní lokality Stránské skály tento exemplář rodu *Hypolagus* pochází. Po více než 50 letech intenzivního výzkumu je k dispozici ze Stránské skály celá řada lokalit, ze kterých byla získána mnohdy velmi omezená biostratigrafická evidence. Průběžně paralelně vypravovávaná značení těchto lokalit (srovnej např. s LOŽKEM 1964, MUSILEM 1965, 1968, 1972, MUSILEM & VALOCHEM 1968, HORÁČKEM & LOŽKEM 1988, MUSILEM *et al.* 1995) jsou často nejednotná až kontroverzní. Většina materiálu ze Stránské skály uloženého ve sbírkách MMB pochází téměř exkluzivně z lokalit s biharskými či dokonce ještě staršími společenstvy (srovnej např. s MUSILEM 1968). Diskutovaný materiál rodu *Hypolagus* pochází z jedné z četných lokalit Stránské skály, a tudíž bez podrobnější specifikace lokality se o stáří daného materiálu nedá jednoznačně říci vůbec nic. V každém případě lokalita Stránská skála (“2 (jeskyně)” nebo “jeskyně – testovací sonda 2” podle FLADERERA & REINERA 1996 a/nebo FLADERERA & FIOREOVÉ 2003) není identická se spodnotoringskou (Q3) lokalitou uváděnou HORÁČKEM & LOŽKEM (1988: 68) pod pořadovým číslem 25 (I. HORÁČEK, in verb.). Ve velmi bohatém materiálu spodnotoringské (Q3) lokality Stránská skála – jeskyně jsem nenašel žádný exemplář rodu *Hypolagus*. Tudíž hypotézy o přežití rodu *Hypolagus* do spodního toringu (Q3 ve FLADEREROVI & REINEROVI 1996 či spodní steinheim ve FOSTOWICZOVÉ-FRELIKOVÉ 2003, 2007a) v moravském refugiu jsou na základě tak diskutabilní evidence předčasné a nepodložené. Na základě výše uvedených skutečností je evidentní, že z území Česka a Slovenska není postbiharský výskyt tohoto rodu prokázán a nejmladším věrohodným výskytem (LAD) rodu *Hypolagus* jsou nálezy ze svrchnobiharské lokality Chlum 4 (= 4. sluj; detailněji viz HORÁČEK 1979, HORÁČEK 1982 a HORÁČEK & LOŽEK 1988).

K potenciálním příčinám vymření tohoto rodu byly vysloveny dvě alternativní hypotézy. (1) První, obecně přijímaná hypotéza, považuje za hlavní příčinu vymření rodu *Hypolagus* přímou kompetici s rodem *Lepus*, tedy novým imigrantem lépe přizpůsobeným otevřené krajině (SYCH 1965, FLADERER 1987, FLADERER & REINER 1996, FLADERER & FIOREOVÁ 2003 a FOSTOWICZOVÁ-FRELIKOVÁ 2003, 2007a). Nicméně MAUL (2007) správně poukazuje na fakt, že úroveň kurzoriálních adaptací u spodnopleistocenních představitelů druhu *Hypolagus brychygnathus* byla srovnatelná s poměry u spodnopleistocenních forem rodu *Lepus*, výrazně méně kurzoriálně adaptovaných než recentní formy rodu (srovnej s FLADEREREM 1984). Nakolik se mohl uplatnit efekt kompetitivní exkluzivity nelze bohužel



posoudit. S ohledem na dlouhotrvající (od nejsvrchnějšího viláně do nesvrchnějšího biharu) sympatrický výskyt nezdá se být pravděpodobné, že by mohlo jít o hlavní a už vůbec ne jedinou příčinu vymření rodu *Hypolagus*. Na základě těchto skutečností dospívá MAUL (2007) k alternativní hypotéze (2) interpretující vymření rodu *Hypolagus* jako důsledek komplexu vlivů primárně zapříčiněných klimatickými změnami v průběhu spodního až středního pleistocénu. Tato hypotéza je podporována v této práci a bude předmětem následujících studií, kde bude podrobněji testována.

#### 6.4. Závěry

Lagomorpha (zajícovci) jsou starobylou konzervativní skupinou býložravých savců s téměř celosvětovým recentním areálem rozšíření zahrnující 12 rodů s 30 druhy pišťuch, 32 druhy zajíců a 29 druhů králíků řazených do 2 samostatných čeledí – Ochotonidae (pišťuchovití) a Leporidae (zajícovití). Ve fosilním záznamu dosud známe přibližně 75 rodů s více než 230 druhy.

Předkládaná dizertační práce se zabývala vybranými taxony fosilních zajícovců úseku spodního pliocénu až spodního pleistocénu (ruscin - bihar) Evropy. Primárním cílem této dizertační práce bylo co nejdůkladněji: (1) zrevidovat dosud komplexně nestudované taxony archaických pišťuch čeledi Ochotonidae *sensu stricto* spodního pliocénu (ruscin) východní a jihovýchodní Evropy; (2) v kontextu území Česka a Slovenska navázat na diplomovou práci (ČERMÁK 2003) zabývající se zejména revizí fosilních nálezů pišťuch rodu *Ochotona* z mladších fází pleistocénu a provést revizi nálezů tohoto rodu z plio/pleistocénních (MN 17 – Q1) lokalit daného území a tím podstatnou měrou doplnit dosud relativně nepočetné nálezy daných pišťuch z Francie, Německa, Polska a Maďarska; a (3) provést komplexní revizi rodu *Hypolagus* – stěžejního a dominantního rodu čeledi Leporidae pliocénu až pleistocénu (MN 15 – Q2) střední a jihovýchodní Evropy a revizí dosud komplexně nestudovaných nálezů z lokalit Česka a Slovenska doplnit již provedené revize z území Polska, Rakouska a částečně Maďarska.

Technikami podrobné morfometrické analýzy (42 metrických, 14 nemetrických znaků) byl zpracován fosilní materiál (většinou nový nepublikovaný) dentálních a kraniálních pozůstatků rodů *Pseudobellatona*, *Ochotona*, *Ochotona* a *Hypolagus* (N = 639) celkem z 38 lokalit území Česka, Slovenska, Maďarska a Ukrajiny reprezentujícím stratigrafický úsek spodní ruscin až svrchní bihar (MN 14 – Q2). Rovněž byla provedena taxonomická a nomenklatorická revize typového materiálu studovaných taxonů. Studované taxony byly srovnány a diskutovány v euroasijském kontextu se všemi ostatními relevantními taxony.

Předložená práce, shrnující výsledky komplexního kritického zhodnocení existujícího datového aparátu, doplňuje a předkládá nové poznatky o taxonomii, nomenklatuře, fylogenezi a paleobiogeografii studovaných taxonů pliocénu a pleistocénu (ruscin - bihar) Evropy, které lze shrnout do následujících bodů:



(1) Spodnopliocénní (spodní ruscín, MN 14) druh *Ochotona antiqua* ARGYROPULO *et* PIDOPLICHKO, 1939 jižní Ukrajiny je charakterizován kombinací těchto diskriminačních znaků: (a) středními rozměry; (b) subtilní a relativně prodlouženou mandibulou s ventrálně zaobleným okrajem, výraznými výčnělky v oblasti zakončení  $I_1$  a výrazně bukálně posunutou mylohyoidní suturou; (c) velkým a relativně širokým anterokonidem  $P_3$ , jednoduché morfologie a většinou mesiálně zašpičatělým; a (d) výrazným zúžením mezi anterokonidem a posterokonidem  $P_3$  umístěným symetricky k mediální ose zubu.

(2) Na základě detailní morfologické analýzy dentálních fenotypů, vykazují studované  $P_3$  *O. antiqua* relativně vysokou morfologickou variabilitu, která je manifestována zejména na anterokonidu charakterizovaném: (a) v 90 % případů mesiálně s konvexními či konkávními sklovinovými stěnami, bez výrazně vyvinutých prohlubní či dokonce anteroflexidů; (b) téměř shodným zastoupením symetricky a asymetricky umístěných vrcholů; a (c) paraflexidem s průměrnou hodnotou odklonu od podélné osy zubu  $59^\circ$ .

(3) Extrémní formy ze spodnopliocénních (spodní ruscín, MN 14) lokalit (a) Frunzovka-1 a (b) Krasnopol jižní Ukrajiny jsou považovány v této práci za (a) odlehlou a (b) aberantní formu se zřetelnými afinitami k *O. antiqua*; zde provedené taxonomické determinace těchto nálezů jako (a) *Ochotona* sp. 1 a (b) *Pseudobellatona relict* TOPACHEVSKY, NESIN *et* TOPACHEVSKY, 1993 – taxon *incertae sedis* v rámci kladu Ochotonidae *sensu stricto* – *sensu* SEN (2003) jsou považovány za provizorní řešení a budou předmětem následujících studií.

(4) Spodnopliocénní (svrchní ruscín, MN 15) druh *Ochotonoma csarnotana* (KRETZOI, 1959) jižního Maďarska je jednoznačně charakterizován kombinací těchto diskriminačních znaků: (1) malými až středními rozměry; (2) výrazně robustní a relativně zkrácenou mandibulou s ventrálně zaobleným okrajem, výraznými výčnělky v oblasti zakončení  $I_1$  a bukálně posunutou mylohyoidní suturou; (3)  $P_3$  s komplikovanou morfologií anterokonidu často s anteroflexidy vyplněnými cementem; (4) symetricky umístěným zúžením mezi antero- a posterokonidem  $P_3$ ; a (5) nezvrásněným proto- a paraflexidem  $P_3$ .

(5) Nominální taxony *Ochotonoma anatolica* SEN, 1998 z lokality Çalta, Turecko (MN 15) a *O. ortalicensis* (ŮNAY *et* DE BRUIJN, 1998) z lokality Ortalica, Turecko (MN 15) se morfometricky neliší od nálezů z Maďarska a jsou zde považovány za mladší subjektivní synonyma k *Ochotonoma csarnotana* (KRETZOI, 1959). Druh *O. csarnotana* je v této práci uváděn ze svrchnoruscinských (MN 15) lokalit Csarnóta 2, Beremend 26 (Maďarsko), Ciuperceni 2 (Rumunsko), Muselievo (Bulharsko) a Çalta, Ortalica, Taşova (Turecko). Nálezy ze svrchnoruscinských (MN 15 – ?16) lokalit Sürsürü, Kömürlük Dere (Turecko) a Apolakkia (Řecko) se morfologií či proporcemi  $P_3$  výrazně liší od výše uvedených nálezů a je velmi pravděpodobné, že představují dva další samostatné druhy tohoto rodu. Nicméně stávající nepočetný materiál neumožňuje věrohodné stanovení nových druhů, a proto jsou tyto





nálezů provizorně determinovány jako *Ochotonoma* sp. 1 (Apolakkia a Kömürlük Dere) a *Ochotonoma* sp. 2 (Sürsürü).

(6) Na základě podrobné morfometrické analýzy výše studovaných ruscinských (MN 14 – 15) taxonů a kritického zhodnocení ostatních publikovaných relevantních nálezů Ochotonidae *sensu stricto* ruscinu až viláně (MN 14 – 17) Eurasie je koncept taxonomického vyčlenění samostatných rodů *Ochotona*, *Ochotonoma*, *Ochotonoides* a *Pliolagomys* touto prací plně podporováno. Tyto rody se jednoznačně liší v těchto, zde verifikovaných, diskriminačních parametrech: (a) rozměrech; (b) četností a vzájemnými poměry prohlubní či anteroflexidů (s cementem a/nebo bez něho) na anterokonidu P<sub>3</sub>; (c) četností a vzájemnými poměry zvrásněných sklovinových stěn proto- a paraflexidu P<sub>3</sub>; a (d) polohou zúžení mezi antero- a posterokonidem P<sub>3</sub> vzhledem k mediální ose zubu.

(7) Na základě detailní morfometrické analýzy všeho dostupného materiálu a kritického zhodnocení všech dostupných informací vystupují v plio/pleistocénu (svrchní vilán až spodní bihar, MN 17 – Q1) střední Evropy minimálně 3 fenotypové entity/typy rodu *Ochotona* charakterizované kombinacemi těchto diskriminačních znaků: (typ I) – (a) středními rozměry, (b) P<sup>2</sup> složitější morfologie s palatální prohlubní, (c) robustní nízkou mandibulou s ventrálně zploštělým okrajem, nevýraznými výčnělky v oblasti zakončení I<sub>1</sub> a mediálně posunutou mylohyoidní suturou, (d) mesiodistálně prodlouženým P<sub>3</sub>, (e) relativně velkým a širokým anterokonidem P<sub>3</sub>, (f) výrazným zúžením mezi antero- a posterokonidem P<sub>3</sub>; (typ II) – (a) malými rozměry, (b) P<sup>2</sup> jednoduché morfologie oválného tvaru, (c) anterolofem a posterolofem P<sup>4</sup> přibližně stejné délky, (d) robustní nízkou mandibulou s ventrálně zploštělým okrajem, nevýraznými výčnělky v oblasti zakončení I<sub>1</sub> a mediálně posunutou mylohyoidní suturou, (e) mesiodistálně prodlouženým P<sub>3</sub>, (f) středně velkým a prodlouženým anterokonidem P<sub>3</sub>, (g) středně širokým zúžením mezi antero- a posterokonidem P<sub>3</sub>; (typ III) – (a) malými rozměry, (b) výrazně zúženou lebkou, (c) výrazně zúženým interorbitale s výraznými rýhami, (d) P<sup>2</sup> jednoduché morfologie s krátkým anteroflexem, (e) P<sup>4</sup> s výrazně prodlouženým posterolofem, (f) zkrácenou relativně vysokou mandibulou s ventrálně vypouklým okrajem a bukálně posunutou mylohyoidní suturou, (g) mesiodistálně výrazně zkráceným P<sub>3</sub>/alveolem.

(8) Na základě zhodnocení všech dostupných informací (a) nejstarším použitelným synonymem pro fenotypovou entitu typu I je jméno *Ochotona polonica* SYCH, 1980. Nominální druh *Ochotona dehmi* ERBAJEVA, 2005 (typová lokalita Schernfeld, MN 17) morfometricky spadá do známého intervalu variability *O. polonica* a je v této práci, v soulase FOSTOWICZOVOU-FRELIKOVOU (2008), považován za mladší subjektivní synonymum k *Ochotona polonica* SYCH, 1980. (b) Fenotypová entita typu III je reprezentována nominálním druhem *Ochotona horaceki* ČERMÁK, 2004 (typ III) z biharské (Q1/Q2) lokality Honce. (c) Nicméně bez studia dalšího materiálu a následných revizí není



v této fázi možné jednoznačně potvrdit či vyvrátit taxonomicko/nomenklatorickou relevanci vyčlenění *Ochotona valerotae* ERBAJEVA, MONTUIRE *et* CHALINE, 2001 a *O. zabiensis* FOSTOWICZ-FRELIK, 2008 (typ I/II), a proto jejich původní status jako samostatných druhů je zde zachován, avšak je považován za provizorní řešení. Z těchto důvodů nomenklatorické otázky fenotypové entity typu II nemohou být jednoznačně objasněny a budou předmětem následných revizí.

(9) Vzhledem ke skutečnostem uvedeným v bodech 7-8 je zde studovaný materiál (Příloha III) rodu *Ochotona* z území Česka a Slovenska determinován následovně: (a) materiál ze svrchnoviláňských (MN 17) lokalit Koliňany 2, Plešivec a Včeláre 3A, nesoucí diskriminační znaky *O. polonica*, je provizorně determinován jako *Ochotona cf. polonica*; (b) materiál ze spodnobiharských (Q1) lokalit Chlum 6, 8, Holštejn, Včeláre 4/7, 10, 10B, 5 a 3B/1 nelze v této fázi spolehlivě druhově determinovat, a je zde provizorně determinován jako *Ochotona* ssp. – příslušnost k více druhům není vyloučena a je velmi pravděpodobná. V každém případě jsou dané závěry považovány za provizorní řešení a budou předmětem následujících studií.

(10) Jméno *Hypolagus brachygnathus* (KORMOS, 1930), s neotypem designovaným v této práci, je zde považováno za nejstarší použitelné synonymum pro odvozenou formu známou ze svrchního viláně až svrchního biharu (MN 17 – Q1) střední Evropy. Jméno *Oryctolagus beremendensis* v práci KORMOSE (1930) je zde považováno za *nomen nudum*. Nominální taxon *Hypolagus brachygnathus* KORMOS, 1934 je zde považován za mladší objektivní synonymum (stejný názvový typ) a zároveň za mladší sekundární homonymum k *Hypolagus brachygnathus* (KORMOS, 1930). Nominální taxony *Pliolagus beremendensis* KORMOS, 1934 ze svrchnoviláňské (MN 17) lokality Villány 3 a *Pliolagus tothi* KRETZOI, 1941 (s lektotypem designovaným v této práci) z biharské (stupeň betfia) lokality Betfia 5 jsou zde považovány za mladší subjektivní synonyma k *Hypolagus brachygnathus* (KORMOS, 1930). Gracilnější a méně odvozená forma rodu *Hypolagus* známá ze svrchního ruscinu až svrchního viláně, (?)nejspodnějšího biharu (MN 15b – 17, ?Q1) střední Evropy je zde popsána jako *Hypolagus petenyii* ČERMÁK *et* FLADERER sp. nov. (typová lokalita Beremend, Maďarsko; spodní viláň, MN 16)

(11) Předkládaná práce potvrdila závěry morfodynamické analýzy provedené FLADEREREM (1987) a FLADEREREM & REINEREM (1996); u populací rodu *Hypolagus* svrchního ruscinu až svrchního biharu (MN 15b – Q2) Česka a Slovenska bylo prokázáno zvyšování komplexity  $P^2/P_3$  fenotypu v čase. Na základě studovaného materiálu, v soulase s FLADEREREM (1987) a FLADEREREM & REINEREM (1996), byly kombinace znaků – (a) morfologie anterokonidu  $P_3$ , (b) morfologie mesiobukální části hypokonidu  $P_3$  a (c) morfologie hyperkonu  $P^2$  prokázány jako taxonomicky nejvíce diskriminativní: (i) *H. petenyii* ČERMÁK *et* FLADERER sp. nov. je charakterizován dominancí morfotypů I a „a“ na  $P_3$  a I-II na





P<sup>2</sup>; (ii) *H. brachygnathus* (KORMOS, 1930) dominancí morfotypů II-V and “b”-“e” na P<sub>3</sub> a III-V na P<sup>2</sup>.

(12) Výskyty rodu *Hypolagus* byly prokázány z 22 lokalit pliocénu až pleistocénu (svrchní ruscín až svrchní bihar, MN 15b – Q2) Česka a Slovenska; z 8 lokalit je rod uváděn či popsán poprvé. Druh *Hypolagus petenyii* ČERMÁK *et* FLADERER sp. nov. byl zde prokázán ze svrchnoruscinských až spodnoviláňských (MN 15b – 16a) lokalit Hajnáčka I (SK), Host'ovce 2 (SK), Ivanovce 1 (SK) a Měňany 3 (CZ). *Hypolagus brachygnathus* (KORMOS, 1930) byl zde prokázán z biharských (Q1 – Q2) lokalit Chlum 4, 6, 8 (CZ), Gombasek (SK), Holštejn (CZ), Lažánky 2 (CZ), Mladeč 1, 3 – bod [7/10] (CZ), Stránská skála (CZ) a Včeláre 4E, 5, 6/8, 10B (SK). Materiál z lokalit Koliňany 1 (SK), Měňany 2 (CZ), Mokrá 1 (CZ) a Včeláre 3/B3, 7 (SK) neumožňuje jednoznačnou taxonomickou determinaci, a je zde provizorně determinován jako *Hypolagus cf. brachygnathus* (KORMOS, 1930).



## 7. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- AGADJANIAN, A. K. & ERBAJEVA, M. A. (1983): *Late Cenozoic rodents and lagomorphs of the USSR*. Nauka, Moscow, 189 pp. (in Russian)
- AGUIRRE, E. & PASINI, G. (1985): The Pliocene-Pleistocene boundary. *Episodes* 8: 116-120.
- AGUSTÍ, J., OMS, O. & REMACHA, E. (2001): Long Plio-Pleistocene Terrestrial Record of Climate Change and Mammal Turnover in Southern Spain. *Quaternary Research* 56: 411-418.
- ANGELONE, C. (2005): *Systematic revision of genus Prolagus (Lagomorpha, Mammalia) in Italy and in Western Mediterranean islands: new systematic tools, biochronology and palaeogeography*. Ph.D. thesis, Universita Roma Tre, Italy, 135 pp.
- ANGELONE, C. (2008a): Family Ochotonidae (Lagomorpha) and its application in biochronology: some case studies from the Plio-Quaternary of Eurasia. *Quaternary International* 178: 5-8.
- ANGELONE, C. (2008b): *Prolagus italicus* n. sp. (Ochotonidae, Lagomorpha, Mammalia) a new Pliocene species of peninsular Italy. *Géobios* 41: 445-453.
- ANGELONE, C., TUVERI, C., ARCA, C., LÓPEZ MARTÍNEZ, N., & KOTSAKIS, T. (2008): Evolution of *Prolagus sardus* (Ochotonidae, Lagomorpha) in the Quaternary of Sardinia island (Italy). *Quaternary International* 182: 109-115.
- ARGYROPULO, A. I. & PIDOPLICHKO, I. G. (1939): Representatives of Ochotonidae (Duplicidentata, Mammalia) in the Pliocene of the USSR. *Doklady Akademii Nauk SSSR* 24 (7): 723-728. (in Russian)
- ARCHIBALD, J. D., AVERIANOV, A. O. & EKDALE, E. G. (2001): Late Cretaceous relatives of rabbits, rodents, and other extant eutherian mammals. *Nature* 414 (6859): 62-5.
- AVERIANOV, A. O. (1996): The Neogene rabbit *Hypolagus igromovi* Gureev, 1964 (Lagomorpha, Leporidae) from southern European Russia. *Acta Zoologica Cracoviensia* 39(1): 61-66.
- AVERIANOV, A. O. (1998): Taxonomic notes on some Late Cenozoic and Recent lagomorphs (Mammalia). *Zoosystematica Rossica* 7 (2): 323-325.
- AVERIANOV, A. O. (2001): Zaitseobraznye (Mammalia, Lagomorpha) pleistocena Evrazii. *Paleontologicheskii Zhurnal* 2: 84-92.
- AVERIANOV, A. O. & TESAKOV, A. S. (1997): Evolutionary trends in Mio-Pliocene Leporinae, based on *Trischizolagus* (Mammalia, Lagomorpha). *Paläontologische Zeitschrift* 71(1/2): 145-153.
- AVERIANOV, A. O. & TESAKOV, A. S. (1998): The Lagomorpha (Mammalia) from the Early Pliocene Kosyakino Locality of the Northern Caucasus. *Paleontological Journal* 3: 91-96.
- AZANZA, B., ALBERDI, M. T., CERDEÑO, E. & PRADO, J. L. (1997): Biochronology from Latest Miocene to Middle Pleistocene in the Western Mediterranean Area. A Multivariate Approach. *Mémoires et Travaux de l'Institut de Montpellier* 21: 567-574.



- BERNOR, R. L., FAHLBUSCH, V. & MITTMANN, H.-W. (eds.) (1996): *The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas*. Columbia University Press, 528 pp.
- BERNSTEIN, A. D. (1964): The reproduction by red pika (*Ochotona rutila* Sev.) in the Zailisk Alatau. *Byulleten Moskovskogo Obshchestva Ispytatelei Prirody, Otdel Biologicheskii* 69: 40-48. (in Russian)
- BERNSTEIN, A. D. & KLEVEZAL, G. A. (1965): Age determination in *Ochotona rutila* and *O. macrotis*. *Zoologicheskii Zhurnal* 44: 787-789. (in Russian)
- BERZI, A. (1967): Lagomorphs from the type Villafranchian of Villafranca d'Asti (Italy). Committee Mediterranea Neogene Stratigraphy, Proc. IV Session, Bologna 1967. *Giornale di Geologia* (2) 35(1): 1-14.
- BOSÁK, P., GLÁZEK, J., HORÁČEK, I. & SZYNKIEWICZ, A. (1982): New locality of early Pleistocene vertebrates – Żabia cave at Podlesice, central Poland. *Acta Geologica Polonica* 32: 217-226.
- BOWEN, D. Q. & GIBBARD, P. L. (2007): The Quaternary is here to stay. *Journal of Quaternary Science* 22: 3-8.
- BUJALSKA, G., CABOŃ-RACZYŃSKA, K. & RACZYŃSKI, J. (1965): Studies on the European hare. VI. Comparison of different criteria of age. *Acta Theriologica* 10: 1-9.
- CABOŃ-RACZYŃSKA, K. (1964): Studies on the European hare. III. Morphological variability of the skull. *Acta theriologica* 9: 249-285.
- CANDE, S. C. & KENT, D. V. (1992): A new geomagnetic polarity time scale for the Late Cretaceous and Cenozoic. *Journal of Geophysical Research* 97(B10): 13917-13951.
- CANDE, S. C. & KENT, D. V. (1995): Revised calibration of the geomagnetic polarity time scale for the Late Cretaceous and Cenozoic. *Journal of Geophysical Research* 100(B4): 6093-6095.
- CASTRADORI, D., RIO, D., HILGEN, F. J. & LOURENS, L. J. (1998): The Global Standard Stratotype-section and Point (GSSP) of the Piacenzian Stage (Middle Pliocene). *Episodes* 21/2: 88-93.
- COVERING, VAN J. A., CASTRADORI, D., CITA, M. B., HILGEN, F. J. & RIO, D. (2000): The base of the Zanclean Stage and of the Pliocene Series. *Episodes* 23/3: 179-187.
- CROIZET, J. B. & JOBERT, A. (1828): *Recherches sur les ossements fossiles du département du Puy-de-Dôme*. Adolphe Delahays, Paris, 226 pp.
- ČERMÁK, S. (2000): *Přehled fosilních zajícovců (Mammalia, Lagomorpha)*. Bachelor thesis, Charles University, Prague, Czech Republic, 39 pp.
- ČERMÁK, S. (2003): *Ochotona Link, 1795 (Lagomorpha, Ochotonidae) kvartéru Česka a Slovenska*. Master thesis, Charles University, Prague, Czech Republic, 173 pp.
- ČERMÁK, S. (2004): A new ochotonid (Lagomorpha) from the Early Pleistocene of Slovakia. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie – Monatshefte* 2004 (11): 662-680.



- ČERMÁK, S. (2007): New finds of *Ochotonoma csarnotana* (Lagomorpha, Ochotonidae) from the Pliocene of Hungary: a new look on the species. *Neues Jahrbuch für Geologie und Palaontologie – Abhandlungen* 246(2): 247-256.
- ČERMÁK, S., OBUCH, J. & BENDA, P. (2006): Notes on the genus *Ochotona* in the Middle East (Lagomorpha: Ochotonidae). *Lynx, n. s.* 37: 51-66.
- ČERMÁK, S., WAGNER, J., FEJFAR O. & HORÁČEK, I. (2007): New Pliocene localities with micromammals from the Czech Republic: a preliminary report. *Fossil Record* 10(1): 60-68.
- DAHLMANN, T. (2001): Die Kleinsäuger der unter-pliozänen Fundstelle Wölfersheim in der Wetterau (Mammalia: Lipotyphla, Chiroptera, Rodentia). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 227: 1-129.
- DAVID, A. I. & SHUSHPANOV K. I. (1986): Remains of mammals from the Middle Pliocene locality of Musaid, In NEGODAEV-NIKONOV, K.N. (ed.), *Pliocen-antropogenovaya fauna Dnestrovsko-Prutskogo mezhdurech'ya*, Kishinev, 21-34. (in Russian)
- DAWSON M. R. (1961): On two ochotonids (Mammalia, Lagomorpha) from the later Tertiary of Inner Mongolia. *American Museum Novitates* 2061: 1-15.
- DAXNER, G. & FEJFAR, O. (1967): Über die gattung *Alilepus* DICE, 1931 und *Pliopentalagus* GUREEV, 1964 (Lagomorpha, Mammalia). *Annalen des Naturhistorischen Museums Wien* 71: 37-55.
- DE MARFÀ, R. (2008): *Oryctolagus giberti* n. sp. (Lagomorpha, Mammalia) du Pléistocène inférieur de Cueva Victoria (Murcie, Espagne). *Comptes Rendus Palevol* 7 (5): 305-313.
- DE MARFÀ, R. & MEIN, P. (2007): Revision d'*Oryctolagus lacosti* (Lagomorpha, Mammalia) du Pliocène Supérieur de Perrier (Auvergne, France). *Comptes Rendus Palevol* 6: 327-334.
- DEHM, R. (1962): Altpleistocäne Säugetiere von Schernfeld bei Eichstätt in Bayern. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie* 2: 17-61.
- DICE, L. R. (1929): The phylogeny of the Leporidae, with description of a new genus. *Journal of Mammalogy* 10 (4): 340-344.
- DUBROVO I. A. & KAPELIST K. V. (1979): *Catalogue of the localities of Tertiary vertebrates of the Ukrainian SSR*. Nauka, Moscow, 159 pp. (in Russian)
- ERBAJEVA, M. A. (1982): Cenozoic Lagomorphs of Kazakhstan. In: *Materials on the Historical Development of the Fauna and Flora in Kazakhstan, Alma-Ata* Vol. 8, 25-38.
- ERBAJEVA M. A. (1988): *Cenozoic Pikas (Taxonomy, Systematics, Phylogeny)*. Nauka, Moscow, 224 pp. (in Russian)
- ERBAJEVA M. A. (1994): Phylogeny and evolution of Ochotonidae with emphasis on Asian ochotonids, in TOMIDA Y., LI C. K. & SETOGUCHI T. (eds), Rodent and lagomorph families of asian origins and diversification. *National Science Museum Monographs*, Tokyo 8: 1-13.



- ERBAJEVA M. A. (2003): Late Miocene ochotonids (Mammalia, Lagomorpha) from Central Mongolia. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie – Monatshefte* 2003: 212-222.
- ERBAJEVA, M. A. (2005): A new species of the Upper Pliocene ochotonid (Lagomorpha, Mammalia) from Germany. *Paleontologicheskii Zhurnal* 3: 91-93. (in Russian)
- ERBAJEVA M. A., MONTUIRE S. & CHALINE J. (2001): New ochotonids (Lagomorpha) from the Pleistocene of France. *Geodiversitas* 23: 395-409.
- ERBAJEVA, M. A., FLYNN, J. L., CHUANKUI L. & MARCUS, L. (2006): New Late Cenozoic Ochotonids from China. *Beiträge zur Paläontologie* 30: 133-141.
- ERBAJEVA M. A. & SHUSHPANOV K. I. (1988): The Pliocene Pikas of Moldavia. *Vestnik Zoologii* 4: 55-60. (in Russian)
- ERBAJEVA M. A. & ZHENG S. (2005): New data on Late Miocene – Pleistocene ochotonids (Ochotonidae, Lagomorpha) from North China. *Acta zoologica cracoviensia* 48A (1-2): 93-117.
- ERBAJEVA, M., ALEXEEVA, N. & KHENZYKHENOVA, F. (2003): Pliocene small mammals from the Udunga site of the Transbaikal area. *Colóquios de Paleontología* 1:133-145.
- FEJFAR, O. (1961): Die plio-pleistozänen Wirbeltierfaunen von Hajnáčka und Ivanovce (Slowakei), ČSSR. III. Lagomorpha. *Neues Jahrbuch für Geologie und Palaontologie – Monatshefte* 5: 267-282.
- FEJFAR, O. (2001): The Arvicolids from Arondelli-Triversa: a new look. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana* 40(2): 185-193.
- FEJFAR, O. & HEINRICH, W.-D. (1983): Arvicoliden-Sukzession und Biostratigraphie des Oberpliozäns und Quartärs in Europa. *Schriftenreihe für geologische Wissenschaften* 19/20: 61-109.
- FEJFAR, O. & HORÁČEK, I. 1990. Review of fossil arvicolids (Mammalia, Rodentia) of the Pliocene and Quaternary in Czechoslovakia, In FEJFAR, O. & HEINRICH, W.-D. (eds.), *International Symposium Evolution, Phylogeny and Biostratigraphy of Arvicolids (Rodentia, Mammalia)*, Prague, 125-132.
- FEJFAR, O. & STORCH, G. (1990): Eine pliozäne (ober-ruscinische) Kleinsäugerfauna aus Gundersheim, Rheinhessen.- 1. Nagetiere: Mammalia, Rodentia. *Senckenbergiana lethaea* 71(1/2): 139-184.
- FEJFAR, O., HEINRICH, W.-D. & LINDSAY, E. H. (1997): Updating the European Neogene Rodent Biochronology. *Mémoires et Travaux de l'Institut de Montpellier* 21: 563-565.
- FEJFAR, O., HEINRICH, W.-D. & LINDSAY, E. H. (1998): Updating the Neogene Rodent biochronology in Europe. *Mededelingen Nederlands Instituut voor Toegepaste Geowetenschappen TNO* 60: 533-554.
- FEJFAR, O., STORCH, G. & TOBIEN, H. (2006): Gundersheim 4, a third Ruscinian micromammalian assemblage from Germany. *Paleontographica, Abteilung A*, 278: 97-111.



- FLADERER, F. A. (1984): Das Vordergliedmassenskelett von *Hypolagus beremendensis* und von *Lepus* sp. (Lagomorpha, Mammalia) aus dem Altpleistozän von Deutsch-Altenburg (Niederösterreich). *Beiträge zur Paläontologie von Österreich* 11: 71-14.
- FLADERER, F. A. (1987): Beitrag zur Entwicklung von *Hypolagus* und *Lepus* (Lagomorpha, Mammalia) im Pliopleistozän von Mitteleuropa. *Sitzungsberichte der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse, Abteilung I* 196: 123-138.
- FLADERER, F. A. & FIORE, M. (2003): The Early Pleistocene insular hare *Hypolagus peregrinus* sp. nov. from Northern Sicily. *Palaeontographia Italica* 89: 37-63.
- FLADERER, F. A. & REINER, G. (1996): Evolutionary shifts in the first premolar pattern of *Hypolagus beremendensis* (PETÉNYI, 1964) (Lagomorpha, Mammalia) in the Plio-Pleistocene of Central Europe. *Acta zoologica cracoviensia* 39 (1): 147-160.
- FOSTOWICZ-FRELIK, Ł. (2003): Species distribution and differentiation of Eurasian *Hypolagus* (Lagomorpha: Leporidae), In REUMER, J. W. F. & WESSELS, W. (eds.), *Distribution and Migration of Tertiary Mammals in Eurasia. A volume in Honour of Hans de Bruijn*. *Deinsea* 10: 197–216.
- FOSTOWICZ-FRELIK, Ł. (2007a): Revision of *Hypolagus* (Mammalia: Lagomorpha) from the Plio-Pleistocene of Poland: qualitative and quantitative study. *Annales Zoologici* 57 (3): 541-590.
- FOSTOWICZ-FRELIK, Ł. (2007b): The hind limb skeleton and cursorial adaptations of the Plio-Pleistocene rabbit *Hypolagus beremendensis*. *Acta Palaeontologica Polonica* 52 (3): 447-476.
- FOSTOWICZ-FRELIK, L. (2008): Review of the earliest Central European *Ochotona* (Mammalia: Lagomorpha), with a description of a new species from Poland. *Mammalia* 72 (2008): 71-81.
- GASHEV, N. S. (1966): On age determination for the pika *Ochotona hyperborea* FLEROV. *Byulleten Moskovskogo Obshchestva Ispytatelei Prirody, Otdel Biologicheskij* 71: 24-30. (in Russian)
- GIBBARD, P. L., SMITH, A. G., ZALASIEWICZ, J. A., BARRY, T. L., CANTRILL, D., COE, A. L., COPE, J. C. W., GALE, A. S., GREGORY, F. J., POWELL, J. H., RAWSON, P. F., STONE, P. & WATERS, C. N. (2005): What status for the Quaternary. *Boreas* 34: 1-6.
- GIDLEY, J.W. (1912). The Lagomorphs an independent order. *Science* 35: 285-286.
- GRADSTEIN F.M., OGG J.G. & VAN KRANENDONK M. (2008): On the Geologic Time Scale 2008. *Newsletters on Stratigraphy* 43: 5-13.
- GROMOV I. M. & BARANOVA G. I. (1981): *Catalog of mammals of the USSR*. Nauka, Leningrad, 456 pp. (In Russian)
- GUREEV A. A. & EEBAJEVA M. A. (1975): On the Diagnostics of Deciduous Teeth of Fossil Lagomorphs. *Paleontologicheskij Zhurnal* 3: 152–153.





- GUREEV, A. A. (1964): *Fauna of the USSR (Lagomorpha), vol. 3 (10)*. Nauka, Moscow, Leningrad, 276p. (in Russian).
- HELLER, F. (1936): Eine oberpliozäne Wirbeltierfauna aus Rheinhessen. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie Abteilung B Geologie, Paläontologie* 76: 99-160.
- HELLER, F. (1956): Ein kleiner Bär (*Ursus sackdillingensis* n. sp.) in der cromerischen Fauna der Sackdillinger-Höhle (Oberpfalz). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie – Monatshefte* 12: 520-530.
- HIBBARD, C. W. (1963): The origin of the p3 pattern of *Sylvilagus*, *Caprolagus*, *Oryctolagus* and *Lepus*. *Journal of Mammalogy* 44(1): 1-15.
- HOFFMANN R. S. & SMITH A. T. (2005): Lagomorphs, In WILSON D. E. & REEDER D. M. (eds.), *Mammal Species of the World*, 3<sup>rd</sup> Edition, Johns Hopkins University Press, 185-211.
- HORÁČEK, I. (1979): Výplně 4. sluje na Chlumu u Srbska a jejich význam pro kvartérní stratigrafii /předběžné sdělení/. *Český kras* 4: 19-34.
- HORÁČEK, I. (1982): Výzkum fosilních obratlovců v CHKO Český kras. *Památky a příroda* 82 (2): 106-111.
- HORÁČEK, I. & LOŽEK, V. (1984): Z výzkumu výplně Mladečské jeskyně u Litovle. *Československý kras* 34: 98-100.
- HORÁČEK, I. & LOŽEK, V. (1988): Palaeozoology and the Mid-European Quaternary past: scope of the approach and selected results. *Rozpravy ČSAV, Řada matematických a přírodních věd* 98: 1-102.
- CHALINE, J., ERBAJEVA, M. A. & MONTUIRE, S. (2000): Upper Pliocene leporids (Mammalia, Lagomorpha) from Montoussé-5 (Hautes-Pyrénées, France). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie – Monatshefte* 2000 (2): 93-106.
- I.C.V.G.A.N. 2005. *Nomina Anatomica Veterinaria. Fifth Edition*. Editorial Committee, Hannover. Available online at: [http://www.wava-amav.org/nav\\_nev.htm](http://www.wava-amav.org/nav_nev.htm).
- International Commission on Zoological Nomenclature 1999. *International Code of Zoological Nomenclature. 4th Edition*. XXIX + 306 pp. International Trust for Zoological Nomenclature.
- JÁNOSSY, D. (1963): Die altpleistozäne Wirbeltierfauna von Kövesvárad bei Répáshuta (Bükk-Gebirge). *Annales Historiconaturales Musei nationalis Hungarici, pars Mineralogica et Palaeontologica* 55: 109-141.
- JÁNOSSY, D. (1983): Lemming-remain from the Older Pleistocene of Southern Hungary (Villány, Somssich-hegy 2). *Fragmenta Mineralogica et Palaeontologica* 11: 55-60.
- JÁNOSSY, D. (1986): *Pleistocene Vertebrate Faunas of Hungary*. Akadémiai Kaidó, Budapest, 208 pp.
- KAPITONOV, V. I. (1961): Ecological observations on northern pika (*Ochotona hyperborea* Pall.) in the Lower Lena. *Zoologicheskii Zhurnal* 40: 922-933. (in Russian)



- KHMELEVSKAYA, N. V. (1961): On the biology of *Ochotona alpina* Pallas. *Zoologicheskii Zhurnal* 40:1583–1585. (in Russian)
- KHOMENKO I. P. (1914): La faune méotique du village Taraklia du district de Bendery: Fissipedia, Rodentia, Rhinocerotinae, Equinae, Suidae, Proboscidae. *Trudy Bessarabskoe Obshchestvo Estestvoispytatelei* 5: 1-55.
- KOBY, F.-ED. (1960): Contribution à la connaissance des livères fossiles, principalement de ceux de la dernière glaciation. *Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft. Basel* 71(1): 149-173.
- KOCH, A. (1900): A Magyar Korona országai kövült gerincesállat maradványainak rendszeres átnézete. *A Magyar Orvosok és Természetvizsgálók. Vándorgyűlésének történeti vázlatá és Munkálatai* 30: 526-560.
- KORMOS, T. (1911): *Canis (Cerdocyon) petényii* n. sp. und anderer interessante Funde aus dem Komitat Baranya. *Jahrbuch der Königlich Ungarischen Geologischen Anstalt* 19(4-1911): 167-196.
- KORMOS, T. (1914a): Die phylogenetische und zoogeographische Bedeutung präglazialer Faunen. *Verhandlungen der Zoologisch-botanischen Gesellschaft* 1914: 218-238.
- KORMOS, T. (1914b): Az 1913. évben végzett ásatásaim eredményei; (Über die Resultate meiner Ausgrabungen im Jahr 1913). *A Magyar Állami Földtani Intézet Évi Jelentése az 1913; (Jahresbericht der königlich ungarischen Geologischen Reichsanstalt für 1913)* 498-540 (in Hungarian); 559-604 (in German).
- KORMOS, T. (1920): Die präglazialen Bildungen des Villányer Gebirges und ihre Fauna. *Jahresbericht der königlich ungarischen Geologischen Reichsanstalt* 1916: 448-466.
- KORMOS, T. (1930): Új adatok a püspökfürdői Somlyóhegy preglaciális faunájához (Beiträge zur Präglazialfauna des Somlyoberges bei Püspökfürdő). *Állattani Közlemények* 27(1-2): 40-62.
- KORMOS, T. (1930 [1931]): Diagnosen neuer Säugetiere aus den oberpliozänen Fauna des Somlyóberges, Püspökfürdő. *Annales Musei Nationalis Hungarici* 27: 237-246.
- KORMOS, T. (1934): Az eurázsiai nyulak származástani problémája (Zur Frage der Abstammung eurasiatischer Hasen). *Állattani Közlemények* 31(1-2): 65-78.
- KOROTKEVICH E. L. (1988): *The history of formation of the Hipparion fauna of Eastern Europe*. Naukova Dumka, Kiev, 160 pp. (in Russian)
- KOUFOS, G. D., KOSTOPOULOS, D. S. & VLACHOU, T. D. (2005): Neogene/Quaternary mammalian migrations in Eastern Mediterranean. *Belgian Journal of Zoology* 135(2): 181-190.
- KOWALSKI, K. (1958a): An early Pleistocene fauna of small mammals from the Kadzielnia Hill in Kielce (Poland). *Acta Palaeontologica Polonica* 3: 1-47.
- KOWALSKI, K. (1958b): Altpleistozäne Kleinsäugerfauna von Podumica im Norddalmatien. *Palaeontologia Jugoslavica* 2: 1-30.



- KOWALSKI, K. (1964): Paleoekologia ssaków pliocenu i wczesnego plejstocenu Polski. *Acta Theriologica* 8(4): 73-88.
- KOWALSKI, K. (1977): Mammalia, In CZERMINSKI, J. (ed.), *Geology of Poland, Volume II, Catalogue of fossils, Part 3a Cainozoic, Publishing House Wydawnictwa Geologiczne, Warsaw*, 97-100.
- KRETZOI, M. (1941): Ósemlősmaradványok Bétfiáról; (Die unterpleistozäne Säugetierfauna von Bétfia bei Nagyvárad). *Földtani Közlöny* 71: 235-261 (in Hungarian); 308-335 (in German).
- KRETZOI, M. (1954): Bericht über die calabrische (villafranchische) Fauna von Kislang, Kom. Fejér. *Állami Földtani Intézet Évijjelentése az 1953* 1: 239-265.
- KRETZOI, M. (1955): *Promimomys* cor n. g. n. sp., ein altertümlicher Arvicolide aus dem ungarischen Unterpleistozän. *Acta Geologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 3(1-3): 89-94.
- KRETZOI, M. (1956a): Újabb gyűjtések a Villányi-hegység gerinces-lelőhelyein. *A Magyar Állami Földtani Intézet Évijjelentése az 1954*, 81-91.
- KRETZOI, M. (1956b): Die altpleistozänen Wirbeltierfaunen des Villányer Gebirges. *Geologica Hungarica, series Palaeontologica* 27: 1-264.
- KRETZOI, M. (1959): Insectivoren, Nagetiere und Lagomorphen der jüngstpliozänen Fauna von Csarnóta im Villányer Gebirge (Südungarn). *Vertebrata Hungarica* (1), 2: 237-246.
- KRETZOI, M. (1962): Fauna und Faunenhorizont von Csarnóta. *A Magyar Állami Földtani Intézet Évi Jelentése az 1959*, 344-395.
- KRETZOI, M. (1965): Die Nager und Lagomorphen von Voigtstedt in Thüringen und ihre chronologische Aussage. *Paläontologische Abhandlungen* 2(3): 587-660.
- LISOVSKY A. A. (2004): Contribution to age determination of pikas (Lagomorpha, Ochotonidae, *Ochotona*). – *Russian Journal of Theriology* 3 (1): 43-48.
- LÓPEZ-MARTÍNEZ, N. (1974a): Taux taxonomique d'évolution dans l'ordre des Lagomorphes (Mammalia). *Bull. Soc. Géol. France* 7, 16 (4): 422-430.
- LÓPEZ-MARTÍNEZ, N. (1974b): *Evolution de la lignée d'Ochotonidés Piezodus-Prolagus dans le Cénozoïque d'Europe Sud-Occidentale*. Thèse Univ. Sci. Tech. Languedoc, Académie Montpellier, 165 pp.
- LÓPEZ-MARTÍNEZ, N. (1976): Lagomorphs of the Turolian from Pikermi (Greece). *Proc. Koninkl. Nederl. Akad. Wetensch.* 79 (4): 235-244.
- LÓPEZ-MARTÍNEZ, N. (1977): Nuevos Lagomorfos (Mammalia) del Terciario y Cuaternario de España. *Trabajos Neógeno-Cuat.* 8: 8-45.
- LÓPEZ-MARTÍNEZ, N. (1989): *Revisión sistemática y bioestratigráfica de los Lagomorpha (Mammalia) del Terciario y Cuaternario inferior de España*. Mem. Museo Paleont. Univ. Zaragoza, 3: 342 pp.
- LÓPEZ-MARTÍNEZ, N. (2001): Palaeobiogeographical history of *Prolagus*, an European Ochotonid. *Lynx, n.s.* 32/2001: 215-231.



- LÓPEZ-MARTÍNEZ, N. (2008): The lagomorph fossil record and the origin of the European rabbit, *In* P.C. ALVES, N. FERRAND, & K. HACKLÄNDER (eds.), *Lagomorph Biology: Evolution, Ecology, and Conservation*. Springer Verlag, 27-46.
- LÓPEZ-MARTÍNEZ, N. & THALER, L. (1975): Biogéographie, évolution et compléments à la systématique du groupe d'Ochotonidés Piezodus-Prolagus dans le cénozoïque d'Europe Sud-Occidentale. *Bull. Soc. Géol. France*, Paris, 7, 17 (5): 850-866.
- LOURENS, L. J., ANTONARAKOU, A., HILGEN, F. J., VAN HOOF, A. A. M., VERGNAUD-GRAZZINI, C. & ZACHARIASSE, W. (1996): Evaluation of the Plio-Pleistocene astronomical timescale. *Paleoceanography* 11: 391-413.
- LOŽEK, V. (1964): Quartärmollusken der Tschechoslowakei. *Rozpravy Ústředního Ústavu. Geologického* 31: 1-374.
- LUNGU A. N. (1981): *Hipparion fauna of middle Sarmatian of Moldavia (Insectivora, Lagomorpha and Rodentia)*. Shtiintsa Press, Kishinev, 138 pp. (in Russian)
- LYCHEV, G. F. & SAVINOV, P. F. (1974): Late Pliocene lagomorphs and rodents of Kiikbay. – *In* Materials on the history of fauna and flora of Kazakhstan, Almaty, 6: 39-57. (in Russian).
- LYON M. N. (1904): Classification of hares and their allies. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 45: 321-447.
- MATTHEE, C. A., VAN VUUREN, B.J., BELL D. & ROBINSON T. J. (2004): A molecular supermatrix of the rabbits and hares (Leporidae) allows for the identification of five intercontinental exchanges during the Miocene. *Systematic Biology* 53: 433–447.
- MAUL, L. (2007): Erster Nachweis von *Hypolagus* (Leporidae, Mammalia) in der unterpleistozänen Fundstelle Untermaßfeld (Thüringen, Mitteldeutschland). *Beiträge zur Geologie von Thüringen, Neue Folge* 14: 215-233.
- MAUL, L. C., HEINRICH, W.-D., PARFITT, S. A. & PAUNESCU, A.-C. (2007): Comment on the correlation between magnetostratigraphy and the evolution of *Microtus* (Arvicolidae, Rodentia, Mammalia) during the Early and early Middle Pleistocene. *Courier Forschungs-Institut Senckenberg* 259: 243-263.
- MCKENNA, M. C. & BELL, S. K. (1997): *Classification of mammals above the species level*. Columbia University Press, New York. 631 pp.
- MEIN, P. & AYMAR, J. (1984): Découvertes récentes de mammifères dans le Pliocène du Roussillon. Note préliminaire. *Nouvelles Archives du Museum d'histoire naturelle* 22: 69-71.
- MELIK-ADAMYAN G. U. (1986): New data on the Pliocene terrestrial vertebrates of Armenian SSR. *Doklady Akademii Nauk Armyanskoy SSR* 83 (3): 135-139. (in Russian)
- MELIK-ADAMYAN G. U., KUROCHKIN E. N. & CHKHIKVADZE V. M. (1988): New data on the Pliocene fauna of Nurnus in Armenia and description of the new fossil subspecies of Caspian terrapin. *Vestnik Zoologii* 6: 71-74. (in Russian)



- MENG, J., HU, Y-M. & LI, C-K. (2005): *Gobiolagus* (Lagomorpha, Mammalia) from Eocene Ula Usu, Inner Mongolia, and comments on Eocene lagomorphs of Asia. *Palaeontologia Electronica* 8 (1): 7A 1-23.
- MEYER, H. VON (1851): Mittheilungen an Professor Bronn gerichtet. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefakten-Kunde* 1851, 677-680.
- MONTUIRE, S., MARIDET O. & LEGENDRE S. (2006): Late Miocene – Early Pliocene temperature estimates in Europe using rodents. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Paleoecology* 238: 247-262.
- MUSIL, R. (1965): Aus der Geschichte der Stránská skála. *Acta Musei Moraviae* 50: 75-106.
- MUSIL, R. (1968): Neue Ergebnisse der Forschungen an der Lokalität Stránská skála. *Acta Musei Moraviae* 53: 139-162.
- MUSIL, R. (1972): Die Geschichte der Pleistozänforschung an der Lokalität Stránská skála (1910 - 1945). *Anthropos* 20 (N. S. 12): 9 - 14.
- MUSIL, R., KARÁSEK, J., NEHYBA, S., PELÍŠEK, J., SMOLÍKOVÁ, L., KAHLKE, H.-D., IVANOV, M., MLÍKOVSKÝ, J., KOVANDA, J., SVOBODOVÁ, H., PŘICHYSTAL, A., STRNAD, M., VALOCH, R. & PATOU-MATHIS, M. (1995): *Stránská skála Hill. Excavation of open-air sediments 1964-1972*. *Anthropos*, 26, (N.S. 18), Brno, 213 pp.
- MUSIL, R. & VALOCH, K. (1968): Stránská skála: its Meaning for pleistocene Studies. *Current Anthropology* 9(5): 534-539.
- NADACHOWSKI, A. (1990): Lower Pleistocene rodents of Poland: faunal succession and biostratigraphy. *Quartärpaläontologie* 8: 215–223.
- NADACHOWSKI, A. (1998): Faunal succession of small mammal assemblages at the Pliocene-Pleistocene boundary in Poland, In T. VAN KOLFSCHOTEN & P.L. GIBBARD (eds.), *The dawn of the quaternary*. Mededelingen Nederlands Instituut voor Toegepaste Geowetenschappen TNO 60: 281–286.
- NESIN V. A. (1996): Lower Pliocene rodents of Ukraine and problems of Pontian biostratigraphy. *Acta Zoologica Cracoviensia* 39 (1): 395-399.
- NESIN V. A. & NADACHOWSKI A. (2001): Late Miocene and Pliocene small mammal faunas (Insectivora, Lagomorpha, Rodentia) of Southeastern Europe. *Acta Zoologica Cracoviensia* 44 (2): 107-135.
- NESIN, V. A. & REKOVETS, L. I. (1993): Microtheriofauna of the Pliocene localities Shirokino and Obukhovka, In TOPACHEVSKYI, V.A. (eds.), *Mammals of the Ukraine*, Kiev, Naukova dumka, 23–39. (in Russian)
- OGG, J. G. & PILLANS, B. (2008): Establishing Quaternary as a formal international Period/System. *Episodes* 31: 255-259.
- OGNEV S. I. (1940): *Mammals of the USSR and adjacent countries. IV. Rodents*. Izvestii Akademii Nauk SSSR, Moscow, Leningrad, 615pp.
- PALACIOS, F. (1989): Biometric and morphologic features of the species of the genus *Lepus* in Spain. *Mammalia* 53(2): 227-264.





- PALACIOS, F. & LÓPEZ-MARTÍNEZ, N. (1980): Morfología dentaria de las liebres europeas (Lagomorpha, Leporidae). *Doñana Acta Vertebrata* 7(1): 61-81.
- PALMER, T. S. (1904): *Index Generum Mammalium: a list of the genera and families of mammals*. North American Fauna, No. 23. U.S. Department of Agriculture, Washington, 984 pp.
- PALOMBO, M. R., AZANZA, B. & ALBERDI, M. T. (2002): Italian mammal biochronology from the Latest Miocene to the Middle Pleistocene: a multivariate approach. *Geologica romana* 36(2000-2002): 335-368.
- PARTRIDGE, T. C. (1997): Reassessment of the position of the Plio- Pleistocene boundary: Is there a case for lowering it to the Gauss-Matuyama palaeomagnetic reversal?. *Quaternary International* 40(1): 5-10.
- PETÉNYI, S. J. (1864): A beremendi mézskőbánya természetrajz-és őslénytanilag Petényi Salamon által leírva, In KUBINYI, F. (ed.), *Petényi S. János Hátrahagyott munkái*. Magyar Tudományos Akadémia, Pest, 35-81.
- PICTET, F. J. (1853): *Traite de paleontologie, ou, Histoire naturelle des animaux fossiles consideres dans leurs rapports zoologiques et geologiques*. Vol. 1. J. B. Baillière, Paris, 584 pp.
- PIDOPLICHKO I. G. (1938): *Materials for the study of the fossil fauna of the Ukrainian SSR, vol. 1*. Vid-vo AN URSSR, Kiev, 176 pp. (in Ukrainian)
- POPOV, V. V. (1988): Middle Pleistocene small mammals (Mammalia: Insectivora, Lagomorpha, Rodentia) from Varbeshnitsa (Bulgaria). *Acta Zoologica Cracoviensia* 31(5): 193-234.
- POPOV, V.V. 2004. Pliocene small mammals (Mammalia, Lipotyphla, Chiroptera, Lagomorpha, Rodentia) from Muselievo (North Bulgaria). *Geodiversitas* 26(3): 403-491.
- QIU, Z. (1987): The Neogene mammalian faunas of Ertemte and Harr Obo in Inner Mongolia (Nei Mongol), China. 6: Hares and pikas – Lagomorpha. Leporidae and Ochotonidae. *Senckenbergiana lethaea* 67: 375–399.
- QIU Z. (1996): *Middle Miocene micromammalian fauna from Tunggur, Nei Mongol*. Science Press, Beijing, 216 pp.
- RABEDER, G. (1981): Die Arvicoliden (Rodentia, Mammalia) aus dem Pliozän und dem älteren Pleistozän von Niederösterreich. *Beitr. Paläont. Österr.* 8: 1-373.
- RABEDER, G. (1983): Neues von Höhlenbären. Zur Morphogenetik der Backenzähne. *Die Höhle* 34(2): 67-85.
- RABEDER, G. & VERGINIS, S. (1987): Die plio-pleistozänen Lößprofile von Stranzendorf und Krems (Niederösterreich). *Griech. Geogr. Ges., 1. Panhellenische Geographen-Tagung Athen* 9: 285-306.
- RABEDER, G. & TSOUKALA, E. (1990): Morphodynamic analysis of some cave-bear teeth from Petralona cave (Chalkidiki, North-Greece). *Beiträge zur Paläontologie von Österreich* 16: 103-109.





- RADULESCO, C. & SAMSON, P. (1967): Contribution à la connaissance du complexe faunistique de Malusteni-Beresti (Pléistocène inférieur), Roumanie I. Ord. Lagomorpha, Fam. Leporidae. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 9: 544-563.
- RĂDULESCU C. & SAMSON P.-M. (1995): The mammals of the Dacian, in MARINESCU F. & PAPAIAPOPOL I. (eds), *Dacien chronostratigraphie und Neostratotypen Neogen der Zentrale Paratethys*, București, Editure Academiei Române, 530 pp.
- REKOVETS, L. I. (1985): *Microtheriofauna of Desna-Dnepr Late Paleolithic*. Naukova Dumka, Kiev, 166 pp. (In Russian)
- REUMER, J. W. F. & WESSELS, W. (eds.) (2003): *Distribution and migration of Tertiary mammals in Eurasia*. *Deinsea*, vol. 10: 1-576.
- ROBINSON, T. J. & MATTHEE, C. A. (2005): Phylogeny and evolutionary origins of the Leporidae: a review of cytogenetics, molecular analyses and a supermatrix analysis. *Mammal Review* 35: 231-247
- RÖSSNER, G. & HEISSIG, K. (eds.) (1999): *The Miocene Land Mammals of Europe*. Dr. Friedrich Pfeil Verlag, Munich, 516 pp.
- SEN, S. (1976): *Le gisement pliocene de Çalta (Ankara, Turquie) et sa faune de Rongeurs*. These Univ. Paris, 6, 91 pp.
- SEN, S. (1977): First Study of A Pliocene Rodent Fauna From Anatolia. *Bulletin of the Mineral Research and Exploration Institute of Turkey* 89: 84-89.
- SEN S. (1998): Pliocene vertebrate locality of Çalta, Ankara, Turkey. 4. Rodentia and Lagomorpha. *Geodiversitas* 20: 359-378.
- SEN S. (2003): Lagomorpha, In FORTELIUS M., KAPPELMAN J., SEN S. & BERNOR R. L. (eds.), *Geology and Paleontology of the Miocene Sinap Formation, Turkey*, Columbia University Press, New York, 163-178.
- SHEVCHENKO A. I. (1965): Faunal complexes of small mammals from Upper Cenozoic deposits in the South-Western part of the Russian Plain. *Stratigraficheskoe znachenie antropogennoy fauny melkikh mlekopitayushchikh*, Nauka, Moscow, 7-59. (in Russian)
- SHI, N. (1994): The Late Cenozoic Stratigraphy, Chronology, Palynology and Environmental Development in the Yushe Basin, North China. *Striae* 36: 1-90.
- SHUSHPANOV, K. I. (1977): Remains of lagomorphs (genera *Pliolagus* and *Lepus*) from the Upper Pliocene of Southern Moldova and Ukraine. *Izvestia Akademii Nauk Moldavskoi SSR* 6: 59-63. (In Russian)
- SCHREUDER, A. (1937): *Hypolagus* from the Tegelen clay; with a note on recent *Nesolagus*. *Archives Néerlandaises de Zoologie* 2 (2/3): 225-239.
- SIMIONESCU I. (1930): Vertebratele Pliocene de la Mălușteni (Covurlui). *Academia Română, Publicațiile Fondului „Vasile Adamachi”* 9 (49): 1-69.
- SIMIONESCU, I. (1932): Les vertébrés pliocène de Berești. *Bulletin de la Société Roumaine de Géologie* 1: 215-228.



- SPRINGER, M. J., STANHOPE, M. J., O. MADSEN O. & DE JONG, W. W. (2004): Molecules consolidate the placental mammal tree. *Trends in Ecology & Evolution* 19: 430–438.
- SUC, J.-P., BERTINI, A., LEROY, S.A.G. & SUBALLYOVA, D. (1997): Towards the lowering of the Pliocene/Pleistocene boundary to the Gauss-Matuyama Reversal. *Quaternary International* 40(1): 37-42.
- SULIMSKI, A. (1962): O nowym znalezisku kopalnej fauny kregowców w okolicy Działoszyna. *Przegląd Geologiczny* 10: 219-223.
- SULIMSKI, A. (1964): Pliocene Lagomorpha and Rodentia from Węże 1 (Poland). *Acta Paleontologica Polonica* 9 (2): 149-262.
- SYCH, L. (1965): Fossil Leporidae from the Pliocene and the Pleistocene of Poland. *Acta zoologica cracoviensia* 10(1): 1-88.
- SYCH, L. (1966): Correlation of tooth measurements in leporids. On the significance of the coefficient of correlation in the studies of microevolution. *Acta Theriologica* 11: 41-54.
- SYCH, L. (1967): Unworn teeth of *Hypolagus brachygnathus* Kormos (Leporidae, Mammalia). *Acta zoologica cracoviensia* 12(2): 19-26.
- SYCH, L. (1977): Evolutionary Trends in the Dentition of Lagomorpha. *Acta Zoologica Cracoviensia* 22: 1–11.
- SYCH, L. (1980): Lagomorpha (Mammalia) from the Pliocene and Early Pleistocene of Poland. *Folia Quaternaria* 51: 57-64.
- SYCH, L. & SYCH, B. (1976): An Evolutionary Interpretation of Several Ontogenetic Stages of the Tooth Development in Rabbit. *Acta Zoologica Cracoviensia* 21: 33-43.
- TARASOV P. P. (1950): On the ecology of Pallas pika. *Byulleten Moskovskogo Obshchestva Ispytatelei Prirody, Otdel Biologicheskiiy* 55: 35-42. (in Russian)
- TEDFORD, R. H., FLYNN, L. J., QIU, Z., OPDYKE, N. D. & DOWNS, W. R. (1991): Yushe Basin, China: paleomagnetically calibrated mammalian biostratigraphic standard for the Late Neogene of eastern Asia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 11(4): 519-526.
- TERZEA, E. (1996): Biochronology of the Pleistocene deposits at Betfia (Bihar, Romania). *Acta Zoologica Cracoviensia* 39(1): 534-540.
- TERZEA E. (1997): Biochronologie du Pliocène du bord méridional du bassin Dacique (Roumanie), In AGUILAR J.-P., LEGENDRE S. & MICHAUX J. (eds.), *Actes du Congrès BiochroM'97*, Mémoires et Travaux de l'EPHE, Institut de Montpellier, 21: 649-660.
- TERZEA, E. & BORONEANT, V. (1979): Découverte d'une faune de mammifères pliocènes à Ciuperceni (dép. de Teleorman). Remarques sur deux espèces inconnues en Roumanie. *Travaux de l'Institut de Spéléologie "Emile Racovitza"* 18: 171-184.
- TESAKOV A. S. (2004): *Biostratigraphy of Middle Pliocene - Eopleistocene of Eastern Europe (based on small mammals)*. Moscow: Nauka, 247 pp. (in Russian)
- TESAKOV A. S. & AVERIANOV A. O. (2002): *Prolagus* (Lagomorpha, Prolagidae) from the Pliocene of Moldova and Ukraine. *Paleontological Journal* 36(1): 80-86.



- THENIUS, E. (1948): Fischotter und Bisamspitzmaus aus dem Altquartär von Hundsheim in Niederösterreich Sitz. *Sitzungsberichte der österreichischen Akademie der Wissenschaften in Wien (Math.-Naturw. Kl.)* 157: 187-202.
- TJUTKOVA, A. L. (1992): Rodents and lagomorphs of the Late Pliocene Kiikbay fauna (southeastern Kazakhstan). *Paleontological Journal* 4: 118-124. (in Russian)
- TJUTKOVA, A. L. & KAIPOVA, G. O. (1995): Late Pliocene and Eopleistocene micromammal faunas of southeastern Kazakhstan. *Acta zoologica cracoviensia* 39(1): 549-557.
- TOBIEN, H. (1974): Zur Gebisstruktur, systematik und evolution der genera *Amphilagus* und *Titanomys* (Lagomorpha, Mammalia) aus einigen Vorkommen im jüngeren Tertiär Mittel- und Westeuropas. *Mainzer Geowissenschaften Mitteilung* 3: 95–214.
- TOBIEN, H. (1975): Zur Gebisstruktur, systematik und evolution der genera *Piezodus*, *Prolagus* und *Ptychoprolagus* (Lagomorpha, Mammalia) aus einigen Vorkommen im jüngeren Tertiär Mittel- und Westeuropas *Notizblatt des Hessischen Landesamtes für Bodenforschung zu Wiesbaden* 103: 103–186.
- TOMIDA Y. & JIN, C. Z. (2002): Morphological evolution of the Genus *Pliopentalagus* based on the fossil material from Anhui Province, China: a preliminary study. *National Science Museum monographs* 22: 97-107.
- TOMIDA Y. & JIN, C. Z. (2004): *Aztlanolagus* (Lagomorpha, Mammalia) revisited: origin, migration, evolution, and taxonomy. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24(3 Suppl): 121A.
- TOMIDA Y. & JIN, C. Z. (2009): Two new species of *Pliopentalagus* (Leporidae, Lagomorpha) from the Pliocene of Anhui Province, China, with a revision of *P. huainanensis*. *Vertebrata Palasiatica* 47(1): 53-71.
- TOPACHEVSKY V. A. & SKORIK A. F. (1977): The first findings of big ochotonids of the genus *Ochtonoides* Teil. de Chard. et Young (Lagomorpha, Lagomyidae) and the review of the Lagomyidae in eastern Europe. *Vestnik Zoologii* 6: 45-52. (in Russian)
- TOPACHEVSKY V. A., NESIN V. A. & TOPACHEVSKY I. V. (1993): First findings of *Pseudomeriones abbreviatus* (Rodentia, Gerbilidae) and problematic *Pseudobellatona relict*a (Lagomorpha, Ochotonidae) in the Upper Meotian and Pontian in the northern part of east Paratethis. *Doklady Akademii Nauk Ukrainy* 4: 161-164. (in Russian)
- ÜNAY, E. & DE BRUIJN, H. (1998): Plio-Pleistocene rodents and lagomorphs from Anatolia, Central Turkey, In KOLFSCHOTEN, T. VAN & GIBBARD, P. L. (eds.), *The Dawn of the Quaternary. (Proceedings of the SEQS-EuroMam Symposium 1996)*, Mededelingen Nederlands Instituut voor Toegepaste Wetenschappen TNO, 60: 431-466.
- VOORHIES, M. R. & TIMPERLEY, C. L. (1997): A new *Pronotolagus* (Lagomorpha: Leporidae) and other leporids from the Valentine Railway Quarries (Barstovian, Nebraska), and the Archaeolaginae-Leporinae transition. *Journal of Vertebrate Paleontology* 17(4): 725-737.



- WEERD, A. VAN DE, REUMER, J. W. F. & VOS, J. DE (1982): Pliocene mammals from Apolakkia Formation (Rhodes, Greece). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Series B*, 85: 89–112.
- WHITE, J. A. (1991): North American Leporinae (Mammalia: Lagomorpha) from Late Miocene (Clarendonian) to latest Pliocene (Blancan). *Journal of Vertebrate Paleontology* 11(1): 67-89.
- WHITE, J. A. & MORGAN, N. H. (1995): The Leporidae (Mammalia: Lagomorpha) from the Blancan (Pliocene) Taunton Local fauna of Washington. *Journal of Vertebrate Paleontology* 15(2): 366-374.
- WIBLE, J. R. (2007): On the Cranial Osteology of the Lagomorpha. *Bulletin of Carnegie Museum of Natural History* 39: 213-234.
- WOLSAN, M. (1989): Zajączaki, Lagomorpha, In KOWALSKI, K. (ed.), *Historia i ewolucja lądowej fauny Polski. Folia Quaternaria* 59-60. Kraków, 145-150.
- XUE, X., ZHANG, Y. & YUE, L. (2006): Paleoenvironments indicated by the fossil mammalian assemblages from red clay-loess sequences in the Chinese Loess Plateau since 8.0 Ma B.P. *Science in China, Series D: Earth Science* 49(5): 518-530.
- YURGENSON, P. B. (1939): To the ecology of the pika *Ochotona alpina* Pallas in the Eastern Altai, In MAKAROV, V. N. (ed.) *Scientific and Methodic Notes of the Main Administration on Natural Reserves*, Moskva, Isdatel'stvo Glavnogo Upravleniya po Zapovednikam 5: 122-130. (in Russian)
- ZHENG, S. H. & LI, Y. (1982): Some Pliocene lagomorphs and rodents from Loc. 1 of Songshan, Tianzu Xian, Gansu Province. *Vertebrata PalAsiatica* 20(1): 35-44. (in Chinese with English abstract)
- ZHOU, X. (1988): Miocene ochotonid (Mammalia, Lagomorpha) from Xinzhou, Shanxi. *Vertebrata PalAsiatica* 26: 139-148.