

**Univerzita Karlova v Praze**  
**Přírodovědecká fakulta**

**Teoretická a evoluční biologie**



**Mgr. Jan Wagner**

Pojetí druhu u medvědovitých (Ursidae): praktická, historická a teoretická perspektiva

Concept of species in bears (Ursidae): practical, historical, and theoretical viewpoint

Disertační práce

Školitel/Supervisor: Prof. RNDr. Oldřich Fejfar, CSc.

Školitel-konzultant/Supervisor-consultant: Prof. RNDr. Ivan Horáček, CSc.

Praha, 2012

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu. Souhlasím s tím, aby tato práce byla zpřístupněna veřejnosti ke studijním účelům.

V Praze, 21.05. 2012

Jan Wagner

## **Poděkování**

Je mou radostnou povinností na tomto místě poděkovat všem, kteří mne svou laskavostí a moudrostí podporovali během mých studií a bez nichž by tato práce nemohla nikdy vzniknout. Na prvním místě bych tak rád poděkoval svým rodičům, kteří mou zálibu v kostech a zubech vyhynulých medvědů nejen tolerovali, ale dokonce podporovali. Dále bych chtěl poděkovat svým učitelům Prof. Oldřichu FEJFAROVÍ (Ústav geologie a paleontologie PřF UK) a Prof. Ivanu HORÁČKOVÍ (Katedra zoologie PřF UK), kteří mne radou i pomocí doprovázeli během mého celého studia, uvedli mne do tajů paleontologických věd a laskavě mi pomohli pokaždé, kdy toho bylo třeba. Bez jejich velkorysosti a zájmu o můj odborný růst bych nikdy nemohl získat vědomosti, které mi umožnily napsat tuto práci.

Má vděčnost a poděkování také patří řadě přátel a kolegů, kteří mi během uplynulých let pomáhali radou i činem. Za všechny bych chtěl jmenovat alespoň RNDr. Stanislava ČERMÁKA (Geologický ústav AV ČR, v. v. i.) a RNDr. Borise EKRTA (Paleontologické oddělení, Národní muzeum Praha), jejichž pomoc a podpora pro mne byly zcela zásadní. Rád bych také na tomto místě poděkoval Prof. Gennadymu F. BARYSHNIKOVÍ (Zoologický institut RAN) za mnohé cenné diskuze a rady týkající se výzkumu fosilních medvědů. Má vděčnost patří i všem jednotlivcům a institucím, kteří mi zpřístupnili studijní materiál a byli mi nápomocni při jeho zpracování.

Tato práce vznikla za finanční podpory výzkumného záměru č. AV0Z30130516 Geologického ústavu AV ČR, výzkum materiálu uloženého ve sbírkách Natural History Museum (London) byl umožněn díky podpoře SYNTHESYS Project no. GB-TAF-3707.

...  
abych  
důvěřivě a pokojně  
radovat mohl se z toho,  
čemu nerozumím  
a co neznám  
a co snad nikdy nepoznám  
a co snad nikdy nepochopím.  
**Roman Brandstaetter**  
Poražený Faust

## Abstrakt

Předkládaná disertace se zabývá taxonomickou diverzitou a fylogenezí medvědovitých (Mammalia, Ursidae) a otázkami vlivu měnících se teoretických a metodických konceptů v taxonomii na její praktické uskutečňování a naopak. Tato otázka je řešena z různých pohledů. Podávám kritický přehled názorů na druhovou a infraspecifickou klasifikaci u medvědovitých od r 1758 po současnost a zabývám se vzájemným ovlivňováním této klasifikace a teoretického konceptu druhu platného v daném období. Praktická část je prezentována studii taxonomického a fyletického postavení vybraných druhů medvědů od pliocénu po střední pleistocén, založených na studiu fosilního dentálního materiálu. Výsledkem těchto studií je, vedle revize některých tradičních taxonomických konceptů, také model popisující druhovou diverzifikaci u ursinných medvědů.

V předevolučním období byly druhy medvědů chápány jako přirozené neměnné taxony. Byly chápány většinou poměrně široce a jejich vnitrodruhová variabilita byla popisována pomocí variet (ty většinou nelze jednoznačně identifikovat s poddruhy či infrasubspecifickými taxony tak, jak je chápeme dnes), které však byly považovány za kvalitativně odlišné od druhu. V post-Darwinovském období se koncept druhu příliš nemění (přínejmenším v synchronním pohledu). Významnou změnu však prodělal koncept poddruhu, který, chápán jako před-druh, je kvalitativně staven na úroveň druhu a liší se pouze stupně pokročilosti evolučních procesů. Zhruba mezi léty 1890 a 1930 dochází k výraznému nárůstu popisů nových druhů a poddruhů, přičemž hladina rozlišování byla často vedena na úrovni variability dnes považované za infraspecifickou. Ve 40. letech nastupuje nová taxonomická škola, spojená s populačním myšlením a konceptem biologického druhu. Ta se staví odmítavě k předchozí tradici a radikálně snižuje počet druhů považovaných za platné. Tato škola dominuje taxonomii zhruba do konce 20. století, kdy nastupuje opět nový přístup. Ten využívá především kladistickou analýzu a pracuje s na ní založeným konceptem fylogenetického druhu. Tento přístup vede, mimo jiné, k opětovnému přehodnocování formálních kritérií pro rozeznávání druhů a s tím k opětovnému nárůstu uznávaných platných druhů.

Výše zmíněné změny v teoretických a metodologických přístupech se samozřejmě odrážely také v názorech na taxonomii a fylogenetické postavení fosilních taxonů. Konfrontací historického pohledu s výsledky má vlastní analýzy založené na studiu konkrétního materiálu svrchnobiharských medvědů, především ze Střední Evropy, byly získány následující závěry: (1) většina nálezů medvědů z tohoto období náleží k druhu *U. deningeri* a nese již většinu spelaeoidních apomorfí, (2) *U. suessenbornensis*, *U. e. gombaszogensis* a *U. savini* byly synonymizovány s *U. deningeri*, (3) byla potvrzena přítomnost arktoidních medvědů na lokalitách Chlum IV a Sackdilling, a patrně také Kövesvárad a Voigtstedt, což dokazuje sympatrický výskyt obou kladů v Evropě během svrchního boharu a (4) na základě srovnání byla falsifikována možnost, že by *U. savini* byl předek *U. deningeri*.

Další pozornost byla věnována plio-pleistocénním medvědům, ze skupiny *U. gr. minimus-thibetanus*. Na lokalitě Villány 3 byla prokázána přítomnost předstvitelů této skupiny určeného jako *Ursus* aff. *thibetanus*. Jeho přítomnost je patrně důsledkem nové migrační vlny z Asie okolo hranice viláň/bihar. Jeho výskyt byl však patrně jen epizodický, neboť nebyla prokázána přítomnost těchto medvědů v Evropské raném pleistocénu. Na základě taxonomického přeurčení medvědů z lokality Šandalje 1 byla tato lokalita nově určena jako toringská. Revize pliocénních medvědů potvrdila výskyt přínejmenším dvou druhů v Evropě v tomto období.

Speciální dynamika uvnitř skupiny jeskynních a černých medvědů dobře odpovídá gradualistickému modelu. Naproti tomu, speciální události vedoucí ke vniku těchto morfofyletických skupiny, stejně jako většiny ostatních, byly spojeny se vznikem evoluční novinky umožňující kvalitativně odlišnou reakci na evoluční tlaky. To indikuje současné působení gradualistických i punktualistických procesů vedoucích k fenotypovým změn v historii ursinných medvědů.

## Abstract

The present thesis surveys topic of taxonomic diversity and phylogeny of bears (Mammalia, Ursidae) and aspects of its contextual setting under effects of changing conceptual and methodological viewpoints. This problem is studied from several perspectives. The historical perspective is represented by a critical overview of the history of specific and infraspecific classification of bears with special respect to mutual influences of this classification and theoretical concepts of species accepted in particular periods. The perspective of material approach is exemplified by a material-based study of taxonomical and phyletic status of selected Pliocene to Middle Pleistocene ursine taxa. Along with deconstruction of some traditional hypotheses this produced a model explaining species diversification in ursine bears and its discussion in terms of factual relevance of included background concepts.

In the pre-evolutionary period the bear species were usually understood broadly, as incipient immanent entities, yet exhibiting obvious certain infraspecific variability. This was established using definitions of varieties (mostly not identifiable with present subspecies or infraspecific taxa) considered as unstable modes of particular species. Although, in the post-Darwinian period, the concept and taxonomic treatment of species did not change essentially, significance of the infraspecific variation and its taxonomic meaning grew considerably. The concept of subspecies – the pre-species entities indicating evolutionary dynamics of a species, enriched praxis of taxonomical analyses considerably. Approximately from 1890 to 1930, a large number of new species and subspecies were described, using nominalistic approach, yet mostly based on the differences today interpreted as infrasubspecific. A new taxonomy in 40's, operating with the biological concept of species, brought a strong critical revision upon vast majority of these taxa and the number of valid species declined significantly. This viewpoint and its classification products dominated till the end of 20<sup>th</sup> century. Since then the taxonomical praxis, operating with formal tools of the cladistic analyses and phylogenetic concept of species, brought a new wave of changes. Among other, this new viewpoint leads to repeated increase in number of valid species.

Naturally, the above mentioned conceptual and methodological shifts considerably influenced also the concepts and ideas of diversity of bear fossil record and its phylogenetic meaning. I confronted the historical issue of these topics with results of my own material-based analysis and taxonomical revision of the Late Biharian bears, mostly from Central Europe. Its outputs suggest that (1) most of the bear remains from this period represent *U. deningeri* which exhibits already most of the spelaeoid apomorphies, (2) *U. suessenbornensis*, *U. e. gombaszogensis* and *U. savini* are synonyms to *U. deningeri*, (3) the presence of arctoid bears in localities Chlum IV and Sackdilling and most probably also Kövesvárad and Voigtstedt suggest sympatry of two different clades in European Biharian stage, while (4) *U. savini* was excluded as a possible ancestor of *U. deningeri*.

The taxonomic diversity of Plio-Pleistocene bears of Europe is further supplemented with another clade: *Ursus* aff. *thibetanus* identified in Villány 3. Its appearance suggests an immigration of this clade from Asia near the Villanyian/Biharian boundary, yet its presence in Europe was probably temporal only as no other positive evidence of *Ursus* gr. *minimus-thibetanus* in Early Pleistocene of Europe is available. Based on the bears, the age of locality Šandalje 1 was newly reevaluated as Toringian.

The speciation dynamics within cave bear and black bear lineages correspond well to the gradualistic models. Contrary to it, at the beginning of these, as well as others bear lineages, origin of species bears evolutionary novelties enabling the qualitatively new response to evolutionary pressures indicate the simultaneous effects of the punctualistic processes. In short, the history of European bears was driven by a complicated complex of the factors responded both by gradualistic and punctualistic phenotypic rearrangements.

## OBSAH

<b>1. Úvod</b> .....	<b>6</b>
<b>2. Cíle a struktura práce</b> .....	<b>8</b>
2.1. Cíle práce.....	8
2.2. Struktura práce.....	9
<b>3. Materiál a metod</b> .....	<b>10</b>
3.1. Materiál.....	10
3.2. Metody.....	12
<b>4. Vývoj názorů na druhovou a infraspecifickou variabilitu u medvědotvých</b> .....	<b>14</b>
4.1. 1758 – 1793.....	15
4.2. 1794 – 1858.....	18
4.3. 1859 – 1884.....	25
4.4. 1885 – 1910.....	29
4.5. 1911 – 1936.....	34
4.6. 1937 – 1962.....	38
4.7. 1963 – 1988.....	43
4.8. 1989 – 2011.....	46
4.9. Závěrečné poznámky.....	55
<b>5. Poznámky ke vzniku druhové variability u medvědotvých</b> .....	<b>60</b>
<b>6. Výsledky a diskuze</b> .....	<b>68</b>
6.1. Medvědi středního pleistocénu Evropy.....	68
6.1.1. <i>Ursus</i> gr. <i>arctos</i> .....	68
6.1.2. <i>Ursus</i> gr. <i>deningeri-spelaeus</i> .....	71
6.2. Taxonomické a paleobiogeografické zhodnocení <i>Ursus</i> ex gr. <i>minimus-thibetanus</i> raného pleistocénu Evropy.....	74
6.2.1. <i>Ursus</i> gr. <i>minimus-thibetanus</i> ze svrchního viláně (MN 17) Evropy.....	74
6.2.2. <i>Ursus</i> gr. <i>minimus-thibetanus</i> v biharu Evropy.....	75
6.2.3. Paleobiogeografické implikace.....	76
6.3. Taxonomická diverzita medvědů ( <i>Ursus</i> ) v pliocénu Evropy.....	76
6.3.1. Nejstarší doklady ursinních medvědů v Evropě.....	76
6.3.2. Taxonomie pliocénních ursinních medvědů Evropy.....	77
<b>7. Závěrečné poznámky</b> .....	<b>80</b>
<b>8. Použitá literatura</b> .....	<b>82</b>

## Přílohy

- Příloha 1:** WAGNER J. *et* ČERMÁK S. (accepted): Revision of the early Middle Pleistocene bears (Ursidae, Mammalia) of Central Europe, with special respect to possible co-occurrence of spelaeoid and arctoid lineages.- *Bulletin of Geosciences*. .....**105**
- Příloha 2:** WAGNER J. (2005): Morfometrická charakteristika dentálního materiálu medvědů z jeskyně „Za Hájovnou“, Javoříčský kras.- *Přírodovědné studie Muzea Prostějovska*, 8: 109-142 + appendices on CD. ....**153**
- Příloha 3:** WAGNER J. (2012): A short nomenclatural note to correct spelling of the species-group name “*gombaszögensis*”.- *Quaternaire, Hors-série 2011*, (4): 245. ....**187**
- Příloha 4:** WAGNER J., ČERMÁK S. *et* HORÁČEK I. (2012): The presence of *Ursus ex gr. minimus-thibetanus* in the Late Villányian and its position among the Pliocene and Pleistocene black bears in Europe.- *Quaternaire, Hors-série 2011*, (4): 39–58. ....**188**
- Příloha 5:** WAGNER J. (2006): A list of craniodental material of Pliocene ursids (genus *Ursus*) in the collection of Naturhistorisches Museum Basel.- *Scientific Annals, School of Geology, Aristotle University of Thessaloniki*, 98: 127-139. ....**208**
- Příloha 6:** WAGNER J. (2010): Pliocene to early Middle Pleistocene ursine bears in Europe: a taxonomic overview.- *Journal of the National Museum (Prague), Natural History Series*, 179 (20): 197-215. ....**221**
- Příloha 7:** WAGNER J., LIPECKI G. *et* KRAWCZYK M. (2008): New evidence of *Ursus minimus* from the territory of Poland.- *Stalactite*, 58(2): 78-80. ....**240**
- Příloha 8:** BOSÁK, P., PRUNER P., ZUPAN HAJNA N., HERCMAN H., MIHEVC A. *et* WAGNER J. (2010): Križna jama (SW Slovenia): numerical- and correlated-ages from cave bear-bearing sediments.- *Acta Carsologica*, 39(3): 529-549. ....**243**



## 1. Úvod

Rozdělování organismů pozorovaných v přírodě do jednotlivých druhů a následné vytváření jejich taxonomií představuje tradiční způsob uchopování přírody ve většině lidských společností. Není proto překvapivé, že otázka druhu byla jedním ze základních kamenů botaniky, zoologie a později i paleontologie. Od LINNÉHO lze v systematické zoologii hovořit o formálním vymezení kategorie druhu, což umožnilo kvalitativně nový přístup v rozpoznávání, členění a popisu světa živočichů i rostlin. Od LINNÉHOVA díla byla velká pozornost zoologů směřována právě ke snaze rozčlenit do druhů, popsat a řádně vědecky pojmenovat veškeré známé živočichy. Druhý, neméně význačný moment, který určil směřování zoologie, bylo publikování DARWINOVY evoluční teorie. Od toho okamžiku přibyl taxonomům ještě jeden další úkol: klasifikací vyjádřit současně obraz vývojových vztahů příslušných organismů. Očekávanou součástí rozeznávání a popisu jednotlivých druhů se tak stalo také zohlednění jejich vzájemných evolučních vztahů.

Problematika členění živočichů a hledání jejich fylogenetických vztahů měla však kromě roviny praktické, kterou se zabývaly systematická zoologie a paleontologie, také rovinu teoretickou. Již od LINNÉHO se vedly diskuze na téma co vlastně je druh (jakožto kategorie), jak jej lze vymezit a zda je ten který koncept aplikovatelný na všechny živočichy či jen na vybrané skupiny. Obdobně byly řešeny nejen otázky konkrétních fyletických vztahů a procesů, které mohli vést ke speciaci či extinkci toho kterého konkrétního taxonu, ale v průběhu času se ukázalo nezbytné, udělat objektem vědeckého bádání evoluci jako takovou a snažit se definovat její jednotlivé procesy v teoretické rovině. Pro taxonomy tak vyvstala potřeba tyto jednotlivé koncepty uchopit a nějakým způsobem je začlenit do své vlastní praxe. Je jasné, že názor na počet rozlišitelných druhů dané skupiny se bude, a někdy zcela zásadně, lišit v závislosti na teoretickém konceptu druhu, který bude daný specialista akceptovat. Stejně tak bude fylogenesi dané skupiny, neřku-li jejího fosilního záznamu, interpretovat jinak paleontolog předpokládající gradualistický průběh evoluce a jinak punktuacionalista.

Otázka vzájemného vztahu teoretických konceptů druhu a speciace na jedné straně a jejich aplikace, respektive rozeznávání v taxonomické praxi na straně druhé jsou proto hlavním tématem této disertační práce. Za modelovou skupinu byla zvolena čeleď Ursidae a to hned z několika důvodů. Medvědovití byly vždy středem zájmu lidské pozornosti a to se samozřejmě odráží i v množství lidí a prací, které se této skupiny týkají. Tato skupina je také v některých svých liniích doložena bohatým fosilním materiálem, který nám umožňuje sledovat skutečné fyletické změny a jejich průběh v čase, což je možné jen u nemnoha velkých savců. Zároveň, ačkoliv má jen poměrně malý počet druhů, reprezentuje čeleď Ursidae překvapivě široké spektrum nejružnějších specializací a přizpůsobení. V neposlední řadě je také významná ta skutečnost, že medvědi jako velcí savci tvoří vrcholové představitele ve svých ekosystémech, kteří nejsou většinou vystaveni žádnému přímému predáčnickému a většinou ani kompetičnímu tlaku (výraznější kompetiční tlak je patrný ve chvíli, kdy území obývají 2 druhy medvědů).

Na vývoji názorů na chápání druhů v rámci čeledi Ursidae od roku 1758 po dnešek lze tak velmi názorně ilustrovat nejen proměny dominantních dobových náhledů na teoretické vymezení druhu v širším taxonomickém kontextu, ale i na faktické uplatnění příslušných teoretických koncepcí v praxi taxonomického výzkumu a charakter interakce těchto vztahů s faktickým obrazem přirozené rozmanitosti tohoto taxonu. Další rovinou, kterou práce sleduje, je odraz těchto skutečností ve studiu fosilního materiálu této skupiny, posuny názorů na možnosti jejich druhového určení, charakter druhově specifických znaků a význam fenotypových změn v průběhu času. V konfrontaci s poznatky, získanými vlastním studiem existujícího fosilního záznamu, ústí pak práce do diskuze procesů vedoucích ke speciaci u ursiných medvědů a faktických možností jejich mezidruhového rozlišení.

## 2. Cíle a struktura práce

### 2.1. Cíle práce

V předkládané práci jsem se zaměřil na řešení problematiky uchopování a interpretace druhové a infraspecifické diverzity u medvědovitých. Tento problém jsem nahlížel jednak v rovině historicko-teoretické, jednak v rovině praktické (paleontologie). Taxonomické studie jsou zaměřeny na okruhy forem z časových úseků, v nichž jsou/byly rozeznávány druhy, jejichž validita či přesný fyletický statut jsou nejasné. Při řešení této problematiky jsem se zaměřil na níže vymezené okruhy.

(I) Vývoj názorů na druhovou a infraspecifickou variabilitu u medvědovitých. Toto kritické zhodnocení vývoje taxonomických názorů na čeleď Ursidae od roku 1758 po současnost v kontextu soudobých taxonomických a teoretickobiologických konceptů (především konceptu druhu) si klade za cíl: (1) popsat průběh a stanovit základní mezníky ve vývoji taxonomických názorů na medvědovité, (2) konfrontovat takto zjištěný průběh s hlavními změnami v biologickém myšlení ve sledovaném úseku a určit míru a typ jejich reflexe v taxonomické praxi, (3) zjistit jaké další vlivy se podílely na způsobu vymezení a definic mezidruhových hranic (a tak i na popisu nových druhů), (4) srovnat, jak se lišil vývoj přístupu k druhové a infraspecifické variabilitě a definovat jejich rozdíly v závislosti na změnách základních biologických paradigmat a (5) určit zda a do jaké míry taxonomická praxe zpětně ovlivňovala teoretické koncepty.

(II) Taxonomická diverzita a mezidruhová odlišnost medvědů ve středním pleistocénu Evropy. V rámci taxonomie medvědů středního pleistocénu se setkáváme se dvěma hlavními problémy, jednak otázkou rozlišení linie hnědých a jeskynních medvědů, jednak problémem, kolik druhů jeskynních medvědů se v tomto období vyskytuje. Revize medvědů středního pleistocénu (zaměřená především na jeho spodní úsek) byla proto zaměřena na (1) srovnání střednopleistocenních spelaeoidních medvědů se zástupci *U. arctos* a definování znaků, které tyto dvě linie odlišují, (2) taxonomické zhodnocení střednopleistocenních nálezů nejasného taxonomického postavení v perspektivě takto nově definovaných diferencí a rozhodnutí, ke které z obou linií náleží a (3) zhodnocení fyletického a taxonomického statutu druhů popsanych ze spodního úseku středního (případně nejvyššího spodního) pleistocénu: *U. savini*, *U. suessenbornensis*, *U. etruscus gombaszogensis*, *U. eberbachensis* a *U. sackdillingensis*.

(III) Problematika stratigrafického rozšíření a druhového určení černých medvědů spodního pleistocénu Evropy. V evropské paleontologické literatuře se tradičně předpokládá přítomnost černých medvědů (*U. minimus* či *U. thibetanus*) v Evropě

během spodního pleistocénu, MN 17 (např. Senèze, Villány 3, Kisláng) a biharu (např. Šandalje 1, Betfia, Chlum VI). Nicméně pro téměř žádný z těchto nálezů nebyl podán podrobný popis a zdůvodnění jejich taxonomického určení. Cílem proto bylo (1) provést kritický rozbor doposud publikovaných údajů o černých medvědech spodního pleistocénu a zhodnotit, na základě jakých znaků se zakládá jejich taxonomické určení, (2) detailně zrevidovat materiál z lokality Villány 3, z níž jsou uváděny dva druhy medvědů, (3) provést revizi nálezů medvědů z viláňských lokalit Senèze a Kisláng, (4) zrevidovat přístupný materiál přiřazovaný k černým medvědům z biharských lokalit (především Šandalje 1), (5) na základě provedené revize kriticky zhodnotit stratigrafické rozšíření černých medvědů a jeho paleobiogeografické souvislosti.

(IV) Taxonomická diverzita medvědů v pliocénu Evropy. Otázka počtu taxonů, jejich úrovně a vzájemných vztahů, včetně zpochybňování taxonomického statutu předpokládaných nejstarších ursinních medvědů Evropy, jsou předmětem neutuchající taxonomické debaty mezi paleontology Evropy i Asie. Cílem předběžné revize pliocénních ursinních medvědů Evropy tak je (1) detailní popis a taxonomické zhodnocení nejstaršího výskytu medvědů z lokality Montpellier, (2) popis fenotypové diverzity vybraných nálezů ursinních medvědů Evropy v úseku MN 14 – MN 16, (3) interpretace zjištěného vzorce fenotypové variability z taxonomického pohledu a (4) definování směru a priority dalšího výzkumu na základě revidovaného stavu poznání.

(V) Popis procesů vedoucích ke vzniku nových druhů u medvědovitých. Cílem je na základě výše provedených revizí, studia dalšího materiálu (viz materiál a metody) a souvisejících literárních zdrojů, zhodnotit zjištěnou dynamiku fenotypových změn ve vztahu k speciálním procesům u ursinních medvědů.

## **2.2. Struktura práce**

Práce se skládá ze dvou vzájemně se doplňujících částí, a to z části historicko-teoretické a z části paleontologické (praktická taxonomie). Výsledky paleontologických výzkumů jsou (z větší části) prezentovány formou článků (v jednom případě MS) v recenzovaných časopisech a tvoří přílohu této disertační práce. V rámci přílohy jsou články řazeny tak, aby odpovídaly jednotlivým tematickým okruhům. Je však třeba říci, že většina článků se dotýká více než jednoho sledovaného tématu a jejich řazení tak reflektuje pouze hlavní (resp. nejdůležitější) téma.

Historicko-teoretická část je pojednána ve dvou statích v rámci této disertační práce (kapitoly 4. a 5.) a vztahuje se k ní i ta část Přílohy 8, za kterou je zodpovědný autor. Obě tyto kapitoly jsou opatřeny vlastním závěrečným shrnutím. Kapitola „Výsledky a diskuze“ proto představuje shrnutí paleontologické části, která je jinak reprezentována především přiloženými publikacemi.

### 3. Materiál a metody

#### 3.1. Materiál

Závěry této disertační práce jsou založeny, vedle citovaných literárních zdrojů, na detailním osobní prostudování 2870 molariformních zubů (stoličky a čtvrté premoláry) a jejich fragmentů ursinných medvědů, z toho 112 exemplářů pocházelo z pliocénu, 1875 z pleistocénu a 883 náleželo recentním představitelům (detaily viz Tab. 1). V rámci tohoto souboru bylo revidováno 14 typových sérií.

Materiál byl studován v následujících institucích: AUT – Aristotle University of Thessaloniki, DPUW – Dept. of Paleozoology, University of Wrocław, HNHM – Hungarian Natural History Museum, IQPG – Institute for Quaternary Paleontology and Geology, CASA, Zagreb, ISEA – Institute of Systematics and Evolution of Animals PAN, Krakow, MÁFI – Hungarian Geological Survey, MKB – Muzem Českého krasu, Beroun, ML – Muséum de Lyon, MZM – Moravské zenské muzeum, Brno, NHM – Natural History Museum, London, NHMF – Natural History Museum, University of Florence, NMB – Naturhistorisches Museum Basel, NMHW – Naturhistorisches Museum Wien, NMP – Národní Muzeum Praha, NMM – Naturhistorisches Museum Mainz, NMNH – National Museum of Natural History, NASU, Kiev, SFNM – Senckenberg Forschungsinstitut und Naturmuseum, Frankfurt, SFQW – Senckenberg - Forschungsstation für Quartärpaläontologie, Weimar, SNM – Slovenské národné múzeum, Bratislava, SMNK – Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe, SMN – Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, UCL – Université Claude Bernard-Lyon 1, Lyon, UEN – Friedrich-Alexander-Universität Erlangen-Nürnberg, Erlangen, UT – Universität Tübingen, UWIP – Universität Wien, Institut für Paläontologie, ZIN – Zoological Institute RAS, St. Petersburg, ZUVM – Veterinary Faculty, University Zagreb. Stáří lokalit určováno na základě níže uvedených zdrojů (viz 3.2. Metody) a údajů v patřičných kolekcích.

Tab. 1: Soupis studovaného materiálu dle taxonů a lokalit.

N – počet studovaných molariformních zubů; (T) – byl revidován typový materiál nominálního taxonu popsaného z této lokality; stáří: B – bihar, T – toring, E – raný, M – střední, L – pozdní.

Taxon	Lokalita	N	Stáří	Uložení
<b><i>Ursus gr. arctos</i></b>				
<i>U. arctos arctos</i>	Balkánský pol.	401	recent	ZUVM, NMHW, AUT
<i>U. a. collaris+lasiotus</i>	Sibiř, Přímořský region	157	recent	ZIN, NMHW
<i>U. arctos piscator</i>	Kamčatka	144	recent	NMHW
<i>U. arctos isabellinus</i>	Střední Asie	37	recent	ZIN
<i>U. arctos pruinosus</i>	Tibet	80	recent	ZIN
<i>U. a. binagadensis</i> (T)	Binagady	4	LT	ZIN
<i>Ursus cf. arctos</i>	Kövesvárad	1	LB	HNHM

<i>Ursus cf. arctos</i>	Chlum IV	2	LB	NMP
<i>U. sackdillingensis</i> (T)	Sackdilling	1	LB	UEN
<i>Ursus</i> sp.	Deutsch-Altenburg 4B	23	EB	UWIP
<i>Ursus</i> sp.	Deutsch-Altenburg 2C1	1	EB	UWIP
<b><i>Ursus gr. deningeri-spelaeus</i></b>				
<i>U. eberbachensis</i> (T)	Eberbach	4	B?T	SMNK
<i>U. deningeri</i>	jeskyně Za Hájovnou	201	MT	MZM
<i>U. deningeri</i> (T)	Erpfingen 4	3	?T	UEN
<i>U. deningeri</i>	Šandalje 1	1	?T	IQPG
<i>U. deningeri</i>	Petralona	89	E?MT	AUT
<i>U. deningeri</i>	Hundsheim	99	ET	UWIP, NHMW
<i>U. deningeri</i>	Mosbach 2	164	ET	NMM, NHMW
<i>U. deningeri</i>	Mauer	28		SMNK
<i>U. deningeri</i> ? <i>savini</i> (T)	Bacton	54	?ET	NHM
<i>U. deningeri</i> ? <i>savini</i>	Cromer Forest-bed, div. loc.	25	?ET	NHM
<i>U. deningeri</i> (T)	Jagsthausen	193	B?T	SMNS
<i>U. deningeri</i>	Stránská skála (staré sběry)	95	?LB	MZM
<i>U. deningeri</i>	C 718	120	LB	NMP
<i>U. deningeri</i>	Kozi Grzbiet	76	LB	ISEA
<i>U. deningeri</i>	Kövesvárad	47	LB	HNHM
<i>U. deningeri</i> (T)	Süßenborn	9	LB	SFQW
<i>U. deningeri</i>	Koněpruské jeskyně	294	LB	NMP, MKB
<i>U. deningeri</i>	Lažánky	9	LB	MZM
<i>U. deningeri</i>	Chlum I+IV	53	LB	NMP
<i>U. deningeri</i> (T)	Gombasek	42	LB	HNHM
<i>U. uralensis</i>	jeskyně Kizel	35	LT	ZIN
<b><i>Ursus gr. etruscus</i></b>				
<i>Ursus cf. etruscus</i>	Dafnero	1	EB	AUT
<i>Ursus cf. etruscus</i>	Marjan	7	EB	IQPG
<i>Ursus etruscus</i>	Erpfginger Höhle	6	EB	UT
<i>Ursus etruscus</i> (T)	Olivola + Tasso F.U., div. loc.	101	MN17/EB	NHM
<i>Ursus cf. etruscus</i>	Chagny	1	? MN17	UCL
<i>Ursus cf. etruscus</i>	Kisláng	1	MN17	MÁFI
<i>Ursus</i> sp. (cf. <i>etruscus</i> )	Senèze	8	MN17	NMB, UCL
<i>Ursus</i> sp. (cf. <i>etruscus</i> )	Villány 3	16	MN17	UCL, HMNH, MÁFI

<i>U. e. saintvallierensis</i>	St. Vallier	20	MN17	NMB
<i>Ursus cf. etruscus</i>	Les Pardines	6	MN17	NMB
<b><i>Ursus gr. minimus-thibetanus</i></b>				
<i>U. thibetanus</i>	Primorje	64	recent	ZIN
<i>U. t. mediterraneus</i> (T)	Grotta di Reale	3	M?LT	NHM
<i>U. t. mediterraneus</i>	Šandalje 1	5	?T	IQPG
<i>U. t. mediterraneus</i> (T)	Azych	4	T	ZIN
<i>U. t. mediterraneus</i>	Mauer	8	ET	NHMK, NHMS
<i>U. t. mediterraneus</i>	Kudaro 1, 3	5	T	ZIN
<i>U. t. permjak</i> (T)	Mokhevskaya	5	T	ZIN
<i>Ursus aff. thibetanus</i>	Villány 3	6	MN17	MÁFI
<i>Ursus minmus</i>	Rębielice Królewskie-Kamieniopol przy cmentarzu	1	?	ISEA
<i>Ursus cf. minimus</i>	Včeláře 2	3	?MN16	SNM
<i>Ursus minmus</i>	Osztramos 7	10	MN16b	HMNH
<i>Ursus minmus</i> (T)	Les Etouaires	6	MN16b	UCL
<i>Ursus minmus</i>	Red Crag	1	?MN16	NHM
<i>Ursus minmus</i>	Odessa Catacombs	5	MN15b	NMNH
<i>Ursus minmus</i>	Wölfersheim	2	MN15b	SFNM
<i>Ursus minmus</i>	Weże 1	58	MN15b	DPUW, ISEA
<i>Ursus sp.</i>	Perpignan	13	MN15a	UCL, ML
<i>Ursus boeckhi</i> (T)	Baraolt-Căpeni	6	?MN14	MÁFI
<i>Ursus cf. boeckhi</i>	Trudomirovka	3	MN14	NMNH
<i>Ursus sp.</i>	Novopetrovka	2	MN14	NMNH
<i>Ursus sp.</i>	Montpellier	2	MN14	NMB

### 3.2. Metody

Studované exempláře byly měřeny a většina z nich byla také fotograficky dokumentována. Měření byla prováděna digitálním posuvným měřidlem s přesností na 0,1 mm. Vyobrazené exempláře byly před fotografováním pobělovány pomocí NH<sub>4</sub>Cl, pokud to povolil odpovědný kurátor. Fotografie pro publikace byly upravovány pomocí softwaru Adobe Photoshop CS4.

Definice rozměrů jsou převzaty z RODEHO (1935) s výjimkou bukální délky přední a zadní části u M1. V tomto případě je rozměr brát od hranice Pa/Me po konec parastylu/metastylu, přičemž se čelisti posuvného měřidla přímo dotýkají měřičských bodů (oproti tomu RODE měřil tento rozměr paralelně s osou zubu). Linguální délka P4 je definována dle BARYSHNIKOVA (1998, 2007; znak č. 4 u P4). Terminologie a zkratky pro

jednotlivé sklovinové elementy zubních korunek je převzata z RABEDERA (1983, 1989, 1999). Termínem x-kon/konid označuji pouze patřičný hrbol, termín x-konid/kon-komplex se vztahuje na daný hrbol a všechny jeho sekundární struktury (drobné hrbolky, zduřeniny apd.). Výpočty a grafy byly prováděny za pomoci softwaru Excel a StatSoft-Statistica 6.

Velká a malá písmena označují horní a dolní zuby: I/i (řezáky), C/c (špičáky), P/p (třenové zuby), and M/m (stoličky).

Členění evropských ursinních medvědů do 5 morfofyletických skupin přebírám z MAZZY *et* RUSTIONIHO (1994), kteří je rozčleňují následovně: *Ursus gr. minimus-thibetanus*, *Ursus gr. etruscus*, *Ursus gr. arctos*, *Ursus gr. deningeri-spelaeus* a *Ursus gr. maritimus*. Oproti jmenované práci zařazují do *U. gr. minimus-thibetanus* všechny ursinní pliocénní medvědy včetně *U. boeckhi*, který do ní nebyl původně jednoznačně zahrnut. Veškeré nomenklatorické závěry jsou činěny v souladu s platným vydáním pravidel zoologické nomenklatury (ICZN 1999).

Definici a členění kvartéru je dle prací GIBBARD *et* COHEN (2008) and GIBBARD *et* HEAD (2009a, b). Definici a členění savčích věků (ruscín, viláň, bihar a toring) a jejich paralelizaci s MN-zonami přebírám z FEJFARA *et* HEINRICHA (1983, 1990) a FEJFARA *et al.* (1998).



#### 4. Vývoj názorů na druhovou a infraspecifickou variabilitu u medvědovitých

Pojetí druhu je jedním ze základních témat zoologie od jejích počátků a dodnes představuje klíčovou problematiku jak v rovině teoretické, tak praktické či formální. Teoretické koncepty pojetí druhu, mechanismy jeho vzniku a proměnlivosti tak představují stěžejní témata ve studiu dějin přírodních věd a jejich interpretacích (RÁDL 2006, MAYR 1982). Přestože je však věnována značná pozornost jak historii vývoje samotného konceptu druhu (STAMOS 2003, WILKINSON 2009 aj.) tak snahám o jeho nové promyšlení a redefinici (WILLMANN 1985, HOWARD *et* BERLOCHER 1998, WHEELER *et* MEIER 2000 aj.), překvapivě málo autorů se zabývá odrazem těchto konceptů/změn v systematické praxi a stejně málo se hovoří o jejím možném zpětném vlivu na tvorbu teoretických konceptů. Následně to pak vypadá, jako by studie z dějin přírodních věd implicitně předpokládaly, že buď praktická taxonomie pouze kopíruje teoretické koncepty neovlivňována jinými vlivy, anebo naopak, tyto koncepty zcela opomíjí a je tak vůči změnám v biologickém myšlení více méně inertní. Domnívám se však, že pro co nejpřesnější interpretaci chápání druhu v minulých údobích nelze teoretickou a praktickou složku oddělovat, a že oba tyto aspekty jsou důležitými informačními zdroji. Hlavním cílem níže uvedeného přehledu názorů na taxonomii medvědovitých bude snaha zjistit (1) zda a do jaké míry praktická práce systematické zoologie/paleontologie reflektovala teoretické koncepty druhu své doby, (2) jaké další vlivy se podílely na způsobu vymezování a definic mezidruhových hranic (a tak i na popisu nových druhů), (3) jak se vyvíjel vztah mezi druhovou a infraspecifickou úrovní popisu variability a (4) zda lze nalézt vlivy taxonomické praxe na utváření teoretických konceptů druhu.

Sledované období (1758 – 2011) je rozděleno do 8 časových úseků. První začíná rokem 1758 – počátečním datem zoologické nomenklatury, druhý rokem 1794 – rokem popisu prvního fosilního druhu medvěda a třetí rokem 1859 – datem prvního vydání DARWINOVA „On the Origin of Species by Means of Natural Selection“. Od roku 1859 je délka jednotlivých úseku fixně stanovena na 25 let (poslední úsek pouze 22). Tato délka byla zvolena jako přibližná délka trvání jedné generace. Ačkoliv toto členění do časových úseků je poněkud netradiční, domnívám se, že právě pro sledování taxonomické praxe je vhodnější, než možná poněkud tradičnější členění podle jednotlivých názorových proudů. Ve sledovaných úsecích je věnována pozornost jednak nově popisovaným druhům, jednak modelům druhové diverzity medvědovitých u jednotlivých autorů. Pozornost je věnována především podčeledi Ursinae a to zvláště výrazně polymorfním druhům (*U. arctos*, *U. spelaeus*), které poskytují nejlepší podklad pro rozlišování specifík v přístupu k vymezování druhu. Ostatní taxony jsou zmiňovány pouze okrajově či vůbec ne. Kromě autorů popisujících nové taxony ze skupiny druhu je pozornost věnována především odborníkům, kteří se medvědy detailně zabývali či těm, jejichž názory měly významný dopad na formování názorů širší odborné veřejnosti. Na konci každého úseku je uveden počet použitelných jmen ze

skupiny druhu pro recentní a fosilní medvědy popsaných v daném období. Tyto počty je však třeba brát pouze orientačně, protože ne všechny nomenklatorické problémy jsou vyřešeny a použitelnost některých jmen není jednoznačná.

#### 4.1. 1758 – 1793

Linnéovská metoda systematizace organismů představuje jeden ze zlomových bodů biologické systematiky a rok 1758 byl zvolen jako počáteční bod vědecké zoologické nomenklatury. RÁDL (2006, p. 259) zdůrazňuje, že LINNÉ jako první teoreticky fixuje druh a že „Před LINNÉM byly druhy známy pouze prakticky ...“. LINNÉHO pojetí druhu je, tak jak je v tomto období převládající, esencialistické (MAYR 1982), ačkoliv to samé nemusí nezbytně platit pro vyšší taxonomické kategorie (WINSOR 2003). Přebírám pojetí WILKINSONA (2009, p. 91), který rozlišuje mezi esencialistickým a typologickým pohledem, ačkoliv oba tyto pohledy mohou často splývat. Dle WILKINSONA je pro esencialistický taxon nezbytná přítomnost esence, která je definovatelná, poznatelná skrze zpřesňování definic a přítomná bez výjimky u všech členů takto vymezeného souboru/taxonu. To ale také znamená připustit variabilitu, a to někdy i značnou, ve znacích, které nejsou pokládány za esenciální. LINNÉ, přinejmenším v době sepisování *Systema Naturae*, předpokládal víceméně neměnný počet jasně ohraničených druhů, které považoval za přirozené (RÁDL 2006). V pozdějším období, v důsledku studia vzniku nových druhů u rostlin pomocí hybridizace, své pojetí druhu patrně přehodnocoval (WILKINSON 2009). Pro otázky taxonomie savců můžeme však tyto jeho pozdní názory opominout. Kromě druhů uznával LINNÉ také existenci variet, které jsou jím však považovány za nahodilé a kvalitativně odlišné od druhu (RÁDL 2006). Nahodilost těchto variet chápou tak, že nejsou považovány za stabilní a cíleně stvořené (neobsahují pro ně specifickou esenci), ale pouze vzniklé v rámci druhu působením vnějších (tj. proměnlivých) podmínek. Takto pojímané variety nelze jednoznačně identifikovat ani s poddruhem ani s infrasubspecifickým taxonem tak, jak tyto pojmy chápeme dnes. Druhy LINNÉ označoval arabskými číslicemi, variety malými řeckými písmeny, systém převzatý i řadou jeho následovníků.

LINNÉ sám (LINNAEUS 1758) popsal jen jeden druh medvěda – *U. arctos* (další druhy jím řazené do rodu *Ursus* k medvědovitým nenáleží). O existenci ledního medvěda věděl, ale nebyl si jistý, že se jedná o samostatný druh a nepopsal ho jednoznačně ani jako varietu (cf. ERDBRINK 1953, GENTRY 2001). Lední medvěd byl však již tou dobou obecně považován za samostatný druh (např. BRISSON 1762, PENNANT 1771, MÜLLER 1776) a autorem jeho vědeckého jména, *U. maritimus*, se stal PHIPPS (1774) spíše jen náhodou. Řada dalších autorů následovala LINNÉHO příkladu a publikovala díla strukturou i obsahem velmi blízká jeho *Systema Naturae*, doplněná však o nové taxony. ERXLEBEN (1777) uznává dva druhy medvědů, *U. arctos* a *U. maritimus*. Prvně jmenovaný druh dále dělí na 3 variety dle zbarvení – *niger*, *fuscus* a *albus*. Nelze si nepovšimnout, že téměř totožné dělení používá již ALBERT VELIKÝ (GREVÉ 1892). Kromě barvy se k jednotlivým varietám nic bližšího neuvádí, jen u

rozšíření celého druhu (které dle ERXLEBENA zahrnuje i Cejlon a Peru) je zdůrazněn výskyt var. *niger* v Americe (ale chápáno nejen tam) – tj. začlenění baribala (*U. americanus*) mezi hnědé medvědy. GMELIN (1788) rozeznává již tři druhy. Kromě dvou výše zmíněných za samostatný druh považuje i baribala, *U. americanus*, kterého popsal PALLAS (1780). Pro *U. arctos* uvádí 4 variety (ke třem ERXLEBENOVÝM přidává ještě *variegatus*; co konkrétně však touto varietou míní, není jasné a bude to vyžadovat další studium pramenů). V souladu s uznáním druhové samostatnosti baribala omezuje areál rozšíření *U. arctos* var. *niger* pouze na Asii a Evropu. KERR (1792) přejímá GMELINOVÍ taxony, doplňuje je však o var. *griseus*. Tu KERR přejímá z PENNANTA (1784). Na definicích a pojetí jednotlivých variet je hodně patrné ovlivnění právě PENNANTEM, a proto zde dochází k některým kompromisům oproti GMELINOVĚ předloze, které pak vyúsťují v dosti chaotický celek. Oproti GMELINOVÍ akceptuje KERR například PENNANTŮV názor, že *U. americanus* (black bear u PENNANTA, který nepoužívá latinská jména), obývá také Kamčatku. Podobné schéma jako u předchozích autorů nalzáme i u BUFFONA (1769, 1781). Ten rozlišuje tři až čtyři druhy medvědů (nepoužívá pro ně však vědecká jména, srv. RÁDL 2006). Za jisté druhy považuje medvěda ledního, hnědého a černého a jako možný další druh uvádí suchozemského bílého medvěda, který však dle něj, může být varietou medvěda hnědého. To, zda se jedná o samostatný druh či jen varietu, by se dle něj poznalo podle toho, zda existují také medvědi se smíšenou bílou a hnědou srstí či nikoliv. Co se týče medvědů černých, zahrnuje sem nejen americké, ale i evropské představitele. Jak evropští tak američtí zástupci tohoto druhu se mají od hnědých medvědů lišit menším vzrůstem, větší býložravostí a menší divokostí. BUFFON zdůrazňuje, že medvěd černý a hnědý zcela jistě představují dva druhy a nikoliv jen variety, což dokazuje jejich odlišným způsobem života.

Výše diskutované koncepty jsou zajímavé v několika ohledech: (1) Oproti pozdějším autorům je zde zjevná střídmost v popisu nových druhů. Je třeba mít na paměti, že variety byly vždy chápány jako součást druhu bez jakýchkoliv ambicí na jejich povýšení. Jednotlivé variety také nejsou zcela jednoznačně definovány, jejich hranice, na rozdíl od hranic mezi druhy, nejsou považovány za tak podstatné. Autoři těchto prací se chovají tedy (alespoň co se medvědů týče), oproti LINNÉMU samotnému, spíše než jako taxonomové pouze jako, z velké části pasivní, tvůrci katalogů již popsaného. (2) Z větší části se tito autoři snaží nějakým způsobem zahrnout existující literární záznam do linnéovského schématu (až na BUFFONA, jehož schéma se však v tomto případě od toho linnéovské příliš neliší a je rovněž založeno na literární kompilaci). Jejich zdroje jsou nejasné, většinou předlinnéovské (a pokud mladší tak se jedná většinou o cestopisy), názory autorů nejsou založeny na osobním studiu materiálu. (3) V tomto období ještě chybí jakákoliv představa o biogeografii. Autoři zcela bez zábran umisťují své druhy do libovolných geografických oblastí. (4) Důsledkem výše zmíněných skutečností je těžko uchopitelná taxonomická náplň, zvláště u jednotlivých variet. To je způsobeno jednak omezenými znalostmi kompilátorů, kteří nejsou odborníky na danou skupinu a sjednocují tak do jednoho taxonu různé literární útržky na základě povrchních

podobností. Jednak je zde ale i problém hlubší, tj. snaha nějak „linnéovský“ uchopit starší tradici, která nic podobného linnéovskému druhu či varietě nezná (*op. cit.*). Výsledek je tak značně rozpačitý. V následujících obdobích jsou automaticky variety povýšeny na poddruhy či druhy, zároveň s nimi ale pozdější autoři již téměř nepracují (výjimka např. BORKHAUSEN 1797; nejdéle se drží používání jména *niger*, tedy představa samostatného evropského druhu černého medvěda). Lze říci, že přinejmenším u medvědů nebylo možné předlinnéovskou taxonomii přetransformovat do linnéovského systému. Pokusy o to selhaly a veškerá současná taxonomie reálně začíná až rokem 1758. Tedy těmi autory, kteří po tomto datu začali popisovat nové taxony na základě vlastního přírodovědeckého bádání.

Mezi takové autory patří v první řadě PALLAS (1776, 1780). Popsal dva taxony medvědů, *U. marinus* (syn. *U. maritimus*) a *U. americanus*. Zvláště jeho charakteristika a popis anatomie ledního medvěda (1780, popis taxonu již 1776) jsou velmi kvalitní. Nicméně i baribala popsal nejen na podkladě literárních dat, ale také na základě pozorování živých zvířat v londýnském Toweru. Dalším autorem, který popsal nový druh medvěda na základě osobního studia, byl SHAW (in SHAW *et* NODDER 1791). Ten podal popis i poměrně dobré vyobrazení medvěda pyskatého, byl ale přesvědčen, že se jedná o zvláštní druh lenochoda. Přestože připouštěl celkovou podobnost s medvědy (zmiňuje, že někteří přírodovědci ho za medvěda považují), byl přesvědčen, že dlouhé drápy a nepřítomnost řezáků znemožňují přiřadit toto zvíře k medvědům, a popsal ho jako *Bradypus ursinus* (dle LINNÉOVA systému byl lenochod jediný rod mající špičáky a stoličky, ale postrádající řezáky; nutno podotknout, že u dospělých pyskatých medvědů vypadávají jen první horní řezáky, SHAW tak nevyobrazil zvíře přesně nebo měl k dispozici nějakým způsobem deformovaného jedince). MEYER (1793) popisuje tentýž druh, vylučuje, že by se jednalo o lenochoda, a podává srovnání s medvědy (*Ursus*) a jezevci (*Meles*; mezi ty řadil také rosomáky a mývaly). Zjevně si není zcela jistý, ke kterým z nich má zvíře blíže, a popisuje pro něj nový rod *Melursus* (jezevcomedvěd). Protože se domníval, že jím popisovaný taxon pochází z Afriky, zvolil druhové jméno *lybius*.

SHAW zakládá své určení především na dvou znacích (nepřítomných u ostatních medvědů), oproti tomu MEYER se snaží podat detailní popis celého zvířete a podrobně ho srovnává s taxony rodů *Ursus* a *Meles*. Ani jeden však nezařazuje zvíře jednoznačně mezi medvědy. Rozdíl oproti PALLASOVI, dle mého názoru, nespočívá v nedostatku jejich odbornosti (ačkoliv se domnívám, že PALLAS většinu svých současníků výrazně odborně převyšoval), ale v nepřítomnosti jakéhosi všeobecného předporozumění. PALLAS popisoval druhy, o nichž nikdo nepochyboval, že se jedná o medvědy a pouze precizoval jejich odlišnost od medvěda hnědého. Navíc oba taxony pocházely z oblastí „domácích“ pro evropskou vědu. Naopak autoři popisu medvěda pyskatého byli postaveni před řešením zcela jiného problému. Popisovali zcela neznámé zvíře, z oblastí, které nikdo detailně neznal, a v nichž se dalo, dle soudobých představ, čekat téměř cokoliv. Většina fauny (i velkých savců) byla neprozkoumána, jezevci velikosti medvěda či asijské lenochodi nebyli o nic méně představitelní, než tropičtí medvědi s dlouhými zahnutými drápy. Svou roli hrál i problém,

jaké znaky zvolit za taxonomicky determinující. Již v následujícím období (zcela bez vlivu evolučního myšlení) bude podobná záměna velmi výjimečná. Rozšíření srovnávacích sbírek a rozpoznání základních morfologických charakteristik jednotlivých skupin savců vytvoří právě ono předporozumění, jak je třeba se na nové taxony dívat (s tím souvisí také skutečnost, že velmi záhy budou do rodu *Ursus* řazeni již jen skuteční medvědi). Tedy něco, co SHAW ani MEYER nemohli mít ještě k dispozici (pro tropické oblasti). Tato epizoda s popisem medvěda pyskatého by se tedy mohla zdát být jen úsměvnou vzpomínkou na začátky systematické arktologie, pokud by nebylo jiného pozdějšího případu. Roku 1869 popisuje Armand DAVID nový druh medvěda – *Ursus melanoleucus* (dnes *Ailuropoda melanoleuca*). Taxon, o jehož přesném taxonomickém postavení se bude bouřlivě diskutovat následujících sto let, navzdory veškerým znalostem a předporozumění, které budou k dispozici. To nás vede k rozpoznání dalšího aspektu, přítomného patrně také u SHAWA a MEYERA. Pro řada badatelů bude snazší u tohoto zvířete rozpoznávat podobnosti s nejrůznějšími čeleděmi, než změnit (být jen velmi slabě) svou představu o tom, co je medvěd.

V probíraném období bylo popsáno 15 použitelných jmen medvědů ze skupiny druhu (kromě diskutovaných taxonů se jedná o substituční jména pro některý z těchto taxonů a o synonyma pro ledního medvěda), z nichž jsou čtyři jména platnými druhovými jmény dnes žijících druhů. V tomto období nebyl popsán žádný fosilní taxon medvěda.

#### 4.2. 1794 – 1858

V tomto období stále převládá představa, že druhy jsou přirozené, navzájem nepropustné, a ve své podstatě neměnné biologické jednotky (fixismus) (WILKINS 2009). Dominantní osobností prosazující tuto představu je např. George CUVIER (RÁDL 2006). To však neznamená, že by si autoři tohoto období nebyli vědomi vnitrodruhové variability a jejích změn v reakci na změnu vnějších podmínek. Nicméně předpokládají, že tyto změny neovlivňují esenci daného druhu (ačkoliv to, co lze za esenci považovat, se u různých autorů různí; cf. WILKINS 2009). To, že taxonomická praxe se mohla od teoretických východisek lišit, ukázal WILKINS (2009) dobře např. u AGASSIZE. Významný vliv má akceptování fosilií jakožto pozůstatků živých organismů. V tomto období o tom již nikdo nepochybuje, což však staví badatele před problém, jak se s existencí vyhynulých druhů vyrovnat (CUVIEROVA teorie katastrof je jednou z možností). Fosilní pozůstatky jsou připisovány jak druhům vyhynulým, tak žijícím, a u řady autorů je zjevná ochota akceptovat jistý vývoj, pojatý většinou jako vnitrodruhové změny v čase vlivem změny životních podmínek (např. OWEN; viz WILKINS 2009). Důležitý aspekt má další pokrok v přírodovědném prozkoumávání nově objevených oblastí (vyúsťující v druhé polovině sledovaného úseku v položení základů zoogeografie; BUCAR 1983) i lepší rozpracování srovnávací morfologie. Bouřlivý rozvoj taxonomie spojený s popisy velkého množství nových jmen (téměř bezvýhradně je již akceptován princip binomické nomenklatury) nutí badatele zabývat se také mezinárodně platnými pravidly zoologické nomenklatury. První takový návrh, známý jako STRICKLANDOVA pravidla

zoologické nomenklatury, je publikován již v roce 1843 (např. STRICKLAND *et al.* 1843). Je drobnou zajímavostí, že v komisi připravující pod vedením paleontologa H. E. STRICKLANDA jejich návrh, zasedl i R. OWEN či C. DARWIN. Poměrně moderní návrh klade velký důraz na fixaci rodů pomocí typových druhů (o fixaci druhů typovými exempláři se však nehovoří) a na princip priority (odmítá, s několika výjimkami, časté přejmenovávání již popsaných druhů, které bylo zdůvodňováno nevhodně zvoleným původním druhovým jménem).

U recentních medvědů je oproti předešlému období zjevný velký nárůst nově popsaných druhů. Variety se také popisují, ale méně. Navíc termín variety má nejednotný obsah a nelze přesně odlišit, kdy autoři pokládají danou variabilitu za poddruhovou a kdy jen za individuální/infrasubspecifickou. Někdy jsou variety jen definovány, aniž by dostaly vědecké jméno (FISCHER 1829), někdy jsou označeny zjevně jako „*var.*“ (ILLIGER 1811, BILLBERG 1827), jindy jsou označeny trinomenem (NILSSON 1820) či dokonce binomenem (GRIFFITH 1827), ale v textu je jasně uvedeno, že se nejedná o druh ale o varietu. Používají-li však autoři binomen, v naprosté většině případů mají na mysli skutečně druh. Druhy recentních medvědů se většinou popisují na základě celkového vzhledu a barvy, avšak čím dál častěji se již také zmiňují kraniální a dentální znaky (např. MIDDENDORFF 1851, 1853). Autoři v tomto období si jsou již plně vědomi vnitrodruhové variability způsobené sexuálním dimorfismem, odlišnostmi různých věkových kategorií či geografickou proměnlivostí (CUVIER *in* GRIFFITH 1827), a uvědomují si tak např. limitované taxonomické hodnoty barevných odlišností u hnědých medvědů či baribalů (*op. cit.*). Na druhou stranu je zjevné, že se nejsou schopni ubránit tomu, tyto odlišnosti stále používat při definicích nových druhů (někdy variet). U řady autorů mi přijde prostě přítomný pocit nutnosti popisu nového taxonu (GRIFFITH, FISCHER), který překonává teoretické zábrany. Následný popis pak buď není zdůvodněn nijak, nebo poněkud vágními výroky o tom, že přesto, že si jsou autoři vědomi velké variability, domnívají se, že tato odchylka v barvě, divokosti či velikosti apod. opodstatňuje druhovou samostatnost. Významný je také efekt exotického původu, kdy je následně kladen menší důraz na reálné fenotypové odlišnosti (např. HORSFIELD 1827, SCHINZ 1844, BLYTH 1854, PUCHERAN 1855). Jen výjimečně autoři zmiňují, proč povyšují dřívější varietu na druh. Např. u *U. niger* to SCHRANK (1798) vysvětluje následovně (a vyhrazuje se tak proti názoru ZIMMERMANNNA 1780). Aby se mohlo jednat pouze o varietu, musela by mít odlišnost buď individuální či všeobecnou příčinu. Jedná-li se o individuální příčinu (např. albinismus či melanismus) je její výskyt vzácný, jedná-li se o příčinu všeobecnou (tj. environmentální), musí jí podléhat všichni zástupci druhu v dané oblasti. Ani jeden případ však nelze aplikovat na černé medvědy v Evropě, kteří (jak dokládá literárními citacemi) obývají ty samé oblasti jako medvědi hnědí a oba druhy jsou tam čteně zastoupeny. CUVIER (*in* GRIFFITH 1827) zdůvodňuje druhovou samostatnost téhož taxonu kraniálními odlišnostmi. Jediná lebka tohoto druhu, kterou měl k dispozici, se lišila od lebek *U. arctos* svým profilem, rozsahem *fossa temporalis* a některými dalšími znaky. CUVIER zdůrazňuje, že zjištěné odlišnosti nebyly způsobeny věkovými či pohlavními rozdíly, neboť ke srovnání použil lebky

*U. arctos* různého stáří a pohlaví. Z těchto dvou příkladů, myslím, vyplývá, že (alespoň někteří) autoři popisů přistupovali k problému velmi obdobně jako dnešní badatelé, morfologický aspekt však převažoval nad biologickým. Je také patrné, že autoři měli problém se vyrovnat s individuální variabilitou (ten přetrvává až téměř do poloviny 20. století). Samozřejmě existovaly rozdíly v osobním pohledu na to, co je vnitrodruhová a co mezidruhová variabilita. Např. DESMAREST (1820) či GRIFFITH (1827) uvádějí, s odvoláním na CUVIERA, medvědy z Alp a Norska jako klasické představitele *U. arctos*. Oproti tomu FISCHER (1829), s odvoláním na téhož autora (žádné další vysvětlení nepodává), popisuje nové druhy *U. alpinus* a *U. norvegicus*. Jestliže panují různé názory ohledně počtu druhů hnědých medvědů v Evropě, mimoevropské taxony jsou přijímány jako samostatné druhy poměrně široce. Obzvláště to platí pro severoamerické hnědé medvědy (např. DESMAREST 1820, GRAY 1825, GRIFFITH 1827). GRAY (1825) pro ně vytváří dokonce samostatný rod (*Danis*) a nalézá podobnosti spíše s medvědy tropické Asie než s hnědými medvědy Evropy (jako základní diskriminační znak pro rozdělení medvědů do jednotlivých podrodů užívá charakter jejich drápů). Za pouhý poddruh *U. arctos* je považuje snad pouze BLAINVILLE (1841; viz níže pro jeho široké chápání tohoto druhu).

Zatím byla řeč především o taxonech medvědů hnědých. Co se týče ostatních druhů, je situace podobná, ačkoliv z exotických oblastí bylo k dispozici menší množství materiálu. Baribal (*U. americanus*) je tradičně považován za jeden druh a jediná variabilita, která badatele tohoto období zaujala, byla přítomnost barevných fází. V tomto období byly známy pouze fáze, které byly popisované jako žlutá, hnědá, čokoládová či skořicová. Tyto fáze byly popisovány jako samostatné variety (GRIFFITH 1821, GREY 1830, AUDUBON *et* BACHMAN 1854), autoři si však byli vědomi toho, že se nejedná o odlišné druhy. Popisy nových rodových či druhových jmen pro medvěda pyskatého (např. GOLDFÜSS 1809, G. FISCHER 1814, BLAINVILLE 1817, TIEDEMANN 1820) byly především jména substituční a nebyly chápány jako popisy reálně nových taxonů. Výjimkou byl *U. inornatus* z Cejlonu (PUCHERAN 1855) považovaný skutečně za nový druh. Jako znak odlišující tento druh od běžného pyskatého medvěda stanovil PUCHERAN nepřítomnost bílé skvrny na hrudi (znak není ve skutečnosti diskriminativní, viz POCOCK (1933); taxon je však dnes považovaný za platný poddruh). RAFFLES (1822) popsal *U. malayanus* ze Sumatry a HORSFIELD (1825) *U. eurypilus* z Bornea a zařadil ho spolu s předešlým druhem do nového podrodu *Helarctos*. HORSFIELD odlišil svůj nový druh na základě menších rozměrů celého zvířete a odlišnosti ve tvaru a barvě hrudní kresby (oba znaky podléhají extrémní individuální variabilitě). SCHLEGEL (1857) popisuje *U. japonicus* z Japonska (dnes považovaný za platný poddruh medvěda ušatého). Byl také popsán medvěd brýlatý, *U. ornatus* (F. CUVIER *in* GEOFFROY SAINT-HILLAIRE *et* F. CUVIER 1825), pro kterého byl posléze stanoven nový rod *Tremarctos* (GERVAI 1855). Obdobně jako u mimoevropských taxonů hnědých medvědů nejsou ani tyto druhy předmětem vážnější taxonomické diskuze a jsou široce akceptovány.

Lze shrnout, že v tomto období bylo popsáno značné množství nových recentních taxonů ze skupiny druhu, převážně přímo nových druhů. Velká část z nich a téměř všechny variety se vztahují k hnědým medvědům Evropy a Severní Ameriky. Přestože si autoři jsou v teoretické rovině vědomi problematiky vnitrodruhové variability a snížené taxonomické hodnoty znaků jako je barva srsti, v praxi jsou právě barva a celkový dojem stále rozhodujícími faktory při popisu většiny nových taxonů (výjimkou je např. MIDDENDORFF). Přestože velká část taxonů se týká evropského materiálu, badatelé si jsou zároveň vědomi problematičnosti jejich hodnoty a přiznávají, že po bližším prozkoumání se dané druhy mohou ukázat pouze jako variety. Opačná představa, že by se varieta mohla stát druhem je spíše výjimečná (GRIFFITH 1827 v jednom případě; ale tomuto potencionálnímu druhu nedal ani vědecké jméno pro varietu). Zvláště po roce 1849 dochází k nárůstu popisů nových taxonů z Asie a nové taxony pro Evropu se již nepopisují (a řada starších se začíná synonymizovat). Mimoevropské druhy jsou obecně akceptovány, i když popisy mnohdy neobsahují plnohodnotnou diskriminaci. Exotičnost/vzdálenost od Evropy funguje pro badatele automaticky jako další a poměrně silný diskriminační znak. Není snadné definovat, na základě čeho byla volena kritéria druhové diference. Např. FISCHER bez problému přijímá všechny barevné variety *U. americanus* jako jeden druh a ani jim nepřiděluje vědecká jména, zároveň ale rozeznává pro Evropu 3 – 4 druhy hnědých medvědů. Vliv má i to, že velkou část nových taxonů popisovali odborníci, kteří se jinak medvědy příliš nezabývali a ani neměli k dispozici rozsáhlejší srovnávací materiál. Patrný je také vliv určité všeobecně platné (ačkoliv nezmiňované) tradice (např. v případě *U. niger*) či některých autorit (např. CUVIERA).

Jako první fosilní medvěd byl popsán medvěd jeskynní, *U. spelaeus*, v roce 1794 (ROSENMÜLLER in ROSENMÜLLER et HEINROTH 1794). O několik let později byl popsán další druh jeskynního medvěda, *U. arctoideus* (CUVIER 1806). Ten se měl od klasického jeskynního medvěda lišit méně klenutou lebkou a některými znaky na postkraníálu. Ačkoliv CUVIER (1823) sám posléze oba druhy synonymizoval, protože (1) existují pozvolné přechody mezi oběma typy a (2) dříve definované odlišnosti na postkraníálu se ukázaly jako neplatné a autor nemohl akceptovat, že by se dva druhy lišily ve stavbě lebky, ale nikoliv ve stavbě postkraníálu (patrně důsledek aplikace jeho učení a korelaci forem). Přesto se představa o existenci těchto dvou druhů udržela v evropské paleontologii až do poloviny dvacátého století. Další taxony jeskynních medvědů popsali např. DE SERRES (1830) nebo SCHMERLING (1833). GOLDFUSS (1818) popsal *U. priscus* (fosilní hnědý medvěd). Kromě toho byli popsáni také zástupci rodu *Ursus* ze starších období (např. CUVIER 1823, DEVÉZE et BOUILLET 1827, CROIZET et JOBERT 1828), ze Severní Ameriky (LEIDY 1854a) či dokonce náležející (dle dnešních názorů) jiným podčeledím medvědotvých (např. CAUTLEY et FALCONER 1836, LEIDY 1854b), ale tyto taxony nejsou z hlediska sledovaného problému v tomto období příliš významné.



Hlavní až téměř výhradní pozornost mezi fosilními medvědy budil medvěd jeskynní. V tomto období jsou jeho pozůstatky plně akceptovány jako pozůstatky medvědů a vzniká tedy otázka jejich taxonomického zařazení. ROSENMÜLLER (*op cit.*, 1795, 1804) podal detailní popis a odlišení od ledního a hnědého medvěda (ostatní druhy nesrovnával, protože jsou dle něj příliš malé na to, aby připadaly v úvahu) a popsal ho jako samostatný druh. Ve své práci z roku 1795 se pak, mimo jiné, zabývá příčinami jeho vymizení. Jako alternativy nabízí jednak vyhynutí, jednak změnu v jiný druh (v *U. maritimus*, či, dle autora ještě pravděpodobněji, v *U. arctos*) vlivem změny vnějších podmínek. Názor, že se může druh v čase vlivem vnějších změn měnit (a to i docela výrazně) byla (přinejmenším v druhé polovině sledovaného období) poměrně běžná, ROSENMÜLLER je však jediný, u něhož jsem se setkal s názorem, že by se jeden druh mohl změnit v jiný. BLAINVILLE (1841) zastává názor, že všechny popsané druhy jeskynních medvědů i *U. priscus* náleží spolu s recentními hnědými medvědy k jedinému druhu. Variabilitu popsanou u fosilních nálezů interpretuje jako sexuální dimorfismus a jednotlivé taxony přiřazuje buď k samcům či samicím tohoto druhu. Konecpecifitnost jeskynních a hnědých medvědů však většina autorů zásadně odmítá. OWEN (1846) podává velice detailní a moderní rozbor tohoto problému a na základě detailního srovnání kraniálního, dentálního (domnívám se, že jako první upozorňuje na to, že na základě stavby stoliček, je třeba předpokládat, že jeskynní medvěd byl více býložravý než medvěd hnědý) i postkraniálního materiálu dochází k závěru, že zjištěné rozdíly jsou příliš velké a závažné, než aby umožňovaly synonymizovat *U. spelaeus* a *U. arctos* (tedy než aby byly interpretovány jako důsledek vnitrodruhové změny/degenerace; při tomto závěru se OWEN odvolává na „according to present knowledge“). Zajímavý je jeho závěr, že pro druhové odlišení má větší význam charakter chrupu než lebky, protože chrup, na rozdíl od lebky nepodléhá ve svých morfologických znacích změnám vnějšího prostředí. Taktéž A. WAGNER (1851) odmítá koncepcitu obou diskutovaných druhů. Stejně odmítavý postoj k BLAINVILLOVU názoru má i NORDMANN (1858). Ten publikoval nesmírně detailní a precizní zpracování materiálu jeskynních medvědů z okolí Oděsy. Má velmi moderní populační přístup, studuje druh v jeho variabilitě a pro srovnání použil také poměrně široký srovnávací materiál hnědých medvědů (dle mého názoru tato práce bude patřit mezi pět nejkvalitnějších studií o tomto druhu ještě téměř následujících sto let). Na základě tohoto srovnání definuje jasné odlišnosti mezi oběma druhy (opravuje např. OWENA a dokládá, že horní M1 je u hnědých medvědů relativně širší než u medvědů jeskynních), odmítá však např. možnost, že by zjištěná variabilita byla důsledkem sexuálního dimorfismu. NORDMANN ve svém materiálu rozlišuje dvě variety, *U. s. major* a *U. s. minor*, z textu však není jasné, jaký taxonomický statut jim přiřazuje. Upozorňuje však, že vzájemné odlišení (založené především na velikosti) není zcela jednoduché. Jako příklad uvádí, že některé malé špičáky jsou přítomny ve velkých čelistech a obráceně. NORDMANN také upozorňuje, že je velmi problematické stanovit formální kritéria pro objektivní mezidruhovou hranici a upozorňuje na soudobou (dle něj vesměs bezvýslednou) debatu o tom, co je druh a jak ho definovat. Co se týče názoru na

taxonomický statut dalších popsaných druhů jeskynních medvědů, je možné shrnout, že názory většiny odborníků jsou odmítavé, a že ti, kteří skutečně studovali větší soubory materiálu, odmítají existenci více než jednoho druhu jeskynního medvěda (OWEN, A. WAGNER, NORDMANN).

Zvláštní je názor na druhovou samostatnost *U. priscus*. Je obecně přijímáno, že se jedná o samostatný druh odlišný od *U. spelaeus* (CUVIER, OWEN, A. WAGNER), ve chvíli, kdy však dojde na srovnání s *U. arctos* argumentace působí dosti účelově (především ve srovnání s precizní diferenciací *U. arctos* a *U. spelaeus* týchž autorů). Působí to dojmem, že autoři apriorně předpokládají jeho druhovou samostatnost, a tak jsou ochotni akceptovat i poměrně slabé mezidruhové odlišnosti (může to částečně být způsobeno i nedostačujícím srovnávacím materiálem recentních hnědých medvědů a malým materiálem určeným jako *U. priscus*). WAGNER (1851) si je sice vědom problému individuální variability v kontextu malého množství materiálu a vyvrací OWENŮV diferenciační znak týkající se počtu sekundárních hrbolků na spodní p4, ale dál nejde. Přitom odlišnost typové lebky *U. priscus* od běžného hnědého medvěda je zřetelně menší, než-li rozdíly mezi krajními morfotypy u *U. spelaeus*. Teprve až NORDMANN (1858) identifikuje *U. priscus* s *U. arctos*.

Pro fosilní medvědy platí velmi podobné závěry jako pro ty recentní. Přestože byla popsána řada fosilních taxonů ze skupiny jeskynních medvědů, odborníci, kteří se problémem zabývali kvalifikovaně (CUVIER, OWEN, A. WAGNER, NORDMANN), takovouto druhovou variabilitu nepřipouštěli a uznávali pouze jeden druh jeskynního medvěda (nanejvýš některá další jména akceptovali jako variety). Větší množství druhů uznával sice např. GIEBEL (1847), ale i toho je třeba chápat spíše jako kompilátora (byť velmi schopného a vlivného) než jako specialistu s hlubším vhledem. U *U. priscus* se dle mého názoru projevuje přítomnost určité tradice/autority v interpretaci (obdobně jako u *U. niger* mezi recentními taxony), která vede k apriorní interpretaci tohoto taxonu jako samostatného druhu. Ostatní fosilní taxony nejsou většinou detailně diskutovány mimo práce popisu (*U. arvernensis* je synonymizován s *U. minimus* v těch několika málo případech, kdy je zmiňován). Autoři zabývající se problematikou fosilních medvědů si byli velice dobře vědomi problematiky variability na všech úrovních a zahrnovali ji do svých taxonomických interpretací. Zároveň (přínejmenším v druhé polovině studovaného období) byl také široce akceptovaný názor, že fenotypové změny způsobené změnami vnějšího prostředí se spolupodílí na tvorbě vnitrodruhové variability nejen v prostoru, ale také v čase. Vnitrodruhové změny jsou popisovány slovem degenerace (degeneration, abarten, Ausart). Nicméně, s výjimkou ROSENMÜLLERA, jsem nenašel žádného autora (zabývajícího se medvědy), který by byl ochoten připustit změnu jednoho druhu v jiný. Na druhou stranu je třeba podotknout, že např. BLAINVILLE pojímá druh *U. arctos* vlastně jako klad.

Jak tedy ovlivňovalo pojetí druhu v první polovině 19. století tehdejší taxonomickou praxi a jaké byly hlavní vlivy při definování mezidruhových odlišností (z pohledu taxonomie medvědů)? Domnívám se, že teoretické koncepty druhu hrály při taxonomické praxi spíše jen

okrajovou roli. Navíc neexistoval nějaký všeobecně akceptovaný pohled na to, jak druh definovat. Někteří autoři předpokládali existenci druhově specifických esencí (CUVIER, AGASSIZ aj.; viz RÁDL 2006, WILKINS 2009), jiní spatřovali hlavní kritérium druhu jako souboru vzájemně se rozmnožujících jedinců (např. GLOGER v diskuzi publikované v roce 1856 v časopise Naumannia, p. 276-327). Samozřejmě, že tyto dva koncepty nemusely být v přímém protikladu, každopádně ale zvýrazňovaly odlišné důrazy při taxonomické práci. Druh byl většinou chápán poměrně široce, jeho vnitřní variabilita byla definována za pomoci variet. Termíny jako varieta, rasa apd. v sobě zahrnovaly veškerou vnitrodruhovou variabilitu a neexistovalo žádné jasné rozdělení na „poddruhovou“ a „infrasubspecifickou“ úroveň. To se odráží i v taxonomii/nomenklatuře, kdy se na stejnou roveň dostávají geografické rasy i individuální abnormality. Tento problém je taxonomy reflektován, není však uspokojivě vyřešen (viz výše zmíněná GLOGEROVA diskuze).

Další aspekt, který ovlivňoval taxonomickou práci s taxony ze skupiny druhu v tomto období, byl výrazný nárůst jejich počtu. R. WAGNER (1833) podává přehledné srovnání nárůstu popsáných druhů. Počet savčích druhů se zvýšil mezi léty 1767 a 1831 z 221 na 1138, u ptáků to bylo za stejné období z 904 na 4099. U hmyzu to byl mezi lety 1767 a 1805 nárůst z 2 616 na 12 513. Takové množství druhů samozřejmě zvyšovalo i nároky na čistě technickou stránku taxonomické práce – množství i exotičnost taxonů, mnohdy nedokonale popsáných či popisovaných synonymně různými autory současně začalo vyžadovat formální prostředky umožňující určit následným revidujícím autorů vlastní taxonomickou náplň revidovaných nominálních taxonů. FARBER (1976) definuje tři hlavní významy/koncepty použití termínu „typ“ v první polovině 19. století: morfologický koncept, klasifikační koncept (těmi se zde zabývat nebudeme, protože nemají přímý dopad na chápání druhu) a sbírkový koncept (osobně nevidím tak ostrou hranici mezi dvěma posledně jmenovanými koncepty jako FARBER). FARBER se domnívá, že zvyšování počtu popsáných druhů vedlo k praxi specifikovat ve sbírkách jedince, na nichž byl daný druh popsán, jako typové exempláře (jako příklad takového použití uvádí např. GRAYOVI katalogy ptáků uložené ve sbírkách Britského muzea). Tyto typové exempláře jsou tak výhradními nositeli daného jména. FARBER však také uvádí, že v této době nebyla běžná praxe považovat typové exempláře za typické představitele daného druhu. Souhlasím s FARBEREM, že nárůst počtu taxonů začal přírodovědce nutit ke stanovování typových exemplářů, byl bych však opatrný co se týče toho (1) jak široce byla tato praxe rozšířená v první polovině 19. století a (2) do jaké míry je termín „type“ precizovaný a identifikovatelný s termínem názvový typ. Co se týče prvního bodu, domnívám se, že daná praxe začala v oborech nejvíce zatížených množstvím jmen (ornitologie, entomologie) a pouze pozvolna se přelévala i do jiných skupin. Při studiu názorů na taxonomii medvědů v první polovině 19. století jsem se s termínem jako „typ“ nesetkal a stejně tak nebyl kladen nějaký zvláštní důraz na exemplář, na němž byl daný druh popsán (týká se především fosilních druhů), pokud byl k dispozici i další materiál k danému druhu přiřazovaný. Nesetkal jsem se s představou (výjimka snad SCHMERLING), že by se jedinci

daného druhu neměli (příliš) lišit od exempláře, na němž byl druh stanoven. Co se týče druhého bodu, domnívám se, že představa názvového typu pro druh byla teprve v počátcích a že termín „type“ se v těchto souvislostech používal poněkud volněji. Např. GRAY (1846) hovoří o „types of the specimens“ a používá tak výraz „type“ ve smyslu dnešního termínu „originál“. Obdobně volnější použití předpokládám i v jeho katalogích, kde termín „type“ může být použit nejen ve smyslu názvový typ (jak předpokládá FARBER), ale i ve smyslu originál (a někdy snad i ve smyslu „pocházející z typové oblasti“). Zároveň, dle mého názoru, pro označení názvových typů používá i označení „as being the originals of species described in ...“ či „as authentic specimens of the species described in ...“. Priorita, kterou GRAY měl a zdůrazňoval v úvodech ke svým katalogům, bylo správné taxonomické určení. Proto zdůrazňoval ty exempláře, u nichž si byl jistý správností přiřazení daného jména. To byly samozřejmě v první řadě názvové typy. Z jeho úvodu mi však přijde, že stejnou váhu přikládal např. exemplářům, které k danému druhu přiřadil autor popisu daného druhu, aniž by musely nezbytně být názvovými typy.

V tomto období bylo popsáno 52 použitelných jmen ze skupiny druhu pro recentní a 21 pro fosilní zástupce čeledi Ursidae.

#### 4.3. 1859 – 1884

V roce 1859 vychází první vydání díla Charlese DARWINA „On the Origin of Species by Means of Natural Selection“, které, ačkoliv se nezabývalo medvědy, mělo rozhodující vliv na další směřování biologických věd, taxonomii nevyjímaje. Většina badatelů (přínejmenším v první části tohoto úseku) však ještě reprezentuje zástupce predevolučních škol a nezahrnuje tak evoluci do svých úvah. Tito autoři tak bez přerušení pokračují v řešení problémů započatých před r. 1859, včetně precizace taxonomických termínů. WAAGEN (RÁDL 2006) se např. snažil odlišit vnitrodruhovou variabilitu mezi jedinci v jedné časové úrovni (variace) od variability způsobené změnami probíhajícími v čase (mutace). Další vývoj v taxonomii však šel poněkud odlišným směrem a problematiku prostorové a časové variability neřešil. Nutno dodat, že ke škodě věci. Přítomnost poddruhů reflektujících geografickou variabilitu a poddruhů založených na variabilitě diachronní, které jsou z formálního hlediska neodlišitelné, i dnes nesmírně komplikuje naše možnosti jak uchopit poddruh (a následně tak i druh), neboť ani paleontologie nemá vypracovaný terminologický a metodický aparát, jak tyto různé složky vnitrodruhové variability odlišit a jak s nimi pracovat. MAYR (1982) si je tohoto problému vědom, ale neřeší ho. Je proto zajímavé, že pokus tuto disproporci odstranit, byl započat paleontologem, který Darwinovu evoluční teorii odmítal (RÁDL 2006). Ve snaze tyto dvě složky variability odlišit (ve smyslu WAAGENEM navržené difference) pokračovali i paleontologové, kteří evoluční myšlení akceptovali (NEUMAYR, DEPÉRET). V tomto období jsou také již jasně definovány hlavní zoogeografické oblasti platné až doposud.

Nejdůležitější studii týkající se recentních medvědů představuje GRAYOVA revize (1864) všech doposud popsaných recentních taxonů. GRAY je čelným taxonem

předevolučního myšlení a není tak překvapivé, že v jeho práci nenalezneme žádnou odezvu DARWINOVÝCH názorů. Jeho dílo z r. 1864 tak lze chápat jako jakési shrnutí a dovršení předevolučních představ o taxonomii medvědovitých, byť, nutno zdůraznit, značně osobité. GRAY se v první řadě vymezuje proti autorům (BLAINVILLE 1841, MIDDENDOFF 1851, SCHRENCK 1858), kteří považují všechny hnědé medvědy Eurasie a případně i Severní Ameriky za jeden druh. Domnívá se, že hnědé medvědy je možné rozlišit do dvou rodů – *Ursus* (včetně podrodu *Danis* pro severoamerické hnědé medvědy; do tohoto rodu řadí také baribaly (podrod *Euarctos*), medvědy ušaté a *U. inornatus*) a *Myrmarctos*. Právě na základě tohoto konceptu kritizuje výše zmíněné autory. Domnívá se, že jimi zjištěná velká kraniální variabilita hnědých medvědů (především ze Sibíře) zahrnující i variabilitu amerických forem, je artefaktem neodlišení těchto dvou rodů (*Ursus* a *Myrmarctos*) v souboru studovaných lebek. To samo o sobě neznamena, že by si GRAY nebyl vědom variability u medvědů (pro druh *U. arctos* rozeznává 4 variety a 8 subvariety s rozšířením od Evropy po Kamčatku; na druhou stranu *U. syriacus* a *U. isabellinus* považuje za samostatné druhy), nicméně stanovená kritéria (především kraniální) ho vedla k poměrně netradičnímu členění medvědů, které se, nutno říci, neujalo. GRAY uznává poměrně velký počet druhů medvědů (18, z toho 8 hnědých), jeho kritéria jsou však někdy nejednotná. Primární roli hraje rozdělení do rodů a podrodů, které je značně arbitrární a vede k nepřirozenému rozčlenění hnědých medvědů (a v důsledku tak k nárůstu počtu jejich druhů). Některé překvapivé závěry (např. *U. euryrhinus* a *U. crowtheri*, oba jsou hnědí medvědi, byly začleněny do rodu *Helarctos*) jsou důsledkem toho, že GRAY neměl možnost sám materiál studovat a vycházel z mnohdy nepřesných až zavádějících informací v literatuře. U ostatních medvědů je jeho členění standardnější. Do jednoho druhu slučuje *H. malayanus* a *H. eurypilus*, jinak však akceptuje většinu ostrovních forem jako samostatné druhy (*U. japonicus*, *U. formosanus*, *U. inornatus*; posledně jmenovaný překvapivě není řazen do blízkosti medvěda pyskatého). GRAY (1869) udělal již jen malé změny a doplňky oproti předešlému schématu, např. doplnil jím popsany (GRAY 1867) druh hnědého medvěda *U. lasiotus* a synonymizoval *U. formosanus* s *U. torquatus* (= *U. thibetanus*). BUSK (in PRESTWICH 1874), zjevně v návaznosti na GRAYE, akceptuje sice dva druhy hnědých medvědů v Severní Americe, ale pro celou Eurasii předpokládá jen jeden druh, *U. arctos*. Ani LYDEKKER (1884) nepřijal GRAYOVO schéma a uznává pouze 10 recentních druhů. LYDEKKER akceptuje jen jeden euroasijský druh hnědého medvěda, severoamerické však chápe jako (jeden) samostatný druh. Za samostatný druh pokládá i *U. japonicus* (a překvapivě uvádí příbuznost spíše s *U. americanus* než *U. thibetanus*) a se značnými pochybnostmi také *U. crowtheri*. Zbylých 6 druhů představuje druhy dnes uznávané za platné. Je zajímavé, že LYDEKKER, který se zabýval zoogeografií, zastává oproti GRAYOVI (1869) názor, že medvěd z Tchaj-wanu (*U. formosanus*) je synonymem nikoliv k *U. thibetanus*, ale *U. ornatus* (= *Tremarctos ornatus*). Některé taxony považuje za variety (např. *syriacus* či *isabellinus* pro *U. arctos* nebo *gedrosianus* pro *U. torquatus* (= *thibetanus*)). Varieta v jeho pojetí, dle mého názoru, již odpovídá plně poddruhu, chápanému jako fenotypově specifická

geografická rasa. V tomto období byly popsány některé další druhy (např. SEVERCOV 1873, SWINHOE 1864 nebo SCLATTER 1868), většinou založeny na exemplářích získaných při objevných expedicích, především v Asii. Ty jsou však záhy synonymizovány s některým z již popsaných druhů. DAVID (1869) popsal pandu velkou pod jménem *Ursus melanoleucus* (dnes *Ailuropoda*).

V chápání recentních druhů medvědů se studované období příliš neliší od předešlého. GRAYOVO taxonomické členění hnědých medvědů je všeobecně odmítnuto. Sám GRAY navíc většinu dříve popsaných jmen hnědých medvědů snižuje na úroveň sub-variety. Výsledkem je, že se obecně uznává existence dvou druhů hnědých medvědů – po jednom v Evropě a Severní Americe, přičemž některé asijské/africké populace (*U. syriacus*, *U. isabellinus*, *U. crowtheri*) jsou občas akceptovány jako samostatné druhy (např. GRAY *op. cit.*, STERNDALE 1884, aj.). Je zajímavé, že oproti taxonům na jižním okraji areálu jsou severoasijské formy hnědých medvědů obecně přijímány jako součást jednoho euroasijského druhu *U. arctos*. U ostatních druhů je situace velmi blízká dnešnímu chápání s tím rozdílem, že je zde zřejmá tendence chápat ostrovní populace (zvláště *U. japonicus*) jako samostatné druhy. Nové druhy se popisují spíše výjimečně a nejsou většinou na druhové úrovni akceptovány jako platné. U GRAYE je navíc zajímavým aspektem to, že v úvodu ke své práci zdůrazňuje velkou kraniální variabilitu medvědů a úskalí, která to přináší, pokud je při taxonomickém hodnocení brán v úvahu pouze lebeční a kosterní materiál. Sám však následně zakládá svou distinkci rodů *Ursus* a *Myrmarctos* téměř výhradně na kraniálních znacích (jím zvolené znaky nejspíše reflektují sexuální dimorfismus či dokonce pouze individuální variabilitu) malého počtu lebek (částečně pouze na základě vyobrazení).

U fosilních medvědů je situace zajímavější. Co se týče názorů na taxonomii medvědů jeskynních, je patrný odlišný vývoj britské a středoevropské paleontologické školy. Britové většinou akceptují kritické závěry z předchozího období (patrně především vlivem OWENA) a uznávají pouze jeden druh jeskynního medvěda, *U. spelaeus* (např. DENNY 1864, BUSK in PRESTWICH 1874, LYDEKKER 1884). Naproti tomu německy píšící autoři (především z Rakouska-Uherska) mají tendenci rozlišovat dva druhy medvědů jeskynních, *U. spelaeus* a *U. arctoides* (např. PETÉNYI 1864, WANKEL 1868, HOCHSTETTER 1882). Významnou roli v odlišném přístupu mohlo hrát i to, že medvědi jeskynní jsou na Britských ostrovech poměrně vzácní, zatímco ve střední Evropě do tohoto období spadají intenzivní výzkumy nově objevených medvědíh jeskynní především právě v Rakousku-Uhersku. V důsledku přímé konfrontace s velkou kraniální variabilitou jeskynních medvědů (a při neznalosti reálné variability u recentních medvědů hnědých), středoevropští paleontologové patrně nebyli schopni akceptovat monospecifitu těchto nálezů. Jedná se však pouze o odlišné tendence a ne o pravidlo. Vliv mohla mít i skutečnost, že paleontologové v Rakousku-Uhersku nemohli navazovat (alespoň co se medvědů týče) na vlastní tradici, a práce autorů jako jsou WANKEL či HOCHSTETTER jsou v tomto ohledu zakladatelské. Němečtí autoři, navazující na vlastní tradici (již od ROSENMÜLLER) jsou v tomto ohledu kritičtější.

*U. priscus* je obecně akceptován jako samostatný druh, ačkoliv již NORDMANN (1858) prokázal jeho konspecifitu s *U. arctos*. Názory na jeho taxonomický statut se však různí. BUSK (1867) ho patrně jako první synonymizuje se severoamerickými hnědými medvědy (*U. ferox = horribilis*). Tento koncept (akceptuje ho i LYDEKKER (1884)) představuje specifický pohled britské paleontologické školy, odlišný od kontinentálního pojetí. BUSK (in PRESTWICH 1874) dokonce považuje za pravděpodobné, že se *U. priscus* (= *ferox*) vyvinul z medvěda jeskynního. Je to poprvé (pokud vím) od ROSENMÜLLERA, kdy autor připustil, že se jeden druh medvěda vyvinul v jiný, a předpokládám, že je za tím možné vidět vliv DARWINOVY evoluční teorie. Na kontinentu je běžnější pojetí, že *U. priscus* představuje samostatný druh stojící morfologicky mezi *U. spelaeus* a *U. arctos*, blíže však prvně jmenovanému (např. O. FRAAS 1872), aniž by byl spojován se zmíněným americkým taxonem. Co se týče popisů nových druhů, v tomto období věnují paleontologové pozornost především fosilním nálezům medvědů hnědých (DENNY 1864, LARTET 1867, O. FRAAS 1872). To je patrně, přinejmenším z části, způsobeno tím, že panovala obecná představa, že *U. priscus* má morfologicky poměrně blízko k *U. spelaeus*, a tak k němu nebyly přiřazovány nálezy klasických fosilních hnědých medvědů (srv. DENNY, O. FRAAS). Ve skutečnosti tato představa není příliš opodstatněná, ačkoliv někteří představitelé hnědých medvědů z posledního glaciálu mají „speleoidní“ tendence. Byly také popsány 4 druhy (z jedné lokality) subfosilních hnědých medvědů ze severní Afriky (BOURGUIGNAT 1867, 1868). Jejich validita byla od začátku považována za pochybnou (cf. LYDEKKER 1884), ale materiál nebyl dlouho revidován. MAJOR (1873) popsal nález evropského fosilního ušatého medvěda (*U. thibetanus*) jako *U. mediterraneus*, ale tuto příbuznost nerozpoznal a předpokládal pro něj afinitu k medvědům hnědým. FALCONER (in MURCHISON 1868) popisuje nález fosilního ušatého medvěda z Indie pod jménem *U. namadicus*. Další popsání druhů medvědů patřily k jiným podčeledím než Ursinae (např. COPE 1879, GERVAIS et AMEGHINO 1880, LYDEKKER 1884). V těchto případech se jednalo většinou o izolované nálezy vzácných (přinejmenším v té době) taxonů, a tak často o první druhy daných rodů, takže příliš mnoho nevypovídají o tom, jak autor jejich popisu chápal druh.

Studium fosilních medvědů v tomto období je charakterizováno jednak postupným nástupem evolučního myšlení (např. LYDEKKER (1884) již publikuje evoluční schéma určitých skupin šelem zahrnující i některé rody medvědovitých), jednak, dle mého názoru, celoevropským rozvojem paleontologie a s tím související nárůst množství fosilního materiálu i lidí, kteří jej zpracovávají. Následně se tak určování fosilních taxonů přestává omezovat na velká muzea, která měla k dispozici rozsáhlé sbírky recentního srovnávacího materiálu a velké knihovny. Zároveň dochází k větší specializaci a paleontologové často nemají dostatečné zkušenosti s recentním materiálem. Domnívám se, že nedostatečnost ve srovnávacím materiálu je jednou z hlavních příčin popisu nových taxonů fosilních hnědých medvědů. Ale obdobně jako v předešlém období, nové druhy (tentokrát hnědých medvědů) jsou většinou popisovány autory s malou autoritou (protože se medvědům věnují pouze

okrajově a jejich práce nejsou dostatečně detailní a přesvědčivé) a nejsou široce přijímány jako platné. Akceptování dvou druhů jeskynních medvědů (*U. spelaeus* a *U. arctoides*) (zvláště) paleontology v Rakousku-Uhersku, navzdory závěrům autorit předchozího období i některých jejich současníků, je zajímavou skutečností, které bude třeba věnovat v budoucnu další pozornost.

V tomto období bylo popsáno 13 recentních taxonů ze skupiny druhu (z toho je jedno jméno dnes považováno za platné jméno druhu, které je tak posledním platným druhovým jménem recentního medvěda) a 14 fosilních.

#### 4.4. 1885 – 1910

V tomto období již badatelé plně akceptují evoluční teorii a v mnoha směrech je tak lze považovat za období, v němž koření dnešní systematická zoologie a paleontologie. Pokračuje také snaha o kodifikaci pravidel zoologické nomenklatury. Jedním z takových pokusů jsou i nomenklatorická pravidla navržená Americkou ornitologickou společností (COUES *et al.* 1886). Jako první posouvají počátek zoologické nomenklatury k r. 1758, snaží se definovat rozdíly mezi druhem a poddruhem a jako první kodifikují (v té době již často používaný) zápis poddruhu pomocí trinomenu. Zároveň se také snaží specifikovat, co je poddruh a co již variabilita nižší úrovně (poddruh je chápán více méně jako geografická rasa). Nicméně v druhé polovině tohoto období jsou již vydána také první mezinárodní pravidla zoologické nomenklatury (ICZN 1905), která se záhy stávají dominantními. Významným prvkem tohoto období je nástup americké mammalogické školy. Do této doby většina popisů medvědů (a výzkumu savců obecně) vycházela z evropského akademického prostoru. Program této nové vlny amerických mammalogů lze charakterizovat snahou „dohnat a předejít“ (rozuměno evropskou vědu). Zájem je předně směřován na domácí severoamerickou faunu a vyúsťuje v popis obrovského množství taxonů ve velmi krátkém období. Typickými představiteli jsou např. J. L. ALLEN nebo D. G. ELLIOT ale především C. H. MERRIAM. Ten se v roce 1897 (MERRIAM 1897) jasně vymezuje proti pravidlům rozlišování druhu a poddruhu navržených v nomenklatorických pravidlech Americké ornitologické společnosti (ta, zjednodušeně řečeno, navrhovala za druh pokládat ty populace, mezi nimiž není v diskriminativních znacích přechod, a jako poddruh ty populace, mezi nimiž přechod existuje) a jako základní pravidlo pro odlišování druhů stanovuje míru odlišnosti. Domnívá se, že ačkoliv hodnocení míry odlišnosti může podléhat jistým subjektivním výkyvům, v zásadě jde o rozlišování objektivně existujících druhů a proto je přirozené, že se badatelé více méně shodnou, jak velká odlišnost je již druhová a jaká jen poddruhová. V tomto období také začínají výrazněji zasahovat do popisu exotických faun zoologové z německé kulturní oblasti. Sledujeme zde poprvé zřetelně to, co bude patrné i v následujících obdobích. Nově povstalé národní školy (ať již zoologické či paleontologické) mají tendence svou existenci potvrzovat ve svých počátcích i popisem značného počtu nových taxonů.



V paleontologii savců je toto období charakterizováno nástupem generace velikánů (např. M. SCHLOSSER, CH. DEPÉRET, H. G. STEHLIN, H. F. OSBORN), které lze bez nadsázky označit za zakladatele moderní evropské (a severoamerické) paleontologie savců. Pro paleontologii tohoto období je charakteristická snaha tvořit vývojové řady, evoluční stromy. Nedostatek materiálu i skutečnost, že většina známých nálezů pochází z Evropy (či Severní Ameriky) však nedovoluje badatelům tohoto období přiblížit se ve většině případů ke skutečným fyletickým vztahům. Velmi důležité jsou studie týkající se vzniku, homologie a názvosloví savčích molárů, kdy je jako základní model rozeznán tribosfenický molár, tzv. COPE-OSBORNOVA teorie (např. OSBORN 1907). Tento teoretický základ umožňuje kvalitativně nový přístup k hodnocení dentální variability, která je tradičně jedním z nejdůležitějších taxonomických nástrojů v paleontologii savců. DEPÉRET (1909) rozebírá problematiku infraspecifické variability v prostoru a čase. Pro jednu časovou rovinu rozlišuje mezi vnitropopulační variabilitou (ta by neměla být vědecky pojmenována) a variabilitou geografickou (pro ni užívá termín *varieta*). Co se týče variability v čase, následuje model WAAGENŮV a NEUMAYRŮV a jednotlivá stádia v evoluční linii označuje jako mutace. DEPÉRET je gradualista a předpokládá, že v časové linii nelze od sebe jednotlivé druhy odlišit a navrhuje proto oddělení paleontologické a zoologické nomenklatury. To, co v synchronním modelu odpovídá rodu, by v diachronním mělo odpovídat fyly, a to, co druhu, by mělo odpovídat mutaci. Tento striktní požadavek se neujal a ani sám DEPÉRET ho neaplikoval příliš striktně. Nicméně je třeba si uvědomit, že taxony, které označoval jako „*mut.*“, považoval za kvalitativně hodnotnější než ty, které jím byly označeny jako „*var.*“. Tento přístup, snad následovaný ještě některými dalšími francouzskými paleontology, posléze (ICZN 1961) narazil na odlišné pojetí těchto termínů v zoologii. DEPÉRET nicméně jasně pojmenoval problém nestejnocennosti synchronní a diachronní variability v rámci téhož druhu, a alespoň se snažil hledat jeho řešení (v některých bodech blízké dnešnímu pohledu např. fylokodu), a to jak v taxonomické tak nomenklatorické rovině. Generace po něm na tento úkol již v podstatě rezignovaly.

Co se týče recentních medvědů, nejdynamičtější je v tomto období vývoj názorů na taxonomii severoamerických taxonů. Jestliže LYDEKKER (1885) ještě uznává jen jeden druh amerických hnědých medvědů (a žádný recentní poddruh), MERRIAM (1896) ve své první práci týkající se taxonomie severoamerických medvědů popisuje 3 nové druhy hnědých medvědů a jako samostatné druhy uznává i 2 dříve popsané taxony. Navíc *U. horribilis* rozčleňuje na 3 poddruhy (z toho 2 nově popsané). Hlavním kritériem pro popis nových taxonů je jejich kraniální charakteristika. Tyto nově popsané taxony jsou akceptovány i evropských badateli (např. TROUESSART 1898-1899, MILLER *et* REHN 1901; LYDEKKER (1901) je uznává pouze jako poddruhy). MERRIAM (1897) se přímo vymezuje proti příliš širokému chápání druhů u LYDEKKERA (v roce 1897 LYDEKKER přímo uvádí severoamerické hnědé medvědy jako 4 poddruhy *U. arctos*), které označuje za paleontologické (překvapivě je paleontologické pojetí druhu v této době považováno za širší než to neontologické). Obdobný

pohled mají i další američtí zoologové a do konce tohoto období je ze severní Ameriky popsáno dalších 6 druhů a 2 poddruhy hnědých medvědů (MERRIAM 1902, 1904, 1910, ALLEN 1902, ELLIOT 1904) a tento trend bude pokračovat i v období následujícím. Obdobné tendence, byť ve zmírněné formě, je možné vysledovat i v hodnocení euroasijských hnědých medvědů. LYDEKKER (1885) ještě rozeznává jen jeden druh hnědého medvěda v celé Eurasii se 2 – 4 poddruhy (všechny z jižního areálu rozšíření). O něco později (LYDEKKER 1897) sám popisuje nový poddruh hnědého medvěda z ostrova Hokkaido (pro Eurasii rozeznává 4 poddruhy včetně nominotypického) a uznává medvěda tibetského (*U. pruinosus*) jako samostatný druh. Většina autorů však tento umírněný pohled nesdílí. TROUESSART (1898-1899) rozeznává kromě *U. arctos* (se 4 poddruhy) tři další druhy hnědých medvědů – *U. isabellinus* (*syriacus* jako jeho poddruh), *U. lagomyiarius* a *U. leuconyx* (všechny tyto taxony jsou z jižního okraje rozšíření). Později (TROUESSART 1910) dokonce rozeznává pouze v Evropě 5 poddruhů hnědého medvěda. GREVÉ (1894) uznává 2 druhy – *U. arctos* (s varietou *collaris*) a *U. syriacus* (s varietami *isabellinus* a *lagomyiarius*). MERRIAM (1896) nebo VON REICHENAU (1906) dokonce považují za samostatný druh i medvěda hnědého z východní Sibíře (jako *U. beringianus*), REICHENAU dokonce i *U. yesoensis*. HEUDE (1898, 1901) popisuje navíc 3 další druhy hnědých medvědů především z Mandžuska a přilehlých oblastí.

Velmi podobná je situace i u většiny ostatních druhů medvědů. KNOTTNERUS-MEYER (1908) rozeznává na základě studia 56 lebek ledních medvědů 5 druhů a jeden poddruh (z toho 3 druhy a poddruh nově popisuje). Pro taxonomické členění baribala (*U. americanus*) platí z pochopitelných důvodů to samé, co pro severoamerické hnědé medvědy. GREVÉ (1894) uznává pouze jeden druh, MERRIAM (1896) již 4 (z toho jeden nově popisuje). Toto členění přejímá i MILLER *et* REHN (1901), TROUESSART (1898-1899) uznává pouze druhy tři. LYDEKKER (1901) uznává jen jeden druh a většinu ostatních taxonů jen jako poddruhy (pokud vůbec). Američtí autoři se však přikláněli k velmi úzce vymezeným druhům a v tomto období popsali 7 nových druhů a 5 poddruhů baribalů (např. MERRIAM 1896, 1904, OSGOOD 1901, ELLIOT 1903, aj.). Ačkoliv *U. a. cinnamomum* je považován jen za barevnou fázi a *U. a. luteolus* (chápaný většinou jako samostatný druh) je definován kranialně a geograficky, jsou ze západního pobřeží Aljašky a Britské Kolumbie popsány dva nové druhy opět na základě místních barevných fází (DALL 1895, HORNADAY 1905). Medvědům ušatým je věnována menší pozornost. Přesto HEUDE (1901) popisuje 3 nové druhy ušatých medvědů, a to především na základě kraniodentálních charakteristik. MATSCHIE (1897) popisuje nový druh ušatého medvěda z Japonska (přičemž *U. japonicus* považuje, v souladu s převládajícím dobovým míněním, také za samostatný druh). Hlavní rozdíl mezi *U. japonicus* a jím nově popsaným druhem je v přítomnosti bílé hrudní skvrny. MATSCHIE uvádí, že nezná detaily o geografickém rozšíření obou druhů v Japonsku, ale domnívá se, že je možné, že každý z ostrovů (Honšú, Kjúšú, Šikoku) má vlastní druh. MATSCHIE také uznává jako samostatný

druh *U. formosanus*. Jeden nový druh a jeden poddruh je také popsán pro medvědy malajské (HEUDE 1901, LYDEKKER 1907).

Hlavními znaky, které jsou v tomto období používány pro vymezení jednotlivých taxonů (jak na druhové, tak poddruhové úrovni), jsou především znaky kraniodentální. K celkovému vzhledu se přihlíží, ale dominantní je pouze v několika případech, kdy se jedná o výrazné odlišnosti ve zbarvení (barevné fáze *U. americanus*, a částečně *U. thibetanus*). Oproti starším obdobím tak dochází ke zřetelnému zúžení souboru posuzovaných znaků. Zároveň, přestože autoři často pracují s většími soubory lebek (a jsou si vědomi pohlavního dimorfismu), je tu zjevná absence populačního myšlení, a tak také chybí klíč k interpretaci studované variability, která je ve skutečnosti většinou na vnitropopulační úrovni. Hlavní dopad evolučního myšlení vidím v chápání infraspecifických jednotek. V předevolučním myšlení byly variety a druhy kvalitativně odlišné úrovně popisu. V evolučním myšlení převládá představa, byť do značné míry chybná (viz diskuze pro období 1937 – 1962), že poddruh je jen nehotový druh, jakýsi „před-druh“. To samozřejmě zcela zásadně mění následnou interpretaci infraspecifické variability. Navíc jsou v tomto období druhy vymezovány velmi úzce, pokud je i v takto úzce chápaných druzích ještě nějaká variabilita, je druh rozdělen na poddruhy. Druhy a poddruhy jsou většinou definovány na základě totožných kritérií a odlišují se pouze (subjektivně stanovenou) mírou intenzity odlišnosti. To vede (přínejmenším u medvědů) k situaci, kdy druh a poddruh nejsou jasně odlišitelné a celé spektrum taxonů ze skupiny druhu je rozčleněno na velký počet fenotypově málo variabilních taxonů (rozuměno v rámci taxonomicky významných znacích). Poddruhová variabilita je v tomto období již výhradně variabilitou geografickou. V druhé polovině období se tato představa precizuje a začíná se objevovat častěji koncept nominotypického poddruhu (ten se sice objevoval již dříve, ale pouze ojediněle). Druh je tak rozdělen na jednotlivé poddruhy zahrnující veškerý areál rozšíření. Doposud bylo zvykem popisovat jako variety/poddruhy pouze jedince/soubory jedinců, kteří se nějak lišili od typických představitelů daného druhu, aniž by však pro tyto typické představitele byl vytvářen nějaký vlastní infraspecifický taxon.

V paleontologii nejsou ve srovnání s neontologií změny v přístupu k hodnocení a rozlišování druhů u medvědovitých příliš výrazné. Jeskynním medvědům posledního glaciálu je věnována poměrně malá pozornost. Jsou sice ještě ojedinělé snahy definovat jejich variabilitu popisem nových taxonů (ISSEL 1885, E. FRAAS 1899), ale těmto taxonům není přikládán velký význam. Jistá pozornost je věnována jen FRAASOVU taxonu *U. spelaeus* var. *sibyllina*, který byl popsán jako forma menších jeskynních medvědů. Ale ani jeho uznání nemělo širší charakter a WEINSTOCK (2000) nově prokázal, že byl taxon popsán pouze v důsledku nevědomé formální chyby. Materiál z FRAASEM studovaných lokalit byl tvořen především menšími, samičími lebkami. Velké, samčí lebky byly totiž z větší části uloženy v jiné kolekci, kterou neměl FRAAS k dispozici. Jeskynní medvěd je tak většinou považován za jediný druh, pro nějž se nepoužívá další vnitřní členění (LYDEKKER 1885, TROUSSERT 1898-1899, REYNOLDS 1906, SCHLOSSER 1909). Stále je však přítomen i názor, že spolu s

klasickým jeskynním medvědem se vyskytuje i menší druh jeskynního medvěda s méně klenutým čelem (např. VON REICHENAU 1906). V tomto období je také učiněn první krok ke studiu ranných forem jeskynních medvědů. K tomu byla zapotřebí jednak představa existence jednotlivých evolučních stupňů v rámci dané vývojové linie, jednak zpřesnění stratigrafického členění kvartéru, které umožnilo jasně odlišit variabilitu v jedné časové rovině od variability jednotlivých chronotaxonů. VON REICHENAU (1904) popsal nový druh *U. deningeri*, který považoval za potomka *U. etruscus* a původně se domníval, že se jedná pouze o konvergentní vývoj k *U. spelaeus*. Později (VON REICHENAU 1906) však svůj názor přehodnotil a navrhl vývojovou linii *U. etruscus-U. deningeri-U. spelaeus*. VON REICHENAU měl gradualistickou představu evoluce a zdůrazňuje, že tento nový druh je popisován, protože nejsou známy přechodná stádia k *U. etruscus*. Svůj nový taxon založil na velmi podrobném srovnání kraniálního, dentálního i postkraniálního materiálu jak s fosilním tak recentními zástupci medvědotvých. Lze říci, že od tohoto bodu bude velká část taxonomické pozornosti při studiu spelaeoidních medvědů věnována právě jejich ranným formám.

Fosilním hnědým medvědům Evropy není věnována speciální pozornost. Považování jsou jak za samostatný druh (TROUËSSART 1898-1899), tak poddruh *U. arctos* (REICHENAU 1906). Anglická škola (LYDEKKER 1885, REYNOLDS 1906) je stále synonymizuje s hnědými medvědy Severní Ameriky, jež považuje za samostatný druh *U. horribilis*. POMEL (1897) popisuje nový fosilní druh patrně hnědého medvěda z Alžíru. Materiál je však malý a druhová samostatnost je těmto nálezům připsána především pro jejich exotičnost. Tento taxon je dnes občas považovaný za platný poddruh. HOLST (1902) popisuje jako samostatný poddruh subfosilní nález medvěda hnědého ze Švédska. I v tomto případě není taxonomická samostatnost příliš podpořena morfologickými znaky a je založena především na časovém kritériu. Zajímavé jsou názory na fosilní černé medvědy Evropy. REICHENAU (1906) jako první rozpoznal přítomnost černých medvědů ve středním pleistocénu Evropy (druhové jméno jim dal již MAJOR (1873), ale ten se domníval, že se jedná o malé medvědy hnědé). Přiřadil je však k pliocennímu evropskému druhu *U. arvernensis* (který chápal spíše jen jako formu v rámci širěji pojatého druhu *U. etruscus*). Tito medvědi jsou však představitelé medvědů ušatých (*U. thibetanus*) žijících dnes v Asii. Je zajímavé, že nejen REICHENAU, ale celá evropská škola této doby, jako by medvědy ušaté přehlížela. I srovnání s pliocenními nálezy bylo zaměřeno především na medvědy malajské a brýlaté (DÉPÉRET 1890, 1892), ačkoliv přinejmenším dentální podobnost je především právě s medvědy ušatými. Patrně medvěd ušatý nesplňoval dobové představy o primitivnosti, a byl tak *a priori* vyřazen ze srovnání s rannými představiteli ursiných medvědů. RISTORI (1897) jako první provedl rozsáhlejší revizi *U. etruscus* a zařadil do tohoto druhu i všechny do té doby popsané evropské pliocenní taxony. Takto široké pojetí akceptuje i SCHLOSSER (1899 a,b) a částečně i VON REICHENAU (1906). SCHLOSSER (1899a, b) navíc popisuje nový druh medvěda, *U. boeckhi*, pro nějž předpokládá miocenní stáří (jeho stáří je ve skutečnosti pliocenní, nejspíše spodnoplilocenní) a jako první, pokud je mi známo, publikuje evoluční strom medvědotvých s uvedením

konkrétních druhů. SCHLOSSER také mezi prvními (a patrně jako první paleontolog) zdůrazňuje důležitost detailní morfologie molariformních zubů pro interpretaci evoluce u medvědovitých a začíná pro ně používat OSBORNOVU terminologii zubních hrbolků.

Pro další podčeledi medvědovitých (jsou popisovány nové taxony pro všechny zbývající podčeledi kromě Ailuropodinae) je situace do jisté míry odlišná. Přestože začíná být materiál hojnější, i tak většinou představuje jen izolované nálezy, většinou značně geograficky či stratigraficky vzdálené od ostatních nálezů daného rodu. Paleontologové mají pak tendenci přeceňovat význam přítomných rozdílů na pozadí geografické či stratigrafické izolovanosti. Pro většinu těchto druhů není v tomto období známý dostatek materiálu a popisované rozdíly mají mnohdy hodnotu rozdílů mezi jedinci. Nicméně zvláště studie SCHLOSSEROVY (*op. cit.*) týkající se rodu *Ursavus* tvoří dodnes platný základ pro úvahy o ranné evoluci medvědovitých *s. str.*

V paleontologii se tedy situace, na rozdíl od neontologie, zásadně neliší od přístupu předchozího období a je pouze doplněna o precizaci evolučních a stratigrafických schémat. U taxonů, kde je k dispozici větší množství materiálu je přístup paleontologů poměrně střídmy a je rozeznáván nepříliš velký počet taxonů (u *U. etruscus* je vymezení druhu dokonce širší než dnes). U těch taxonů, pro něž je k dispozici malé množství materiálu mají naopak paleontologové tendenci přeceňovat zjištěné rozdíly a do jisté míry raději popisují nové druhy s vědomím, že v budoucnu mohou být, při objevení nového materiálu, synonymizovány. Zajímavý je zjevný rozdíl oproti soudobé neontologické praxi, který by si zasloužil budoucí hlubší rozbor. Domnívám se, že v tom, mimo jiné, mohla hrát roli i skutečnost, že je v neontologii taxonomický důraz přenesen především na kraniální variabilitu, která je u medvědů obzvláště velká. A protože je do značné míry vytržena z biologického kontextu (zvířata se studovala v muzeích, ne v přirozeném prostředí), je také velmi špatně uchopitelná. V paleontologii se s lebkami pracuje sice také, ale čím dál větší význam je přikládán dentální variabilitě, která je pro mezidruhové rozlišování patrně vhodnější. Navíc lebky jsou k dispozici ve větší míře jen u *U. spelaeus* a o významu jejich variability probíhá touto dobou kritická diskuze již téměř sto let. Domnívám se, že paleontologové tohoto období mají proto více zkušeností, jak s kraniální variabilitou pracovat. Toto však vysvětluje spíše skutečnost, proč se paleontologická praxe neshoduje s tou neontologickou, než aby to vysvětlovalo vlastní neontologický postoj.

V tomto období bylo popsáno 49 recentních taxonů ze skupiny druhu (z toho 13 pro severoamerické hnědé medvědy) a 22 fosilních (z toho 11 jsou medvědi podčeledi Ursinae).

#### **4.5. 1911 – 1936**

Toto období se nijak zásadně neliší od období předchozího, zvláště ve své první části. V závěru sledovaného úseku je patrný nástup snah o přehodnocení dosavadního přístupu v taxonomii, který pak vyvrcholí v období následujícím. V neontologii je důležitý nástup sovětské mammaliologické školy. V paleontologii v tomto období začíná intenzivní výzkum

fosilních savců Číny (TEILHARD DE CHARDIN, ZDANSKY, PEI aj.) a dochází k profesionalizaci výzkumů v jihovýchodní Asii (např. VON KOENIGSWALD). Do této doby byla v Asii hlavní pozornost věnována fosilním savcům Indie (britská okupace), v menší míře Indonésii (nizozemská okupace). V tomto období také publikuje svou teorii o pohybu kontinentů Alfred WEGENER, ta se však dočká obecného uznání až mnohem později. Dochází k postupnému zpřesňování stratigrafického členění evropského kvartéru a postupně se prosazuje kvadrilacialistický model PENKA *et* BRÜCKNERA (1901-1909).

MERRIAM (1914, 1916, 1918, 1929) pokračuje v popisech druhů a poddruhů medvědů hnědých v Severní Americe a stanovuje dalších 60 druhů a několik poddruhů. MERRIAM (1918) je přesvědčen, že se jedná o přirozené, vzájemně se nekřížící druhy, a sám vyslovuje údiv nad tím, že u tak velkých savců jako jsou medvědi, lze rozpoznat stejný vzorec rozšíření jako například u hlodavců, kdy se na jednom poměrně malém území vyskytuje několik druhů současně. Stejně jako v předchozích letech zakládá nové taxony především na kraniálních znacích. Ačkoliv jsou jisté pochybnosti o platnosti všech druhů, v zásadě se tato možnost akceptuje (např. OGNEV 1931), či se přinejmenším přijímá, že severoameričtí medvědi tvoří samostatný druh (případně více druhů) odlišný od euroasijských forem (MILLER 1912). Ale i v rámci taxonomie euroasijských forem v tomto období vrcholí tendence členit medvědy hnědé do velkého počtu taxonů. OGNEV (1924, 1931) popisuje řadu nových poddruhů a jeden druh medvědů hnědých z oblasti Sibíře a Střední Asie a pro paleoarktickou oblast celkem rozeznává 19 druhů a poddruhů hnědých medvědů. Obdobně jako MERRIAM používá pro rozlišení především kraniální znaky. OGNEV uznává jako samostatné druhy taxony z jižního (např. *U. pamirensis*, *U. pruinosus*) a východního (např. *U. beringiamus*, *U. piscator*, *U. mandchuricus*) okraje rozšíření. Ještě více druhů pro Eurasii rozlišuje např. SOWERBY (1920), který na druhovou úroveň povyšuje téměř všechny asijské taxony. LÖNNBERG (1923) také považuje medvědy hnědé Střední Asie za samostatné druhy a pro medvědy tibetské (*U. pruinosus*) dokonce stanovuje samostatný rod. 6 nových taxonů (většinou na úrovni poddruhu) je popsáno i pro oblast Kavkazu a Blízkého východu (SATUNIN 1913, MATSCHIE 1917, SMIRNOV 1919, LÖNNBERG 1925). Tendence popisovat nové taxony se však, po delší odmlce, vrátila i do Evropy. MILLER (1912) uznává pro Evropu jeden druh, *U. arctos*, ale s odvoláním na nedostatečnost materiálu, který měl k dispozici, se diskuzi o jeho poddruhovém členění vyhýbá. Autoři tohoto období však dříve popsané poddruhy uznávají (např. *U. a. alpinus*) a přidávají k nim nové pro Apeninský a Balkánský poloostrov (ALTOBELLO 1921, BOLKAY 1925). Tento přístup k taxonomii euroasijských hnědých medvědů je ukončen až kritickou revizí R. I. POCOCCA (1932). Ten sloučil všechny hnědé medvědy Eurasie a Severní Ameriky do jediného druhu *U. arctos* a celý jeho euroasijský areál rozčlenil do 7 poddruhů (možnost dvou dalších nechává otevřenou, nepovažuje však jejich platnost za pravděpodobnou). Studium zakládá především na lebkách, ale významnou váhu přikládá i měkkým částem, především při rozlišování na úrovni druhu (POCOCK 1914, 1918). Tato POCOCKOVA revize je základem současného pohledu na taxonomii palearktických

hnědých medvědů a patří k nejkvalitnějším a nejzávažnějším pracím, které byly na toto téma publikovány.

U dalších skupin recentních medvědů je situace podobná, ačkoliv jim badatelé věnovali menší pozornost. SOWERBY (1920) uznává 6 druhů ušatých medvědů a MATSCHIE (in MELL 1922) dokonce ještě jeden další druh popisuje. Zlom v pohledu na taxonomii *U. thibetanus* opět přinesla revize POCOCCA (1933), který se zabýval černými medvědy Asie. Ten sloučil všechny ušaté medvědy do jednoho druhu, včetně *U. japonicus*, který byl tradičně považován za samostatný druh a *U. gedrosianus*, který byl kvůli hnědé barvě srsti často mylně řazen k medvědům hnědým. Tento druh člení na 7 poddruhů. POCOCCOVA revize černých medvědů Asie (medvěd ušatý, malajský a pyskatý) je v podstatě první a také poslední kompletní taxonomickou revizí těchto druhů, je dodnes základem pro jejich taxonomické členění a zůstává v mnoha směrech nepřekonána. Lední medvědy reviduje BIRULA (1932), odmítá KNOTTNERUS-MEYEROVO členění a všechny taxony shrnuje do jediného druhu, který rozčleňuje na tři poddruhy (jeden z nich nově popisuje). Baribalům je věnována malá pozornost a je popsáno jen několik nových poddruhů, především pro ostrovní populace (SWARTH 1911, HALL 1928). V tomto období jsou popsány také nové dva taxony brýlatých medvědů (HORNADAY 1911, NICÉFORO 1924).

Situace v taxonomii recentních medvědů je přibližně do počátku třicátých let shodná se stavem v předešlém období. Autoři uznávají a popisují velké množství taxonů na úrovni druhu i poddruhu. Jejich chápání druhu je technické, bez snahy ho ověřovat na základě biologie živých jedinců. Zlom nastává (u medvědů) od třicátých let (POCOCK, BIRULA), kdy autoři nových revizí uplatňují kritičtější pohled na interpretaci (především kraniální) variability a jimi nově vymezené taxony (na druhové i poddruhové úrovni) reflektují biologická kritéria. Toto období více méně uzavírá dobu popisů recentních druhů a poddruhů medvědů, několik málo taxonů bude ještě popsáno v období následujícím a po roce 1960 jsou nové popisy již zcela výjimečné.

V tomto období se do centra pozornosti paleoarktologie opět vrací medvědi jeskynní, a to především díky novým výzkumům vídeňské školy (prováděné především od druhé poloviny tohoto období), která se stává vůdčí autoritou v jejich studiu a udržuje si toto postavení s určitými výkyvy až dodnes. Ačkoliv někteří autoři ještě uvažují o možném druhovém opodstatnění *U. arctoideus* (SOERGEL 1926, MAIER VON MAYERFELS 1929), převážná většina odborníků tento taxon již vůbec nezmiňuje (např. FREUDENBERG 1914, ANDREWS 1922, MOTTL 1934). EHRENBERG (1928a, b, c, 1929b) diskutuje problematiku různých taxonů jeskynních medvědů a dochází k závěru, že se většinou jedná o synonyma *U. spelaeus*. Své závěry zakládá na zjištěné variabilitě rozsáhlých souborů jeskynních medvědů získaných z nových vykopávek (zvláště z lokalit Drachenhöhle bei Mixnitz nebo Schreiberwandhöhle). Taxonomie je založená především na dentální variabilitě, kraniální a postkraniální znaky jsou také sledovány, ale hrají menší roli. Specialisté si jsou vědomi velké vnitrodruhové variability jak v rámci jedné lokality, tak rozdílů mezi jednotlivými lokalitami,

kteřou interpretují jako důsledek velké vnitrodruhové variability jednoho druhu a nikoli jako existenci více taxonů. Základním dílem o jeskynních medvědech se stává detailní studie o lokalitě Drachenhöhle bei Mixnitz (ABERL *et* KYRLE 1931). Pro mezidruhové srovnání medvědů jeskynních a hnědých na základě jejich dentice je předním dílem práce RODEHO (1935), která je v některých směrech dodnes nepřekonána. Pracím autorů vídeňské školy, stejně tak jako RODEMU či MOTTLOVÉ je vlastní uvažovat o medvědech jeskynních posledního glaciálu jako o jednom vysoce polymorfním druhu. Nové taxony jeskynních medvědů jsou popisovány zcela výjimečně a většinou se nejedná o specialisty (GORJANOVIC-KRAMBERGER 1912, BOCK 1913) a tyto taxony nejsou odbornou veřejností akceptovány. Jsou tu jen dvě výjimky. RODE (1934, 1935) na základě detailního rozboru dentální variability medvědů z lokality Einhornhöhle, a jejího srovnání s rozsáhlým vzorkem medvědů jeskynních i hnědých, došel k závěru, že tito medvědi vykazují zvláštní kombinaci archaických a pokročilých znaků, nepřítomnou u jiných jeskynních medvědů posledního glaciálu. Na tomto základě popsal tyto medvědy jako *U. spelaeus* var. *hercynica*. Na základě pozdějších výzkumů, jak stratigrafických tak morfologických (srv. SCHÜTT 1968), bylo prokázáno, že se jedná o střednopleistocénní zástupce druhu *U. deningeri*. Zajímavé je, že morfologický popis byl RODEM proveden precizně a správně, a že tento autor znal a srovnával i *U. deningeri*. Nicméně byl přesvědčen, že nálezy pocházejí z posledního glaciálu, což bylo pro jeho taxonomickou interpretaci rozhodující. Tento přístup je v paleontologii běžný a v podstatě nutný. Časová rovina je pro interpretaci mnohdy rozhodující, zvláště když se studium zabývá různými členy jedné vývojové linie polymorfního druhu. Zároveň je však otázka přesného stratigrafického stáří či sukcese jednotlivých lokalit vždy přítomným zdrojem možných interpretačních chyb, a to i zcela zásadních. Další diskuze o vnitrodruhové diverzifikaci jeskynních medvědů se týká problému tzv. „hochalpine Zwergformen“. Tato diskuze je v tomto období započatá, avšak nedokončená. EHRENBURG (např. 1929a, 1935, EHRENBURG *et* SICKENBERG 1929) na základě detailního srovnání některých vysokoalpských populací medvědů jeskynních (např. Schreiberwandhöhle) s jejich klasickými představiteli z nižších poloh (především Mixnitz) došel k závěru, že se vysokoalpské populace liší v průměru menšími rozměry a vyšším procentem arctoidních (tj. plesiomorfních) znaků. Tyto své závěry však nekodifikoval žádným jménem, a ačkoliv se tímto problémem zabýval až do konce života, zůstala tato otázka nedořešena (viz níže).

Značná pozornost je také věnována ranným spelaeoidním formám. Většina autorů uznává *U. deningeri* jako samostatný druh a člena spelaeoidní linie (FREUDENBERG 1914, ANDREWS 1922, SOERGEL 1926, RÜGER 1928, RODE 1935). Výhrady má EHRENBURG (1928b, 1929b), který chápe druh *U. spelaeus* tak široce, že do něj zařazuje i většinu ostatních spelaeoidních medvědů (např. *U. savini*, kterého popsal ANDREWS jako samostatný druh deningeroidního medvěda z Anglie) a má značné pochybnosti o opodstatněnosti oddělení *U. deningeri* od *U. spelaeus*. Neuznává ani druhovou samostatnost *U. suesenbornensis*, kterého popsal SOERGEL (1926) jako ranného člena spelaeoidní linie a předka *U. deningeri*.



EHRENBERG (1929a) ho považuje za konspecifického s *U. deningeri*, pokud vůbec připustí, že všechny spelaeoidní formy nejsou jen jeden druh. Avšak většina autorů tohoto i následujícího období má tendenci rozlišovat a uznávat poměrně velké množství taxonů (většinou samostatných druhů), které jsou zařazovány do tzv. *deningeri*-Formenkreis. Tento moment je poměrně zajímavý, a ukazuje na vliv fragmentárnosti fosilního záznamu. Tam, kde je k dispozici větší soubor nálezů, paleontologové pracovali bez problému s představou polymorfního druhu. Ve chvíli, kdy byly soubory menší, tak většina z nich měla tendenci přítomnou variabilitu (která byla mnohdy jen individuální) přeceňovat a považovat ji za variabilitu mezidruhovou. V následujícím období se tento trend ještě zesílí. Vliv také hrála geografická a stratigrafická vzdálenost jednotlivých nálezů.

Obdobný vzorec vidíme i u fosilních hnědých medvědů. Relativně malé množství nálezů, z nichž každý je tak nějak trochu jiný, vede k popisu stále nových druhů (BOULE 1919, GUTHER 1923, RODE 1934). *U. priscus* je sice považován za hnědého medvěda, často je mu však stále přisuzován druhový status (např. FREUDENBERG 1914, RODE 1935). Totéž platí o hnědých medvědech z lokality Taubach (RODE 1935). To snad může být způsobeno i vlivem taxonomie recentních hnědých medvědů, která rozlišovala v tomto období běžně více druhů hnědých medvědů, a jíž si jsou autoři paleontologických studií dobře vědomi. U ostatních skupin medvědů je situace velmi podobná, nálezy jsou spíše vzácnější, neumožňující stanovení vnitrodruhové variability. V takových případech je aplikován nejprve monotypický pohled na druh a teprve následně se uvažuje o případné synonymizaci. Významné jsou výzkumy zvláště v Číně (např. MATTHEW *et* GRANGER 1923, ZDANSKY 1924, 1928, PEI 1934 aj.) a v Severní Americe (např. LAMBE 1911, GIDLEY 1914, 1928, FRICK 1921, 1926 aj.).

V paleontologii jsou patrné dva souběžné taxonomické přístupy. Při dostatku materiálu se pracuje s vnitrodruhovou variabilitou a druhy jsou vymezovány poměrně široce, aniž by byla výrazná tendence je dále členit na poddruhy. Pokud jsou však nálezy izolované, jsou raději automaticky popisovány jako samostatné nové druhy. K tomu také přistupuje rozvoj americké a asijské paleontologie, která přináší nové nálezy (více než polovina taxonů popsanych v tomto období je mimoevropských). U mimoevropských nálezů, případně u nálezů ze starších geologických období, funguje stejný objevitelský efekt jako v neontologii 18. a počátku 19. století, jehož důsledkem je přeceňování zjištěných rozdílů. Taxonomie se zakládá především na studiu dentice.

Bylo popsáno 95 recentních taxonů medvědů ze skupiny druhu (z toho 71 pro severoamerické hnědé medvědy) a 38 fosilních taxonů (z toho 20 ursinních).

#### 4.6. 1937 – 1962

Počátkem tohoto období dochází k zásadnímu přehodnocování dosavadních konceptů v evoluční biologii, které vrcholí v jejím novém pojetí, označovaném dnes jako neodarwinismus, syntetizujícím dosavadní poznatky různých biologických disciplín a

vytvářející tak nový společný teoretický základ biologie. V zoologii je toto období charakterizováno nástupem populačního myšlení, což má přímý dopad i na taxonomii. V ní je zcela zlomovým a pro následující období určujícím dílo Ernsta MAYRA. Jeho koncept biologického druhu (MAYR 1942) má nesmírný vliv na celou systematickou zoologii a pro zoologii obratlovců se stává standardem a základním myšlenkovým rámcem pro následujících více než 50 let. Dalším významným počinem je definování kladistické metody HENNIGEM (1950). Té se však dostane obecnější pozornosti až v následujícím období. Přes některé výtky ke konceptu biologického druhu (viz např. diskuze *in* WILSON *et* BROWN 1953), je představa druhu jako přirozeného taxonu tvořeného souborem (potenciálně) vzájemně se křížících jedinců reprodukčně izolovaných od ostatních druhů (pro přesnou definici viz MAYR 1942, 1963 aj.) široce akceptována. Důležitá diskuze se vede také ohledně chápání infraspecifických jednotek. Poddruhy, pokud jsou uznávány, jsou chápány jako geografické rasy. MAYR (přehled *in* 1963) zdůrazňuje následující momenty: (1) poddruhy jsou taxonomické a (většinou) nikoli evoluční jednotky (druh je za evoluční jednotku považován, stejně jako některé jiné infraspecifické kategorie např. demy), (2) poddruhy jsou polytypické, jejich vymezení je (většinou) subjektivní a závisí na daném taxonomovi, (3) pro taxonomickou praxi je vhodné označovat je pomocí trinomeny, (4) poddruhy reflektují jen určitý typ infraspecifické variability. V tomto období se ozývají i hlasy po úplném opuštění konceptu poddruhu pro jeho formální vágnost a neschopnost objektivně definovat taxonomicky významné znaky (např. WILSON *et* BROWN 1953, HAGMEIER 1958). Z taxonomické praxe následujících let však jasně vyplývá, že koncept poddruhu jakožto geografické rasy označované trinomenem byl nadále používán a nedošlo k žádné jeho zásadní změně. Domnívám se však, že MAYRŮV důraz na to, že (1) poddruhy na rozdíl od druhů nejsou jednotkami evoluce a (2) termín poddruh by měl být používán v taxonomických, nikoliv však evolučněbiologických souvislostech, nedošel tak všeobecné pozornosti a akceptování jak by si zasloužil. Jsem přesvědčen, že významná část zoologické veřejnosti (včetně taxonomů) se stále na poddruhy dívala (a dívá) jako na předstupeň druhů (srv. MASTERS 1972), což se odráží i v některých současných pokusech o přehodnocování poddruhů (viz níže období 1989 – 2011). Shoda panovala v tom, že nemá význam přidělovat vědecká jména žádným infrasubspecifickým entitám (*op. cit.*, MAYR 1954, DOUTT 1955). To se odrazilo i ve formální stránce zoologické nomenklatury. BRADLEY (1957-1958) ještě do návrhu textu druhého vydání Pravidel zoologické nomenklatury zahrnul i pravidla pro práci s infrasubspecifickými jmény. Nicméně kolokvium pro zoologickou nomenklaturu (v rámci Mezinárodního zoologického kongresu v Londýně, 1958) odmítlo veškerá tato ustanovení (MEVILLE 1995) a infrasubspecifická jména tak byla vyloučena (ne zcela šťastným způsobem) z účinnosti pravidel zoologické nomenklatury (ICZN 1961).

POCOCK (1932), jak uvedeno výše, patrně jako první v moderní době předpokládal konspecifitu hnědých medvědů Eurasie a Severní Ameriky. Tento názor je následně akceptován mezi evropskými badateli (např. BOBRINSKIJ *et al.* 1944, ELLERMAN *et*

MORRISON-SCOTT 1951, ERDBRINK 1953, COUTURIER 1954), kteří však nedokládají své názory datovým aparátem. Oproti evropským kolegům se nejsou severoameričtí zoologové stále schopni oprostít od dědictví díla MERRIAMOVA a v celé první polovině tohoto období ještě uvažují v rámci jeho modelu s velkým počtem druhů hnědých medvědů (např. BAILEY 1936, RAND 1945, DALQUEST 1948, RAUSCH 1951). Zcela zásadní zlom přichází až v pracích RAUSCHE (1953a, b), který jako první mezi severoamerickými zoology synonymizuje hnědé medvědy Eurasie a Severní Ameriky, a který také (RAUSCH 1953b, 1963) tento názor dokládá na základě studia rozsáhlého, především kraniálního, materiálu. Je zajímavé, že RAUSCHOVOU specializací nebyla mammaliologie ale parazitologie. Přesto, či možná právě proto, byl schopen jako první odhodit jeho předchozí taxonomické tradice. RAUSCH (*op. cit.*) aplikuje na taxonomii hnědých medvědů moderní populační pohled a správně rozlišuje mezi variabilitou individuální, populační a druhovou. Tak, jak vyžadoval moderní taxonomický přístup, odmítá jednotlivým členům v rámci klíny přiznávat byť jen poddruhový status. Ačkoliv některé souhrnné práce publikované po RAUSCHOVĚ revizi stále ještě uvažují možnost většího počtu druhů hnědých medvědů v Severní Americe (MILLER *et* KELLOG 1955, HALL *et* KELSON 1959), naprostá většina autorů přijímá jeho závěry s ulehčením a diskuze se vede pouze o tom, kolik poddruhů je možné rozlišit. A i v tomto směru je patrná tendence k postupnému snižování počtu poddruhů, a to možná v některých případech až na úkor skutečnosti. Jestliže RAUSCH (1953b) rozlišuje 3 poddruhy pro Aljašku a severozápadní Kanadu, v roce 1963 uznává již jen dva pro celou Severní Ameriku (*U. a. middendorffi* z Kodiaku a přilehlých ostrůvků a *U. a. horribilis* pro pevninskou část kontinentu) a nechává pro nedostatek materiálu otevřenou ještě možnost samostatného poddruhu z Kalifornie (*U. a. californicus*). Ačkoliv někteří jiní autoři uznávají i některé další poddruhy, je zřetelný příklon k velmi střízlivému přístupu k taxonomickému členění severoamerických hnědých medvědů.

V taxonomii hnědých medvědů Eurasie nastal zlomový bod již koncem minulého období. Většina autorů (výjimku tvoří například rumunští autoři BOTEZAT (1942) a NEDICI (1942)) tohoto období vychází z POCOCKOVY revize a akceptuje ji jen s drobnými změnami. ELLERMAN *et* MORRISON-SCOTT (1951) uznávají týchž 7 poddruhů jako POCOCK a 3 další uvádí jako pochybné. NOVIKOV (1956) odmítá velké množství druhů a poddruhů hnědých medvědů rozeznávaných OGNEVEM a pro Sovětský stav rozlišuje 6 poddruhů. Oproti západoevropské tradici přiznává samostatný poddruhový statut medvědům z Kavkazu (taxonomie kavkazských medvědů je jednou z tradičních oblastí zájmu ruských taxonomů) a naopak do jednoho poddruhu sjednocuje jak medvědy Evropy, tak Sibíře. Až na detaily tak existuje v tomto období shoda v přístupu k taxonomii hnědých medvědů Eurasie napříč odbornou veřejností. Totéž lze říci i o asijských černých medvědech. I zde je většinou akceptována POCOCKOVA revize a nejsou prováděny žádné další významné taxonomické výzkumy. Výjimkou je pouze DERANIYAGALA (1949), který se domnívá, že typový materiál *M. u. inornatus* nepatří pyskatému, ale malajskému medvědovi, a tak pro Cejlon popisuje nový poddruh medvěda pyskatého. Tento názor však není odbornou veřejností přijat. Mírně

odlišná je situace u severoamerických baribalů. ANDERSON (1945) ještě popisuje 2 nové druhy baribalů pro Kanadu a kromě nich a běžného baribala (*U. americanus*) přiznává druhový statut i dvěma ostrovním taxonům z pobřeží Britské Kolumbie. R. M. ANDERSON je klasický představitel myšlení předchozího období, který nepřijal soudobý pohled založený na populačním myšlení. MILLER *et* KELLOG (1955) ještě uznávají 3 druhy (kromě *Euarctos americanus* také *E. carlottae* a *E. hunteri*), nicméně je v tomto období patrná jasná tendence uznávat v Severní Americe jen jeden platný druh baribala (např. ERDBRINK 1953, RAUSCH 1961 aj.). Až podnes však zůstává otevřená otázka počtu poddruhů. Je překvapivé, že baribal je jediný ursinní druh recentního medvěda, u kterého nebyla provedena kritická revize jeho taxonomické variability, a dodnes se vlastně používají za platné (téměř) všechny popsané poddruhy s tím, že pro velkou část z nich nejsou autoři schopni podat jejich fenotypové charakteristiky. Je až nepochopitelné, že bylo a je věnováno tak málo pozornosti taxonomii nejpočetnějšího druhu medvěda, z něhož je (přinejmenším potenciálně) k dispozici rozsáhlý srovnávací materiál (ve velké části svého areálu je lovným zvířetem), a který navíc žije v oblastech, které jsou domácími pro americkou mammaliologickou školu, jednu z největších a nejlepších na světě.

V tomto období je taxonomie recentních medvědů jasně ovlivněna nastupujícím populačním myšlením a s tím souvisejícím kritickým přehodnocením taxonomického přístupu. MAYRŮV koncept biologického druhu je obecně přijímaným kritériem pro stanovování mezidruhových hranic. Hlavní pozornost je věnována severoamerickým hnědým medvědům. Pro medvědy Eurasie jsou přijaty a mírně doplněny POCOCKOVY revize. Baribalům není věnována širší pozornost.

Přestože změna v uvažování nebyla v paleontologii tak zásadní jako v neontologii, i zde je patrná snaha o prohloubení a precizaci populačního myšlení a snahy (alespoň částečné) o biologičtější vymezení taxonů. Tyto nálady a snahy lze nejlépe sledovat na příkladu medvědů jeskynních a částečně fosilních medvědů hnědých. EHRENBURG (1942, 1950, 1955 aj.) stále rozvíjí myšlenku vysokoalpských forem jeskynních medvědů. Celkové naladění v odborné obci (především poválečné) jde však jiným směrem a převládá představa jeskynního medvěda jako jediného vysoce variabilního taxonu, který však nevytváří žádné zvláštní poddruhy (např. THENIUS 1951, ERDBRINK 1953, SPAHNI 1954, KURTÉN 1955a). Tito autoři (*op. cit.*) interpretují odlišné průměrné hodnoty vysokoalpských populací většinou jen jako důsledek odlišného zastoupení samců a samic na jednotlivých lokalitách. Dominantní osobností ve studiu jeskynních medvědů je B. KURTÉN, který se snaží aplikovat na jejich studium metody převzaté z populační biologie/genetiky (např. KURTÉN 1953, 1957, 1958a). Ve svých úvahách o evoluci medvědovitých během pleistocénu dokonce pracuje s představou hypotetické spelaeoidní a arktodíní alely, které jsou různě zastoupeny u různých populací pleistocénních medvědovitých (KURTÉN 1958b, 1959). KURTÉN na základě tohoto modelu dochází v tomto období k závěru, že *U. deningeri* je pouze poddruhem medvěda hnědého a používá pro něj trinomen *U. arctos deningeri*. V tomto případě jde jednoznačně o důsledek

snahy o aplikaci konceptu biologického druhu. Většina autorů nešla tak daleko, ale i tak je patrné přijetí a aplikování populačního myšlení do paleontologické praxe (*op. cit.*, MUSIL 1959).

Poněkud odlišná je situace, co se týče spelaeoidních taxonů ze stratigraficky starších období. V tomto období jim je věnována spíše menší pozornost, přesto řada nových nálezů a revize nálezů starších vede k popisu nových druhů a poddruhů (KRETZOI 1938, HELLER 1939, ZAPFE 1948, KOBY 1952). Někteří autoři (HELLER a částečně KRETZOI) chápou druhy poměrně úzce a odlišují se tak od převládajícího trendu. V ostatních případech hrají významnější roli tytéž příčiny, které byly zmiňovány pro minulé období. Nové taxony jsou charakterizovány především na základě dentálních znaků. Problémem však je, že pro tuto vývojovou linii v tomto stratigrafickém období nebyl k dispozici dostatečný srovnávací materiál, a tak do značné míry vždy záviselo na vkusu daného paleontologa, jak bude zjištěné rozdíly interpretovat. Roli hrálo také zpřesnění biostratigrafického členění evropského kvartéru (např. KRETZOI 1956), které vytvářelo nové stratigrafické úseky doposud „neobsazené“ zástupci spelaeoidní linie.

Také v poválečné taxonomii fosilních hnědých medvědů převládá pojetí široce vymezeného druhu. Oproti předešlému období nemají autoři problém zařadit do stejného druhu, jako jsou recentní medvědi hnědí, i paleopopulace, které mají jisté procento morfotypů nevyskytujících se u recentních představitelů druhu. Je tak široce přijímáno, že fosilní hnědí medvědi střední a západní Evropy jsou jen poddruhy medvěda hnědého, *U. a. taubachensis*, *U. a. priscus* (např. THENIUS 1956, KURTÉN 1958b, 1959, MUSIL 1960, 1964; srv. ale např. i. BONIFAY 1962), nebo jim dokonce není ani přiznán poddruhový statut a jsou pouze označovány jako *U. arctos* (ERDBRINK 1953). Jsou sice stále popisované nové taxony hnědých medvědů na základě izolovaných nálezů, a to především z exotičtějších oblastí – Severní Afriky a Kavkazu (např. VEREŠČAGIN 1947, ENNOUCHI 1958), ale pouze jako poddruhy. Výjimkou je VEREŠČAGIN (1959), který popisuje dva nové druhy medvěda hnědého z východní části evropského Ruska (na základě lebek). Takovýto přístup je však v tomto období již ojedinělý. Širší pojmání druhu a slučování dříve rozlišovaných druhů je patrné i na příkladu pleistocenních černých medvědů Evropy. Ještě začátkem tohoto období jsou popsány jejich dva nové druhy (KRETZOI 1941, DEHM 1943), ale již THENIUS (1958) provedl jejich kritickou revizi a synonymizoval je s druhem *U. mediterraneus* MAJOR 1873. THENIUS správně rozpoznal velkou podobnost tohoto taxonu s medvědem ušatým (*U. thibetanus*), nenalezl však ještě odvahu oba druhy sloučit (patrně kvůli velké geografické vzdálenosti bez existence spojovacích nálezů) a považoval je ještě za dva sesterské druhy. Jím zvolená diferenační kritéria na dentici nejsou však příliš přesvědčivá. Nutno však říci, že THENIUS měl k dispozici pouze malý studijní materiál. U ursinních nálezů pliocenního stáří je patrná tendence rozlišovat spíše více taxonů (THENIUS 1947, STACH 1953).

Nové evoluční a populační myšlení se v paleontologii medvědů výrazně prosazuje v poválečném období (ERDBRINK, THENIUS, KURTÉN), kdy nastupuje nová generace

paleontologů. V předválečném období paleontologové v taxonomické praxi studia medvědů na započaté změny v biologickém myšlení příliš nereagují (ale stejně tak neontologové). Vývoj paleontologie v tomto období vykazuje velmi blízké propojení s vývojem v biologii. Bylo popsáno 7 recentních taxonů medvědů ze skupiny druhu a 29 fosilních (z toho 20 ursinních).

#### 4.7. 1963 – 1988

V neontologii v tomto období jasně dominuje MAYRŮV koncept biologického druhu, který také tvoří základní platformu taxonomického uvažování. V paleontologii je sice ze své podstaty neaplikovatelný, nicméně nejsou nijak intenzivní snahy vytvořit alternativní koncept a v zásadě je akceptován, nebo se paleontologové zaštiťují konceptem morfospecie, u nějž více méně rezignují na snahu identifikovat morfologicky vymezený taxon s biologickým druhem. Velký význam, především pro následující období, má také vydání anglického překladu HENNIGOVY Fylogenetické systematiky (HENNIG 1966). V návaznosti na jeho kladistickou analýzu je zvláště ve druhé polovině tohoto období publikováno několik konceptů druhu (srv. diskuze *in* WHEELER *et* MEIER 2000), včetně konceptu fylogenetického druhu, které se, mimo jiné, snaží nějakým způsobem zohlednit časovou rovinu. Reálná nepřítomnost časového aspektu v konceptu biologického druhu je jednou z jeho největších slabín, v neontologii však začala být výraznější zátěží až ve chvíli, kdy se začaly používat metody, které nějakým způsobem odkazovaly právě na časovou složku. Kladistická analýza samozřejmě nepracuje s reálnou časovou změnou taxonu, ale relativní pořadí jednotlivých dichotomických větvení tento pocit intuitivně navozuje. Kladistická metoda se začíná prosazovat v taxonomii v druhé polovině období a to nejprve v neontologii. Kromě klasických metod zaměřených na fenotyp studovaného taxonu se v neontologii taxonomové začínají nově zaměřovat také na studium karyotypu a současně začíná nástup molekulární systematiky. Pro paleontologii je důležité postupné přijetí teorie kontinentálního driftu. Významné je také další zpřesňování biostratigrafie (např. MEIN 1975, FEJFAR *et* HEINRICH 1983, WOODBURNE 1987), zpřesňování a rozvoj metod pro přesná datování hornin, nástup magnetostratigrafie (např. WIEGANK 1983, LINDSAY *et al.* 1975, viz také historický přehled *in* PROTHERO 1988 nebo BUTLER *et* OPDYKE 1998) a pro stratigrafii kvartéru postupné akceptování polyglacialistického modelu (srv. např. KUKLA 1975).

Z hlediska taxonomie recentních medvědů je toto období poklidné a této problematice je věnována poměrně malá pozornost. Je obecně uznáváno 7 druhů recentních medvědů a panda velká (např. GEPTNER *et* NAUMOV 1967, HONACKI *et al.* 1982, EWER 1985), o jejímž přesném taxonomickém zařazení se vedou diskuze (ty se však netýkají taxonů ze skupiny druhu ale čeledi). Částečná pozornost je věnována poddruhové taxonomii u medvěda hnědého a to především u ruských a amerických populací. Ruští autoři navazují na schémata z konce minulého období a pouze mírně je upravují či doplňují. STROGANOV (1962) rozeznává pro území Sovětského svazu 7 poddruhů. Za povšimnutí stojí, že (1) považuje medvědy Evropy a

Západní Sibíře za jediný poddruh, (2) samostatný poddruh vyčleňuje pro Altaj, oblasti kolem Bajkalu a jižně od něj, (3) do jednoho poddruhu zahrnuje všechny medvědy z pobřeží Tichého oceánu (od Kamčatky po Mandžusko) a (4) v sovětské Střední Asii rozpoznává dva poddruhy (*U. a. pamirensis* a *U. a. leuconyx*). K rozlišování poddruhů používá jak znaky kraniální, tak celkový vzhled zvířete (charakter srsti apd.). GEPTNER *et* NAUMOV (1967) mají velmi podobný pohled na vnitrodruhové členění hnědých medvědů Starého světa. Rozeznávají 7 poddruhů na území Sovětského svazu (oproti STROGANOVVI uznávají jen jeden poddruh ve Střední Asii a za validní považují *U. a. lasiotus*). Mimo území SSSR uznávají ještě dva poddruhy (*U. a. crowtheri* a *U. a. pruinosus*). KURTÉN (1973) se zabývá vnitrodruhovou variabilitou medvědů hnědých na obou stranách Tichého oceánu na základě kraniálních znaků (maximální délka a zygomatická šířka). Na Ruském pobřeží rozeznává tři poddruhy, *U. a. piscator*, *U. a. beringianus* a *U. a. lasiotus*. Severoamerické hnědé medvědy rozčleňuje rovněž do tří poddruhů – *U. a. middendorffi* (ostrov Kodiak), *U. a. dalli* (velcí hnědí medvědi Aljašského pobřeží) a *U. a. horribilis* (ostatní medvědi Severní Ameriky). Taxonomie severoamerických hnědých medvědů je však stále nejasná a KURTÉNOVO schéma se, zvláště v Americe, příliš neuznává. Někteří autoři sice ještě stále používají pouze soupisy MERRIAMOVÝCH (a dalších) jmen s odkazem na nutnou revizi (SOPER 1964, HALL 1981), to je však již spíše výjimečné. Severoamerické hnědé medvědy v celém jejich areálu nakonec reviduje HALL (1984) na základě kraniálních znaků (z některých oblastí měl však velmi malý materiál). HALL rozeznává pro Severní Ameriku 9 poddruhů medvědů hnědých, většinu z nich z Aljašky a Západního pobřeží kontinentu, pro vnitrozemí od Kanady po Mexiko uznává pouze jeden poddruh. Ačkoliv závěry této revize budou v následujícím období přejaty do několika autoritativních prací (PASITSCHNIAK-ARTS 1993, WILSON *et* READER 2005, BARYSHNIKOV 2007), jeho taxonomické závěry se mezi severoamerickými zoology obecně nevžily (srv. historický úvod *in* SCHWARTZ *et al.* 2003), a oproti Eurasii většina autorů poddruhovou příslušnost neřeší a omezuje se pouze na druhové určení při popisu konkrétních populací (např. CONTRERAS *et* EVANS 1986, LEFRANC 1987). Ostatním druhům recentních medvědů není ze strany klasických taxonomů věnována zvláštní pozornost. Významný je tak především první pokus o zhodnocení rozšíření a příčin barevného polymorfismu u baribalů (ROUNDS 1987). Určitá pozornost je věnována i mezidruhové hybridizaci (např. GRAY 1972, WILSON *et al.* 1974, MONDOLFI *et* BOEDE 1981), nicméně existence mezidruhových hybridů neměla vliv na rozlišování či vymezení jednotlivých druhů medvědů a byl učiněn pouze pokus o využití těchto poznatků při definování mezirodových hranic (VAN GELDER 1977), který však nebyl obecně akceptován.

Taxonomie recentních medvědů je také studována pomocí nových metod karyologie a molekulární systematiky, která u medvědů v tomto období pracuje především s proteiny (např. hemoglobin). Tyto metody jsou však zatím příliš hrubé na to, aby se mohly konfrontovat s tradičním pohledem na druhové či poddruhové členění. Zabývají se buď snahou určit vnitrodruhovou genetickou variabilitu (např. ALLENDORF *et al.* 1979, MANLOVE

*et al.* 1980, LARSEN *et al.* 1983), či snahou zjišťovat mezidruhovou příbuznost v rámci medvědovitých (např. karyologie: O'BRIEN *et al.* 1985, O'BRIEN 1987, NASH *et al.* O'BRIEN 1987, proteiny: SARICH 1973, TAGLE *et al.* 1986, HOFFMANN *et al.* BRAUNITZER 1987, HOFFMANN *et al.* 1987, GOLDMAN *et al.* 1989).

V taxonomii recentních medvědů nedochází v tomto období k žádným zásadním změnám. Nástup kladistiky a s ním související snahy o přehodnocování konceptu druhu v druhé polovině tohoto období zatím nemají konkrétní taxonomické dopady. Druhy jsou chápány stejně jako v předchozím období, poddruhová problematika se řeší (za pomoci klasických fenotypových znaků) pouze u medvědů hnědých, aniž by zásadně vybočovala z rámce načrtnutého autoritami minulého období. Metody molekulární systematiky jsou ve svých začátcích a mají prozatím pouze ambice fylogenetické, nikoliv však taxonomické.

Podobně se i paleontologové po většinu tohoto období snaží spíše rozvíjet koncepty období předchozího, než-li je přehodnocovat. Po většinu období je pro taxonomii *U. spelaeus* dominantní pohled KURTÉNA (1968, 1976), že medvěd jeskynní představuje jeden polymorfní druh bez jasně vydělitelných geografických poddruhů. To je v zásadě široce akceptováno pro střední a západní Evropu (MUSIL 1965, 1980-1981, TERZEA 1966, THENIUS 1969, BONIFAY 1971, CORDY 1972, WISZNIWSKA 1976, CLOT 1980, ALTUNA 1984 aj.), v Evropě východní se někdy uznává existence poddruhů, především na Krymu a Uralu (VEREŠČAGIN 1973, GROMOVA *et al.* BARANOVOJ 1981, BARYSHNIKOV 1987). Taxonomii a vnitrodruhové variabilitě *U. spelaeus* se dlouhodobě věnuje jen pár specialistů (koncem období začíná tento počet narůstat). Je zjevná snaha aplikovat na studium jeskynních medvědů metodiku populační biologie, což je náročné na množství materiálu. Hlavní pozornost je tak věnována především metrické variabilitě dentice, morfologii je po většinu období věnována menší pozornost (výjimka např. MUSIL). Detailní vnitrodruhové změny v průběhu posledního glaciálu se snaží mezi prvními podchytit MUSIL (1965, 1966), jeho práce zůstávají však osamocené. Zlom nastává během osmdesátých let, kdy se začíná prosazovat nová generace mladých paleontologů. Ti se zaměřují (v některých případech téměř výhradně) na detailní morfologii dentice a její časové a prostorové změny (RABEDER 1983, PAUNOVIĆ 1988, TORRES 1988). Pozornost je věnována také taxonům spelaeoidní linie, označovaných souhrnně v německém jazykovém prostředí jako „*deningeri*-Formenkreis“ (např. MOTTL 1964, KURTÉN 1969, HELLER 1975). I zde je pozornost věnována především dentálním znakům, ve výjimečných případech je však k dispozici i rozsáhlejší kraniální materiál (PRAT *et al.* THIBAUT 1976). VEREŠČAGIN (1973) pro odlišení linie velkých (*U. deningeri-spelaeus*) a malých (*U. rossicus*, *U. uralensis*) jeskynních medvědů používá i morfologii *os penis*. BARYSHNIKOV (*in* LYUBIN *et al.* 1985) také jako první ustanovuje taxonomickou odlišnost jeskynních medvědů Kavkazu od zbytku Evropy. Autoři mají mnohem větší tendenci, i přes nedostatek materiálu (či právě proto) popisovat nové taxony právě z této skupiny (5 taxonů v tomto období). I pro více méně stejnověkové populace jsou ochotni uznávat (či alespoň připouštět) existenci několika poddruhů napříč Evropou, ačkoliv pro svrchnopleistocénní jeskynní medvědy o tom neuvažují.



Ostatním ursinním taxonům není věnována, až na výjimky (např. BONIFAY 1971, TORRES 1988), výraznější pozornost. Větší množství materiálu je k dispozici především pro ušaté medvědy z čínských pleistocénních lokalit. Staropleistocénní fosilní záznam je však stále značně fragmentární a nebylo tak možno dojít k definitivnímu taxonomickému zhodnocení, ačkoliv byly učiněny první pokusy (PEI 1987). Středno- a svrchnopleistocénní nálezy jsou řazeny do široce pojímaného poddruhu *U. thibetanus kokeni* (např. WANG *et* OUYANG 1982), taxonomicky mu však není věnována pozornost a nejsou činěny pokusy o zjištění jeho prostorové či časové variability. Je popsáno několik nových druhů agriotheriidních a ursavinních medvědů, většinou se však jedná jen o nepočtené izolované nálezy. Výjimkou je jihoafrický materiál z lokality Langebaanweg studovaný a popsáný HENDEYEM (1972). Jeho studie se však týkají především fyletických vztahů a taxonomie medvědovitých nad úrovní druhu (HENDEY 1980). Jistá pozornost je věnována taxonomii rodu *Ailuropoda*. Kromě již dříve popsáných střednopleistocénních taxonů jsou nově popsány 2 taxony spodnopleistocénní (WANG *et al.* 1982, PEI 1987). Zvláště PEI podává značně podrobné rozlišení jím nově popsáného poddruhu, a to především na dentálních znacích. Hlavním diferenciacním znakem je menší velikost a je předpokládáno, že nově popsané taxony tvoří se střednopleistocénními a recentními taxony přímou fyletickou linií.

Taxonomie fosilních medvědů v tomto období nepřináší žádné zásadní změny oproti období předešlému. Hlavní pozornost je tradičně věnována medvědům spelaeoidní linie, pro medvědy jeskynní (*U. spelaeus*) je dominantní přístup B. KURTÉNA formulovaný v předchozím období. Změny v pohledu na taxonomii jeskynních medvědů začínají spolu s aplikací nových přístupů v uchopování jejich variability až v osmdesátých letech, ale jsou zatím jen v začátcích a projeví se až v období následujícím. Taxonomii ostatních forem byla věnována jen menší pozornost (HENDEY, PEI). Většinou se autoři omezovali na základní deskripci nových nálezů a případně na jejich popis jako nových druhů, avšak bez hlubších snah o vymezení struktury vnitrodruhové a mezidruhové variability (což bylo většinou způsobeno nedostatečností materiálu).

V tomto období nebyl popsán žádný recentní taxon ze skupiny druhu a fosilních taxonů ze skupiny druhu bylo popsáno 18 (z toho 10 ursiních).

#### **4.8. 1989 – 2011**

V tomto období se zintenzivňují některé procesy souběžně započaté v období předešlém, které se vzájemně ovlivňují a vedou tak k významným změnám v taxonomické praxi. Součinnost těchto procesů vyúsťuje v dominantní postavení kladistické analýzy v rámci taxonomické praxe, což platí od druhé poloviny tohoto období i pro paleontologickou odbornou veřejnost. Prosazení se této metody souvisí z velké části s (1) rozvojem výpočetní techniky, (2) zdokonalením statistického aparátu pro taxonomické účely (což je opět spojeno s výpočetní technikou) a (3) v neontologii s rozvojem molekulární systematiky studující DNA (zvláště od nástupu PCR), která poskytuje velké soubory dat nového (nefenotypového)

charakteru, které jsou velmi vhodné právě pro numerické zpracování v rámci kladistické analýzy. Se vzrůstající dominancí molekulárněsystematických studií se postupně kladistická fylogenetika stává dominantní disciplínou systematické zoologie. Taxonomie *s. str.* přestává být chápána jako rovnocenná vědní disciplína a jsou započaty silné tendence podříditi ji plně fylogenetice. To je například patrné ve snaze oprostít se od oficiálně platné linnéovské nomenklatury a nahradit ji novým systémem názvosloví založeným na fylogenetickém modelu (tzv. fylokod).

Vliv fylogenetiky na taxonomii je velmi dobře patrný také na proměně pojetí druhu a obzvláště pak ve snahách o nové uchopení poddruhové variability. Fylogenetický koncept druhu (definice viz např. *in* WHEELER *et* MEIER 2000, VELASCO 2009) dobře odpovídá na potřeby kladistické metody po jasném uchopení jednotlivých monofyletických taxonů, není však schopný rozlišit na jaké úrovni vlastně daný monofyletický taxon vymezuje (jednotlivé populace odpovídají definici stejně jako celý druh). V praxi je tendence tento nedostatek řešit tím, že se definatoricky stanoví určitá míra genetické odlišnosti charakteristická v dané skupině pro odlišnost na úrovni druhu či poddruhu. Obecně každopádně tento koncept vede k rozlišování většího počtu druhů a, dle mého názoru, přeceňování vlivu přirozených bariér (zvláště ostrovů). V současné taxonomii (i savců) je možné jasně rozpoznat tendenci k rozlišování poměrně velkého počtu druhů a k povyšování některých dřívějších poddruhů na samostatné druhy (např. MAZÁK *et* GROVES 2006, GROVES 2011). Někteří taxonomové však tento pohled odmítají a není tak zcela jisté, zda výše uvedená tendence nakonec převáží (MEIRI *et* MACE 2007), osobně se však domnívám, že ano. Ještě výraznější vliv má tento přístup na přehodnocení pohledu na infraspecifickou variabilitu. Je patrný jasný trend snažící se definovat poddruhy primárně ne jako taxony zohledňující geografickou variabilitu druhu, ale jako pod-druhové evoluční jednotky. Takto pojaté poddruhy pak splňují vlastně i definici fylogenetického druhu, každopádně se od druhu kvalitativně neodlišují. Při jejich vymezování pak hraje výraznou (ne-li rozhodující) roli jejich genetické složení. Přestože tento přístup není ještě univerzálně přijat, domnívám se, že je zjevná tendence požadovat po validním poddruhu, aby byl vymezitelný i z hlediska molekulárního (což je vlastně interpretováno jako z hlediska evolučního). Pokud se tento přístup prosadí, bude to znamenat nejen zcela nové přehodnocení dosavadních poddruhů (a z velké části jejich zrušení, respektive zásadní předefinování), ale také celkovou změnu pohledu na to, jaké znaky jsou vhodné/přijatelné pro popis variability subspecifické, a které reflektují pouze variabilitu infrasubspecifickou.

I paleontologie je ovlivněna týmiž procesy jako neontologie, ačkoliv ne tak výrazně, nebo, možná pravděpodobněji, s určitým zpožděním. Hlavní rozdíl spočívá v tom, že přímý vliv molekulární systematiky se týká (zatím) jen omezeného počtu taxonů posledního glaciálu (především větších savců). Studium staré DNA (aDNA) začalo již během osmdesátých let na muzejním materiálu, v devadesátých letech, s nástupem PCR, jsou činěny první pokusy o sekvenování skutečně fosilní DNA (WILLERSLEV *et* COOPER 2005). Následně je však zjištěno, že většina prvních výsledků je nedůvěryhodná v důsledku kontaminace. Jsou proto vyvinuty

přísné protokoly snažící se snížit možnost kontaminace (nejdůležitějším z nich je kontrolní sekvenování ve dvou nezávislých laboratořích) a teprve po aplikování těchto přísných pravidel, zhruba od konce devadesátých let, nastává skutečný rozmach studia aDNA (WILLERSLEV *et* COOPER 2005) a je třeba zdůraznit, že medvědi jeskynní budou v tomto procesu hrát jednu z klíčových rolí. Hlavní pozornost je věnována studiu mtDNA, nicméně postupně se začínají činit pokusy i o studium nDNA, tzv. paleogenomika (HOFREITER 2008). Obdobně jako v neontologii, jsou získané výsledky nejprve interpretovány z hlediska fylogeneze (popřípadě fylogeografie) studovaných skupin, ale již poměrně brzy se začínají aplikovat i v taxonomické rovině. Největší dopad je samozřejmě pro savce posledního glaciálu, avšak nově formulovaný taxonomický přístup výrazně ovlivňuje i následný pohled na taxony ze stratigraficky starších období, a to přinejmenším v rámci pleistocénu.

Pro studium recentních medvědů je zcela zásadní nástup metod molekulární systematiky studujících DNA. Je obecným trendem ve studiu savců, že se většina studií nejprve zaměřuje na studium mtDNA, v druhé polovině období však začalo být jasné, že je třeba tyto výsledky kombinovat i s daty týkajícími se jaderné DNA. Je zajímavé, že tento trend medvědivité prozatím mívá, a že většina studií se stále zaměřuje téměř výhradně na mtDNA. Největší pozornost byla věnována medvědům hnědým. První studie ukázaly existenci dvou linií hnědých medvědů v Evropě (TABERLET *et* BOUVET 1994) a skutečnost, že z hlediska mtDNA jsou lední medvědi jen vnitřní skupinou medvědů hnědých (TALBOT *et* SHIELDS 1996). Další studie se snažily především rozšířit geografický rozsah studovaného vzorku a pokusit se najít nějaké geografické vzory rozšíření jednotlivých haplotypů (MASUDA *et al.* 1998, WAITS *et al.* 1998, MILLER *et al.* 2006, CALVIGNAC *et al.* 2009 aj.). Jednotlivé zjištěné klady byly definovány jako „evolučně signifikantní jednotky (ESU)“. V naprosté většině případů se však tyto ESU nekryly s žádným tradičně rozpoznávaným poddruhem (částečnou výjimku snad tvoří medvědi střední Asie, viz níže). To mělo poměrně zásadní vliv na nové promýšlení vnitrodruhové diverzity u medvěda hnědého, a to přes to, že (1) předběžné studie ukazují, že geografická distribuce haplotypů mtDNA neodpovídá rozložení variability jaderné DNA (KOHN *et al.* 1995, PAETKAU *et al.* 1998, WAITS *et al.* 2000), a že (2) současné geografické rozšíření haplotypů DNA může být poměrně nedávného data a může být výrazně ovlivněno nedávným výrazným snížením počtu medvědů v důsledku lidské aktivity (LEONARD *et al.* 2000, BARNES *et al.* 2002, VALDIOSERA *et al.* 2007, CALVIGNAC *et al.* 2008, KORSTEN *et al.* 2009, DAVISON *et al.* 2011). Rozpoznání specifického mtDNA kladu u jihoevropských populací mělo, domnívám se, vliv na oživení úvah o validitě některých z dříve popsanych poddruhů. V Itálii se opět začal vyčleňovat apeninský poddruh hnědého medvěda *U. a. marsicanus* (BOITANI *et al.* 2003) a na podporu jeho poddruhové samostatnosti byla dokonce provedena rozsáhlejší kranio-metrická studie (LOY *et al.* 2007). BARYSHNIKOV (2007) uznává dokonce dva platné poddruhy pro jižní Evropu – *U. a. pyrenaicus* a *U. a. marsicanus*. Hlavním problémem, který však současná taxonomie řeší, je, jak vyřešit nesoulad mezi tradičním poddruhovým členěním a současnými výsledky molekulární systematiky

(především mtDNA). Jen výjimečně jsou kombinovány nové molekulární studie s fenotypovou (kraniální) revizí studovaných populací (BARYSHNIKOV *et al.* 2004). Většinou se srovnává pouze geografické rozšíření patřičného mtDNA kladu a tradičního poddruhu. Zcela zjevně se očekává, že validní poddruh by měl být i ESU a mělo by být možné stanovit bariéry pro šíření genetické informace mezi jednotlivými ESU (KITCHENER 2010, GARSHELIS *et* MCLELLAN 2011). Požadavky na krytí se poddruhů s ESU vychází z velké části také z potřeb ochrany přírody. Biologové pracující v této oblasti potřebují zjednodušené a pádné argumenty pro kontakt s neobornou veřejností a rozlišování mezi fenotypově definovanými poddruhy a geneticky definovanými ESU to rozhodně nesplňuje. Zjevným příkladem je např. problematika *U. a. isabellinus*. U tohoto poddruhu (snad jako u jediného) více méně odpovídá rozšíření specifického mtDNA kladu tradičně předpokládanému areálu (GALBREATH *et al.* 2007) a validita poddruhu byla dokonce podpořena novou revizí kraniálního materiálu (BARYSHNIKOV 2007). Nicméně GALBREATH *et al.* (2007) prokázali, že fenotypově značně odlišní medvědi z pouště Gobi (popsaní SOKOLOVEM *et* ORLOVEM (1992) jako samostatný druh (*sic!*), *U. gobiensis*) jsou součástí tohoto kladu a na tomto základě oba taxony synonymizovali. Tento názor byl některými autory přijat (LHAGVASUREN *et* MIJIDDORJ 2006, KITCHENER 2010), aniž by byla řešena problematika fenotypové odlišnosti obou forem. MCCARTHY *et al.* (2009) sice zdůrazňují, že gobijští medvědi představují samostatnou konzervační jednotku, k jejich poddruhovému statutu se však nevyjadřují. Domnívám se, že tento příklad poměrně dobře ilustruje různé aspekty, které se podílí na současné tvorbě a přetváření taxonomického pohledu na medvědy.

Studie u dalších druhů medvědů jsou prozatím méně detailní a většinou se zatím přímo neodráží v jejich taxonomii. U ledních medvědů byla potvrzena malá genetická variabilita a PAETKAU *et al.* (1999) zahrnuli všechny lední medvědy jen do jedné ESU. WILSON *et* REEDER (2005) ani BARYSHNIKOV (2007) nerozlišují žádné recentní poddruhy ledního medvěda (nicméně je třeba říct, že za monotypický druh byl lední medvěd považován již dříve řadou autorů na základě jeho fenotypové variability). U baribalů je situace podobná jako u hnědých medvědů, zjištěné vzorce mtDNA variability neodpovídají standardním poddruhům (CRONIN *et al.* 1991, WOODING *et* WARD 1997, ONORATO *et al.* 2004). U baribalů je však ten rozdíl, že u nich nebyla v minulosti provedena kritická revize a jen malá část poddruhů se aktivně používá, a to především ty poddruhy, které jsou důležité z hlediska jejich ochrany (např. *U. a. kermodei*, *luteolus*, *floridanus*). Tyto taxony jsou proto ze stejného důvodu používány i nadále (vyžaduje to ochranná praxe), přestože nesplňují požadavek na to být ESU a do budoucna je jejich statut otevřený (KITCHENER 2010). Genetický výzkum ostatních taxonů je v počátku.

V tomto období byla provedena i řada důležitých taxonomických studií založených na studiu morfologických znaků, především kraniální variability (např. CHESTIN *et* MIKESHINA 1998, MEIJAARD 2004, MAHONEY *et al.* 2001). Nicméně jejich výsledky jsou v neontologii většinou přijímány podmíněně a pro potvrzení jejich validity jsou očekávány budoucí studie molekulární (KITCHENER 2010, GARSHELIS *et* MCLELLAN 2011). Taxonomická pozornost

byla také věnována pandě velké (*Ailurupoda melanoleuca*). Doposud se řešil především problém jejího fylogenetického postavení a otázce její vnitrodruhové diverzity nebyla věnována pozornost. Tradičně byla tak prezentována jako monotypický druh (ještě WILSON *et* REEDER 2005). Nicméně čínští autoři se v tomto období zaměřili na její poddruhovou strukturu. WANG (2003) rozeznal kromě nominotypického poddruhu ještě dva další, ale nedal jim vědecká jména (označuje je jako „Minshan form“ a „Qinling form“). Taxon z pohoří Čchin-ling (Qinling) byl následně popsán jako samostatný poddruh *A. m. qinlingensis* (WAN *et al.* 2005). K vymezení tohoto poddruhu byly využity jak molekulární tak fenotypové (lebka, barva srsti aj.) znaky.

Molekulárněsystematické studie mají vliv především na přehodnocování vnitrodruhové variability studovaných taxonů a základní schéma 8 recentních druhů medvěďů není v zásadě zpochybňováno. Nicméně KITCHENER (2010) upozorňuje na to, že při uznání druhové samostatnosti medvěda ledního, je medvěd hnědý (z hlediska mtDNA) parafyletický taxon a tudíž by klad sesterský k *U. maritimus* měl být formálně považován za samostatný druh. KITCHENER uvádí tři důvody, proč není dobré tento problém v tuto chvíli řešit: (1) na základě studia nDNA (PAGÈS *et al.* 2008) tvoří *U. maritimus* sesterskou skupinu k *U. arctos* a ne jeho skupinu vnitřní, (2) nelze vyloučit introgresi mtDNA v důsledku hybridizace, (3) medvědi hnědí ze dvou vzdálených kladů (např. ABC ostrovy a přilehlá americká pevnina) nejsou odděleny žádnou reprodukční bariérou. Nicméně je patrné, že autoři jsou si vědomi tohoto problému a jeho řešení pouze odkládají do doby, kdy bude k dispozici více poznatků. Méně ochotni jsou připustit reálnou existenci parafyletických druhů, nebo ji přinejmenším považují za taxonomický problém.

V tomto období je v taxonomii hlavní důraz kladen na výsledky studia DNA. U medvěďovitých se to projevuje téměř výhradně v přehodnocování významu jednotlivých infraspecifických taxonů. Začíná dominovat přístup požadující, aby poddruhy byly zároveň evolučně signifikantními jednotkami. Fenotypové studie stále pokračují, jejich výsledky jsou však přijímány pouze podmíněčně s potřebou konečného potvrzení metodami molekulární systematiky.

V první polovině tohoto období ještě molekulární metody nejsou tak rozvinuté, aby mohly přímo zasahovat i do paleontologie. Hlavní pozornost je tak stále věnována kraniodentálním znakům. Ve studiu jeskynních medvěďů se opět stává dominantní vídeňská škola pod vedením G. RABEDERA. Ten ožívuje EHRENBERGOVU myšlenku existence specifických vysokoalpských populací medvěďů jeskynních a studuje velké soubory jeskynních medvěďů ze střední Evropy. Hlavním znakem, na který se zaměřuje, je frekvence morfotypů p4 a P4 (RABEDER 1989). U těchto zubů dochází v rámci spelaeoidní linie k postupné molarizaci, což je dobře patrné právě u medvěďů posledního glaciálu. Podle míry molarizace pak RABEDER (1991, 1992, 1995 aj.) rozlišuje jednotlivé populace, a to jednak v taxonomickém, jednak ve stratigrafickém ohledu. Posléze rozšiřuje studium i na další molariformní zuby (RABEDER 1999). RABEDER dokázal jako první uchopit a taxonomicky

zpracovat obrovskou morfologickou variabilitu molariformních zubů jeskynních medvědů posledního glaciálu. Tato skutečnost i získané výsledky byly natolik působivé, že celá řada autorů se snažila RABEDERŮV model převzít či napodobit vytvořením vlastních morfotypů (např. BARYSHNIKOV 1998, GRANDAL D'ANGLADE *et* LÓPEZ-GONZÁLEZ 2004) a RABEDER se stal po zásluze celoevropsky akceptovanou autoritou (k tomu přispělo také jím započaté setkávání specialistů na jeskynní medvědy, Internatioal Cave Bear Symposium, které se koná každoročně od r. 1993). Slabinami RABEDEROVA systému jsou (1) jeho aplikovatelnost pouze na vysoce evolvované formy posledního glaciálu, (2) apriorně předpokládaná schémata vývojových řad jednotlivých morfotypů a (3) skutečnost, že ačkoliv na začátku pracuje s vnitropopulační variabilitou, výsledkem je jedna hodnota (pro p4 a P4), která charakterizuje danou populaci jako celek a tudíž v následném mezipopulačním srovnání je vlastní dynamika fenotypových změn do jisté míry potlačena. Tyto skutečnosti však nesnižují přínos ani zásluhy G. RABEDERA na rozvoji poznání a hlubším pochopení problematiky jeskynních medvědů. Výsledkem těchto taxonomických studií (RABEDER *et* NAGEL 2001) bylo definování 3 nových taxonů z pozdněpleistocénních lokalit Rakouska a Itálie: (1) *U. deningeri* n. ssp. (Conturines), vysokohorská forma, (2) *U. spelaeus* n. ssp. (Rameschknochenhöhle), vysokohorská forma a (3) *U. spelaeus* n. ssp. (Gamssuzelnhöhle), vysoce evolvovaná forma nižších oblastí. V této době navazuje G. RABEDER spolupráci s paleogenetikem M. HOFREITREM. Výsledky analýz aDNA povedou k nové interpretaci zjištěných fenotypových rozdílů. Vlivu výzkumu aDNA na taxonomii medvědů se však budu věnovat později.

Toto období je charakterizováno také nástupem poměrně početné generace paleontologů, z nichž se mnozí významně zaměřili na studium jeskynních medvědů (např. ARGANT, FOSSE, QUILES (Francie), TORRES, GRANDAL D'ANGLADE, PINTO LLONA (Španělsko), ATHEN (Německo), SABOL (Slovensko), DEBELJAK, TOŠKAN (Slovinsko), TSOUKALA (Řecko) aj.). Tito badatelé se většinou zaměřují především na zpracování a nové výzkumy na lokální úrovni, nicméně vždy se snaží získané poznatky zasadit do celoevropského kontextu (např. TORRES 1988, ARGANT 1991, GRANDAL D'ANGLADE *et* LÓPEZ-GONZÁLEZ 2004). Z taxonomického hlediska se zabývají buď vnitrodruhovou variabilitou svrchnopleistocénních jeskynních medvědů či taxonomií rannějších forem spelaeioidní linie (pozdější střední pleistocén). Jediný, kdo popisuje nový taxon medvěda jeskynního je TORRES *et al.* (1991), který předpokládá existenci drobnější horské formy ze severního Španělska.

Vedle RABEDERA je však dominantní postavou ve studiu medvědů, včetně medvědů jeskynních, především G. F. BARYSHNIKOV. Jeho přístup je charakteristický (1) detailním metrickým zpracováním, jehož výsledky jsou následně vyhodnocovány metodami multivariační statistiky (BARYSHNIKOV 2006) a širokým geografickým záběrem. Oproti RABEDEROVI věnuje menší pozornost morfologickým změnám dentice a detailnímu stratigrafickému zhodnocení studovaného materiálu. Hlavní přínos výzkumů G. F. BARYSHNIKOVA v oblasti jeskynních medvědů se týká: (1) studia jeskynních medvědů

Kavkazu, kde rozpoznal a definoval nezávislou vývojovou linii, která si uchovává značně plesiomorfni charakter až do konce pleistocénu (BARYSHNIKOV 1998, 2007), (2) studia linie tzv. malých jeskynních medvědů, kde jako první podal detailní popis nálezů ze Sibíře a Uralu (VERESCHAGIN *et* BARYSHNIKOV 2000, BARYSHNIKOV *et* FORONOVA 2001, SHER *et al.* 2011) a vyslovil odvážnou teorii o příbuznosti těchto medvědů se střednopleistocénním taxonem *U. savini* popsaným z Britských ostrovů a (3) rozšíření našich znalostí o asijských představitelích linie velkých jeskynních medvědů (BARYSHNIKOV *et* BATYROV 1994, BARYSHNIKOV *et* KALMYKOV 2005, SHER *et al.* 2011). Medvěda jeskynního považuje za jeden polymorfni druh, RABEDEROVY taxony však uznává jako platné poddruhy.

Výrazný zlom nastává se vstupem molekulární systematiky do paleontologie. První studie týkající se aDNA jeskynních medvědů pochází z francouzského prostředí (HÄNNI *et al.* 1994, LOREILLE *et al.* 2001), hlavní vliv však bude mít v prvních deseti letech 21. století tým M. HOFREITERA, orientující se v první fázi především na spolupráci s G. RABEDEREM. HOFREITER sekvenuje mtDNA jednotlivých taxonů definovaných RABEDEREM, kladogram mtDNA však dává poněkud odlišný obraz, než RABEDER předpokládal na základě fenotypové podobnosti. RABEDER přejímá v podstatě beze změn molekulární kladogram, interpretuje dva hlavní mtDNA klady jako druhy – *U. ingressus* z Gamssulzenhöhle a *U. spelaeus*, ke kterému řadí i obě vysokohorské formy, které podmíněčně popisuje jako jeho poddruhy, avšak nevyklučuje ani jejich druhovou samostatnost (RABEDER *et al.* 2004). Nově popsané taxony mají i fenotypový obsah, rozhodující je však jejich mitochondriální haplotyp. V první fázi bylo velmi překvapivé, jak se shodovalo rozložení jednotlivých haplotypů s dříve vymezenými fenotypovými taxony (byť při jiné topologii). Nicméně rozšíření datového aparátu začíná ukazovat, že tato původní shoda byla, přinejmenším z části, spíše artefaktem malého množství původně vzorkovaných populací. Haplotyp *eremus*, původně stanovený pro vysokohorskou formu (*U. spelaeus eremus*) z Rameschknochenhöhle, byl následně zjištěn i u medvědů z jeskyně Pocala (RABEDER *et al.* 2008), kteří svou morfologií odpovídají vysoce evolvovanému taxonu RABEDEREM označovaného jako *U. ingressus* (CALLIGARIS *et al.* 2005). Navíc byl tento haplotyp zastižen i u jeskynních medvědů z Altaje (KNAPP *et al.* 2009). Podobná situace se týká i haplotypu *ladinicus*. Ten byl původně považován za charakteristický pro medvědy z jeskyně Conturines (*U. s. ladinicus*), kteří představují fenotypově nejvíce specifický taxon zachovávající si mnohé plesiomorfni znaky. Tento haplotyp byl však prokázán přinejmenším u jedné populace ve Francii, která opět morfologicky odpovídá *U. ingressus* (FRISCHAU *in verb.*, prezentace na 16th ICBS). Nejstabilněji se jeví rozšíření haplotypu *U. ingressus*, který je spojen s vysoce evolvovanými formami, patrně východoevropské provenience. Nicméně i zde jsou nejasnosti, jako například velká kraniální variabilita uvnitř této skupiny (BARYSHNIKOV *et* PUZACHENKO 2011) nebo přítomnost tohoto haplotypu u *U. uralensis* (KNAPP *et al.* 2009), drobného jeskynního medvěda posledního glaciálu s deningeroidním charakterem zubů. Navíc je třeba zdůraznit, že pokud kladogramy mtDNA jeskynních medvědů vytváří někdo jiný než HOFREITEROVA škola,

topologie jednotlivých populací a haploskupin je značně odlišná (ORLANDO *et al.* 2002, BON *et al.* 2008, 2011). Další výrazný moment, kde molekulární systematika ovlivnila taxonomii, se týkal kavkazských jeskynních medvědů. Ty BARYSHNIKOV (1998 aj.) rozeznal jako samostatnou linii a popsal dva chronotaxy – *U. deningeri kudarensis* (svrchní pleistocén) a *U. d. praekudarensis* (svrchní střední pleistocén). KNAPP *et al.* (2009) prokázali, že tato linie nese specifický mtDNA haplotyp, který se v rámci spelaeoidní linie oddělil jako první. V důsledku tohoto zjištění byl kavkazský taxon akceptován jako samostatný druh (RABEDER *et al.* 2010, BARYSHNIKOV *et* PUZACHENKO 2011). Nicméně KNAPP *et al.* (2009) identifikovali blízký haplotyp i u jeskynních medvědů ze severní Sibíře.

Na výše uvedeném krátkém přehledu je možné doložit několik hlavních rysů, charakterizujících dnešní recepci výsledků paleogenetiky v paleontologické taxonomické praxi. (1) Paleontologové mají tendenci přikládat variabilitě mtDNA taxonomický význam a to ve větší míře než je tomu v neontologii. (2) Přeceňují překryvy mezi fenotypově a molekulárně definovanými taxony a zároveň přehlíží zjištěné disproporce. (3) Paleontologové (ale neontologové se v tom příliš neliší) mají do značné míry esencialistický pohled na taxony definované pomocí mtDNA. (4) S kladogramy mtDNA je pracováno jako s fylogramy. Je zajímavé, že mtDNA je u jeskynních medvědů využívána téměř výhradně k taxonomickým interpretacím, zatímco současné znalosti o rozložení jednotlivých haplotypů vybízí spíše k interpretacím fylogeografickým. Shoda mezi fenotypově definovanými taxony a mtDNA klady je ve svém celku totiž poměrně malá. Je také zajímavé, že při taxonomickém hodnocení jednotlivých mtDNA kladů je brán poměrně malý zřetel na paralely s recentními taxony (medvěd hnědý a ušatý). Je sice třeba mít na paměti skutečnost, že medvědi jeskynní se mohli v mnoha směrech (např. mating system, snížená migrace) zásadně lišit od všech dnes žijících druhů medvědů, nicméně disproporce ve významu přikládaném jednotlivým dichotomiím u medvěda jeskynního a např. hnědého to zcela vysvětlit nemůže.

Zvýšená taxonomická pozornost je v tomto období věnována i některým dalším taxonům. Především rannějším členům spelaeoidní linie (MUSIL 1991, 2001, 2006, ARGANT 1991, GARCÍA *et* ARSUAGA 2001, GARCÍA 2003, ATHEN 2007 aj.). Při jejich studiu je opět patrná tendence k ochotě rozlišovat (a popisovat) větší počet druhů, než je tomu u jiných linií. Velmi důležitou studii provedli MAZZA *et* RUSTIONI (1994a), kteří na základě základních kraniálních a dentálních charakteristik (s přihlédnutím ke znakům postkraniálním) rozlišili 5 hlavních morfofyletických skupin pro ursinní medvědy Eurasie (bez medvěda pyskatého a s nejistým postavením některých dalších taxonů jako medvěd malajský a *U. boeckhi*): *Ursus* gr. *minus-thibetanus*, *Ursus* gr. *etruscus*, *Ursus* gr. *arctos*, *Ursus* gr. *maritimus* a *Ursus* gr. *deningeri-spelaeus*. Jejich hlavní závěr zní, že vyčleňování a rozlišování jednotlivých druhů v rámci každé z těchto skupin je problematické a více méně subjektivní, a že má smysl (přinejmenším v rámci fylogenetických úvah) pracovat pouze s taxony na úrovni těchto skupin. Je to v zásadě velmi zajímavý a podnětný přístup, který svým způsobem přenáší v rámci paleontologie pozornost z druhu na klad (ne však nezbytně monofyletický). Obecně



jsou i u jiných taxonů tendence chápat druhy poměrně široce a diverzitu reflektovat na poddruhové úrovni pokud vůbec (např. MORLO *et* KUNDRÁT 2001, BARYSHNIKOV 2002, 2010, QIU *et al.* 2009, JIN *et* LIU 2009).

V paleontologii se v tomto období setkáváme se znovuoživeným zájmem o taxonomii a to téměř ve všech liniích medvědovitých, což se odráží také v popisu značného počtu nových taxonů. Popisování nových taxonů je samozřejmě ovlivněno nejen vnitřní dynamikou taxonomie, ale také vnějšími faktory. Mezi nejdůležitější patří: (1) velký nárůst paleontologů aktivně se věnujících oboru, s tím související (2) nárůst nových objevů a (3) vytvoření řady národních škol, které nepodléhají v taxonomických zvyklostech týmž autoritám, a v neposlední řadě také (4) až extrémní tlak na publikování, pokud možno v impaktovaných časopisech. Posledně jmenovaný aspekt není zcela zanedbatelný, neboť skutečnost, že popis nového taxonu umožňuje zaslání článku do lépe hodnoceného časopisu, svědčí o jistém posunu v celkovém vnímání taxonomie oproti předchozímu období. Názory na taxonomii a fylogenetické postavení jednotlivých taxonů se v tomto období dynamicky rozvíjejí a mění a k většině zásadních taxonomických otázek existuje několik modelů, aniž by šlo některý z nich označit za jednoznačně dominantní.

Odlišné přístupy v chápání druhu v rámci spelaeoidní linie mezi dvěmi hlavními autoritami tohoto období, G. RABEDEREM a G. F. BARYSHNIKOVEM, dobře reprezentují dva póly taxonomické praxe. G. RABEDER má klasické středoevropské paleontologické vzdělání (spojené se vzděláním geologickým), klade důraz na stratigrafii, studoval různé taxony fosilních savců ve středoevropském prostoru a ze studia arvicolidů přenesl na medvědy myšlenku zpracování morfologické variability pomocí morfotypů. Při taxonomických interpretacích vychází ze středoevropské perspektivy, jiným medvědům než je svrchnopleistocénní *U. spelaeus* se detailně nevěnoval. RABEDER má poměrně úzké chápání druhu u spelaeoidních medvědů. Kromě dvou, které uznává vždy *U. spelaeus* a *U. ingressus* (a samozřejmě *U. kudarensis*), občas přiznává druhový statut i *U. ladinicus* a *U. eremus*. Ve středním pleistocénu kromě *U. deningeri* často uznává jako samostatný druh i *U. deningeroides*. Z toho plyne, že RABEDER volně přechází mezi druhem a poddruhem a i poddruhy chápe jako evoluční jednotky (což podporuje i velkou důvěrou v mtDNA). Vysokou druhovou diverzitu ve středoevropském prostoru vysvětluje vznikem řady lokálních forem v důsledku členitého ekologického prostoru. Druh v paleontologii chápe RABEDER (*in verb.*) jako morfospecies, jen s limitovanou (pokud nějakou) možností identifikace s druhem biologickým. I to je jeden z možných důvodů, proč přikládá tak velký význam mtDNA, která v jeho pojetí může tuto disproporci překlenout. Roli v tom však jistě hraje i (a snad především) generačně daný respekt k DNA a prvotní údiv nad tím, jak první výsledky paleogenetických studií dobře reflektovaly jím definované fenotypové taxony. S tímto pojetím jeskynních medvědů zajímavě kontrastuje jeho nesmírně široké pojetí druhu *U. arctos* a jeho fosilních poddruhů (RABEDER *et al.* 2010).

G. F. BARYSHNIKOV vychází z primárně zoologického vzdělání a ze zkušenosti s recentními taxony vychází zjevně i jeho paleontologická taxonomická praxe. Jako taxonom se zabývá velkými savci, a to jak recentními tak fosilními, především šelmami. Jako ruský zoolog/paleontolog přistupuje k variabilitě z pohledu severní Eurasie. Detailně studuje řadu palearktických recentních taxonů šelem, z medvědů především medvědy hnědé a ušaté (především jejich kraniální variabilitu). V paleontologii pro něj medvědi představují skupinu prvořadého zájmu, které se dlouhodobě a cíleně věnuje. Osobně studuje řadu forem od oligocénu po pleistocén a to jak z Eurasie, tak Severní Ameriky. Nicméně hlavní pozornost věnuje pleistocénním (hlavně mladší střední a svrchní pleistocén) medvědům Evropy a Severní Asie. Přestože ve fosilním záznamu jsou k dispozici především zuby, tam kde to je možné se obrací ke studiu lebek. Na studium fosilního materiálu aplikuje shodné metody jako u recentních taxonů a z neontologické praxe přebírá z větší části i pojetí kategorie druhu a poddruhu. Druhy jsou tak poměrně široké s četnými poddruhy. Ty většinou chápe (pokud to nejsou zjevné chronotaxy) jako geografické rasy, kterým má tendenci přiřazovat areál odpovídající recentním poměrům. Druh (BARYSHNIKOV *in verb.*) chápe jako přirozenou, objektivně existující entitu, kterou se snažíme nějak, ne vždy úspěšně, vymezit. Dle mého názoru v těch případech, kde je k dispozici více materiálu z geograficky většího prostoru, přeceňuje morfologické podobnosti izolovaných nálezů a málo zohledňuje možné odlišnosti v jejich stratigrafické úrovni. Kriticky se staví k nově popisovaným druhům, uznává však poměrně velké množství poddruhů (což není v paleontologii zcela časté). Jako první po ERDBRINKOVI (1953) publikoval monografii shrnující současný stav poznání o medvědovitých (BARYSHNIKOV 2007). RABEDER a BARYSHNIKOV představují dva nejvýznamnější žijící arktology, kteří svým dlouholetým rozsáhlým dílem zcela zásadně změnili soudobý pohled a směřování taxonomických výzkumů fosilních medvědovitých.

V tomto období byly popsány 2 recentní taxony ze skupiny druhu a 31 fosilních (z toho 20 ursinních).

#### 4.9. Závěrečné poznámky

Výše uvedený stručný přehled nám umožňuje v několika bodech shrnout nejdůležitější charakteristiky vývoje názorů na druhovou a infraspecifickou variabilitu u medvědovitých. Předpokládám však, že tyto závěry mohou mít širší platnost.

##### (1) Vývoj názorů na druhovou diverzitu.

V predevolučním období byly druhy chápány poměrně široce a uvažovala se velká vnitrodruhová variabilita. Při popisu nových druhů hrál významnou roli často spíše jejich exotický původ než fenotypová odlišnost. Řadu nových druhů popisovali lidé, kteří nebyli odborníky na danou skupinu, a jejich názory v důsledku toho nebyly většinou široce akceptovány. To vede k trochu zkreslenému pohledu na toto období, neboť počet popsáných druhů je většinou výrazně vyšší, než-li počet druhů s nímž se běžně pracovalo.

Tento přístup přetrvává i v prvních desetiletích po nástupu evolučního myšlení (1859), nicméně zhruba kolem roku 1890 se začíná prosazovat generace taxonomů s odlišným pohledem. V období zhruba mezi léty 1890 a 1930 vrcholí přístup snažící se taxonomicky uchopit a definovat mezidruhovou a vnitrodruhovou variabilitu co nejdětalněji. To vede k přeceňování zjišťovaných rozdílů a v mnoha případech k definování mezidruhových odlišností na základě individuální variability. V tomto období je popisováno velké množství nových druhů a s velkým počtem reálně uznávaných druhů je také aktivně pracováno.

Zcela opačný trend nastupuje během třicátých a čtyřicátých let a je dobře ztělesnitelný postavou E. MAYRA. Na taxony je nahlíženo z hlediska populační biologie, jednotlivé druhy jsou vymezovány na základě (skutečných či předpokládaných) reprodukčních bariér. Počet druhů považovaných za platné se drasticky snižuje. Zájem zoologů se také odpoutává od taxonomie a zaměřuje se na studium ekologie, etologie, populační biologie apd. Tento přístup dominuje až do počátku devadesátých let.

Během devadesátých let dochází v důsledku kombinace různých trendů (viz výše) k významné změně v taxonomii. HENNIGOVA kladistická analýza se stává standardním taxonomickým nástrojem, což následně vede, spolu s rozvojem molekulární systematiky, k přehodnocování dosavadních taxonů. Mezi druhým (1993) a třetím vydáním (2005) „Mammal species of the world“ WILSONA *et* REEDERA dochází k nárůstu celkového počtu druhů recentních savců z 4 659 na 5 418 (MEIRI *et* MACE 2007). Zároveň se mění pohled na vlastní popisování nových taxonů. Jestliže během minulé éry bylo na popis nových taxonů pohlíženo spíše s nedůvěrou, v současné době je to opět považováno za prestižní aktivitu. Dobrým příkladem je třeba časopis *Zootaxa*, který se specializuje na publikování prací z oblasti systematické zoologie a paleontologie. Ten na svých stránkách uvádí, kolik nových taxonů bylo popsáno v posledním čísle a podává statistiky, kolik jich bylo popsáno a z jakých skupin od začátku jeho vydávání. S tím souvisí i čistě technická stránka věci, totiž, že pokud popíšete nový taxon, můžete článek lépe udat v lépe bodovaném časopisu. Při množství současných zoologů a jejich povinnosti publikovat stále v co nejlepších časopisech, může mít tato skutečnost reálný vliv na volenou taxonomickou metodu a přístup k hodnocení taxonomických problémů.

## (2) Vliv teoretického konceptu druhu na taxonomickou praxi (a obráceně).

V předevolučním myšlení byl druh považován drtivou většinou badatelů za přirozený, jasně ohraničený oproti ostatním druhům a proměnlivý jen v rámci svých neesenciálních složek. Nicméně neexistoval jednotlivý pohled na to, jak druhy v reálné taxonomické praxi rozpoznávat. V teoretické rovině je často akceptováno, že vzájemně se plodně křížící jedinci náleží k jednomu druhu, v praxi se však taxonomie dělala spíše na jedincích vytržených z přirozeného prostředí, nezřídka přeměněných v muzejní exponát. Základní rámec chápání druhu byl dán nepřítomností evolučního konceptu. O jeho formální precizaci se jednotliví

badatelé snažili v návaznosti na zkušenosti a potřeby jimi studované skupiny, neexistoval však jednotný rámec, jak uchopovat zjištěnou variabilitu.

Jsem přesvědčen, že nástup evolučního myšlení nepřinesl do pojetí druhu zásadní změnu (přinejmenším v neontologii). Samozřejmě umožnil představu vývoje jednoho druhu v jiný (v tomto období dominuje gradualistické pojetí fylogeneze) a tím do značné míry k popření existence druhově specifické esence, jenže jejím hledáním se taxonomové nezabývají již přinejmenším 10 – 20 let před rokem 1859. Druhy (přinejmenším recentní) jsou stále považované za přirozené a diskrétně ohraničené. Zajímavou otázkou je, co vedlo k nárůstu počtu popisovaných a uznávaných taxonů koncem 19. století (a to i při odhlédnutí od poněkud extrémního díla C. H. MERRIAMA). Nebude patrně náhodou, že toto období koreluje s vypjatým společenským zájmem o rasové a národní otázky. Nemusí být ani náhodou, že značná taxonomická aktivita je vykazována právě v těch státech (USA, Německo), kde je také nejvíce akcentovaná otázka rasová. Tuto koincidenci považuji za nenáhodnou, nejsem však schopen determinovat společný zdroj těchto dvou podobných procesů. V zoologii hraje jistě určitou roli i snaha jednotlivých nově se prosazujících národních škol (americké, německé, ruské) o vymezení se a sebepotvrzení právě skrze popisy nových taxonů, nicméně se nedomnívám, že by to bylo dostačující vysvětlení.

Přicházející změna je ztělesněna v MAYROVĚ konceptu biologického druhu. Ten patrně jen nejlépe a nejprecizněji vystihuje celkové naladění biologů této generace. Definice mezidruhových hranic na základě reprodukčních bariér je něco, co se začíná široce přijímat, aniž by se autoři dovolávali právě MAYROVA konceptu. Nicméně v teoretické rovině je to jeho koncept biologického druhu, který určuje základní rámec taxonomického uvažování. Tento koncept je nesmírně vlivný, akceptovaný nejen v neontologii ale také v paleontologii, a dominuje taxonomickému myšlení zhruba následujících padesát let. Je dobré si uvědomit, že jeho definování a rozmach není důsledkem postupného vývoje v taxonomickém myšlení, ale spíše snahou (do jisté míry sebezáchovnou) ukončit praxi předchozího půlstoletí a je tak do značné míry „vzdor-konceptem“. Možná právě proto v některých oblastech došlo k jeho rozšíření až po konci druhé světové války, která znamenala poměrně výraznou obměnu ve vedení kateder apd. po celém světě. To neznamená, že tento koncept neměl věcné základy, ale to, že taxonomie spíše vyšla vstříc nově definovaným požadavkům, než že by vycházela z dosavadní praxe. Domnívám se, že nástup tohoto konceptu byl nejzásadnějším zlomem v dosavadním chápání druhu v biologii.

Poslední mnou zaznamenaná změna nastává patrně někdy během devadesátých let a je spojena s nástupem konceptu fylogenetického druhu. Domnívám se, že na prosazení se tohoto taxonu se spolupodílelo (a) dominantní postavení kladistické analýzy v taxonomické praxi, (b) velký nárůst a význam molekulárních dat, která nemají fenotypový charakter, ale také (c) jistá únava z půlstoletí dominance konceptu biologického druhu. Myslím, že potřeba začít s pomocí molekulárních dat v taxonomii něco nového, vyžadovala i vlastní koncept druhu. Značný význam může mít také jistá forma poptávky z oblasti ochranné biologie, neboť

strategii ochrany daného ekosystému, lze vždy lépe založit na nutnosti chránit ohrožený druh než jen poddruh či populaci. Koncept fylogenetického druhu byl přijat významným množstvím taxonomů jako jejich základní pracovní rámec a v praxi vede k rozpoznávání poměrně velkého množství nových taxonů. V řadě směrů tak současná praxe připomíná spíše období kolem roku 1900, s tím rozdílem, že důraz není kladen na metrické lebeční znaky, ale na pořadí nukleotidů.

### (3) Vývoj chápání infraspecifické variability.

Domnívám se, že otázce změn v chápání infraspecifické variability je z hlediska dějin přírodních věd věnováno nezaslouženě málo pozornosti. Přesto, dle mého názoru hlavní rozdíl mezi predevolučním a evolučním taxonomickým myšlením je právně v přístupu k infraspecifickým jednotkám a nikoliv v chápání druhu.

Badatelé predevolučního období přistupovali k infraspecifické variabilitě odlišným způsobem, než-li je tomu dnes. Považovali ji za kvalitativně odlišnou od variability druhové a volný pohyb taxonu mezi druhovou a infraspecifickou úrovní, tak jak je tomu dnes, byl jen obtížně představitelný. Nelze proto jednotlivé infrasubspecifické taxony (nejčastěji označované jako variety) identifikovat jednoduše s dnešními kategoriemi jako je poddruh či infrasubspecifická jednotka. V tomto období sice nebyl vytvořen ani teoretický ani terminologický aparát, který by odlišoval různé typy infraspecifické variability, nicméně směrem k polovině 19. století začínal převládat (alespoň u savců) koncept, který za hlavní považoval geografické rasy. Domnívám se však, že ani termín geografické rasy v predevolučním a evolučním konceptu není zcela identifikovatelný. Na druhou stranu například MAYROVO pojetí geografické rasy (poddruhu) mělo s tím predevolučním jistě mnoho společného.

Dle mého názoru, s nástupem evolučního myšlení také přichází přehodnocování infraspecifické variability. Je jasně vyčleněn poddruh a ostatní variabilita se upořádá (to může být mammaliologický pohled, v entomologii či ornitologii to možná probíhalo odlišně). Hlavní změnou evolučního myšlení je, že poddruh je možné chápat jako nehotový druh. To vytváří zcela nový vztah mezi druhem a poddruhem, který umožňuje tyto jednotky volně snižovat a povyšovat bez zásadních teoretických zábran. MAYR takový přístup odmítá a zdůrazňuje, že poddruh, jakožto geografická rasa, je taxonomický a nikoliv evoluční termín a že poddruh sám o sobě není jednotkou evoluce. Tento apel zůstává však v zásadě nevyslyšen.

Současná praxe jde naopak zcela cíleně proti takovému pojetí a začíná vyžadovat, aby poddruhy byly také signifikantními jednotkami evoluce (což se prokazuje specifiitou jejich genetické informace, dokazující určitou délku reprodukční izolace od ostatních populací/poddruhů daného druhu). Odhlédneme-li od skutečnosti, že takto pojatý poddruh se neliší od druhu, tak jak jej definuje fylogenetický koncept (což je zjevný problém zvláště u ostrovních populací), hlavní otázkou, která vyvstává je, co vlastně (jaký typ variability) takto pojaté poddruhy reflektují. Už v padesátých letech se vedla velká diskuze na téma, zda má

vůbec smysl poddruhy uznávat či nikoliv. Hlavními argumenty proti poddruhům byly studie ukazující, že v rámci geografického areálu jednoho druhu je celá řada odlišných až protichůdných vzorců geografické proměnlivosti, z nichž jen některé (většinou jen jeden) nějak korelují s tradičně rozlišovanými poddruhy, a že není možné objektivně rozhodnout jaký typ variability upřednostnit před ostatními a použít pro stanovení poddruhů. Následná praxe tento problém (alespoň u savců) vyřešila tím, že ho neřešila a pokračovala v používání zavedených znaků (většinou kraniální charakteristika, zbarvení apd.). V současnosti je otázka postavena podobně, problém je však v tom, že čím dál větší roli hrají nefenotypové znaky. To může vést k situaci, kdy viditelnou fenotypovou variabilitu nebudeme vlastně schopni uchopit (je otázka, zda ji pak vůbec budeme schopni vidět), protože poddruhové hranice, vymezené na základě genetické variability, půjdou napříč variabilitou fenotypovou. To by samozřejmě vedlo k ještě většímu odcizování neontologie s paleontologií (což by byl poměrně absurdní výsledek zvýšeného důrazu na evoluční chápání taxonů). Domnívám se, že poddruhy by měly primárně reflektovat geografickou fenotypovou variabilitu v daném časovém úseku, a že by měl být znovu akceptován MAYRŮV přístup.

#### (4) Specifika taxonomické práce s vyhynulými organismy.

Paleontologie se od neontologie liší mimo jiné tím, že musí pracovat i s časovou variabilitou. Ve výše uvedeném textu bylo upozorněno opakovaně na to, že nebyl doposud vypracován metodický aparát jak tuto variabilitu odlišovat od variability geografické. Nicméně paleontologie má svá specifika i v charakteru zachování a distribuce materiálu, která taktéž vedou k specifické taxonomické praxi.

Vzhledem k otázce chápání a definování druhu můžeme rozlišit v paleontologii dva odlišné přístupy. První je blízký neontologické praxi a více méně reflektuje teoretické základy konceptu druhu. To se týká těch organismů, z nichž máme velké množství nálezů a jsme s nimi schopni pracovat v dané časové rovině v podstatě jako s recentními taxony (samozřejmě s omezeními vyplývajícími z typu zachovalých partikulí). Takovýchto taxonů je však minimum (u medvědů především medvěd jeskynní). Druhý přístup je primárně ovlivněn především charakterem materiálu. Fragmentární nálezy, izolované často stratigraficky či geograficky od jiných podobných nálezů, vytváří prostor, v němž nelze v první fázi uplatňovat jiné než typologické (mnohdy monotypické) chápání druhu. Z praktického hlediska je mnohem vhodnější popsat nový netypický nález jako samostatný druh, než-li ho přiřadit již k dříve popsanému druhu. To však také znamená, že celá řada takto popsaných druhů má spíše technický charakter a nelze na jejich základě odhadovat například lokální diverzitu či intenzitu vymírání/speciace apd. To je také důvod, proč u většiny popisovaných taxonů fosilních medvědů nelze posuzovat teoretický taxonomický rámec aplikovaný jejich autorem a zároveň, proč si množství nově popsaných fosilních taxonů medvědů udržuje posledních více než sto let relativně konstantní úroveň.

## 5. Poznámky ke vzniku druhové variability u medvědovitých

tázka rozlišování a definování druhové variability u dané skupiny organismů úzce souvisí s problémem speciálních procesů, které jsou za vznik této variability zodpovědné. Dnes jsou používány k popisu fyletických změn v rámci dané linie vedoucích k speciální události dva základní modely: (1) klasický model gradualistický (např. DEPÉRET 1909) předpokládající postupný vývoj v důsledku nepřerušovaného pozvolného sledu drobných změn a (2) model přerušovaných rovnováh (ELDREDGE *et* GOULD 1972, GOULD *et* ELDREDGE 1977, 1993) založený na představě dlouhých období stáze přerušovaných speciálními eventy, během nichž dochází v krátkých časových úsecích k zásadním fenotypovým přestavbám. Teorie přerušovaných rovnováh (puntuacionalismus) vychází z pozic paleontologické praxe a byla reakcí na problém reálné neexistence teoreticky předpokládaných pozvolných vývojových řad. Tento model byl akceptován řadou paleontologů i evolučních biologů (např. MAYR 1963), mnozí další však preferují model gradualistický a základní příkladové studie, o něž se puntuacionalistický model opírá, jsou stále předmětem ostré kritiky (BROWN 1987, VAN BOCXLAER *et al.* 2008). Tyto dva modely jsou tradičně považovány za alternativní popisy speciálního procesu.

Medvědi jsou druhově poměrně málo početnou skupinou s nerovnoměrným rozložením četnosti fosilního záznamu v jednotlivých liniích a stratigrafických úsecích. Patrně proto nejsou otázky speciálních procesů častým předmětem při jejich studiu. V následujícím textu se budu snažit poukázat na některé skutečnosti, které, dle mého názoru, souvisejí s problémem vztahu speciace a fenotypových změn v čase a umožňují nový pohled na tuto problematiku v rámci čeledi Ursidae. Termín druh, pokud neuvedu jinak, bude znamenat taxon splňující (ve fosilním záznamu předpokládaně splňující) kritéria MAYROVA konceptu biologického druhu

Před publikováním teorie přerušovaných rovnováh byl gradualistický pohled obecně přijímán a lze ho přímo či nepřímo vysledovat v základě řady představ o evoluci medvědovitých (např. VON REICHENAU, EHRENBERG, KURTÉN). Později se k tomuto problému vyjádřil především RABEDER (1989). Ten se vymezuje proti názoru, který považuje ve své době za převládající, totiž že linie *U. etruscus-deningeri-spelaeus* představuje doklad puntuacionalistického průběhu evoluce se dvěma zlomovými úseky, okolo 1,3 Ma a 150 ka. RABEDER sám se přiklání však ke gradualistickému modelu, a to především na základě pozorovaných pozvolných morfometrických (především morfologických) změn u jeskynních medvědů za posledních cca 200 ka. RABEDER předpokládá, že jím popsany charakter fenotypových změn je typický pro celou evoluci medvědovitých a domnělý puntuacionalistický vzorec je jen důsledkem fragmentárnosti fosilního záznamu. Později se však k tomuto problému již nevrací. K tomuto pohledu je třeba doplnit několik poznámek: (1) MUSIL (1965, 1966) poukazuje, že v průběhu posledního glaciálu jen některé dentální znaky vykazovaly nepřerušovaný trend, naopak jiné fluktovaly v závislosti na klimatických výkyvech. RABEDEREM popsány změny tedy patrně platí pro jím zvolené znaky (jde především o RABEDERŮV P4/p4 index), nejsou

však všeobecně platné. RABEDER (1999) sám dokládá na základě studia morfologie molárů, že jen některé morfologické změny na stoličkách vykazují trendy shodné s těmi na P4/p4. (2) RABEDER (1989) předpokládá, že jím zjištěný charakter fenotypových změn je aplikovatelný na celou linii jeskynních medvědů (a snad i *U. etruscus*). Nicméně BARYSHNIKOV (např. 2007) ukázal, že oproti středoevropským populacím, vykazují jeskynní medvědi Kavkazu (*U. kudarensis*) opačný trend, totiž ke zjednodušování P4. Což přinejmenším relativizuje RABEDERŮV názor na všeobecnou platnost jím definovaného vzorce fyletických změn. (3) Dalším problémem RABEDEROVA modelu je, že v pozdějších pracích (např. RABEDER *et al.* 2004) interpretuje vysoce evolvované představitele ze závěru glaciálu jako novou migrační vlnu z východu (a dokonce jako samostatný druh), což následně znemožňuje včlenit je do jedné linie (sledující vývoj fenotypových znaků) se staršími populacemi. Tyto připomínky nelze samy o sobě brát jako popření gradualistických změn v rámci spelaeoidní linie, ale mají spíše sloužit pro zpřesnění rámce, v němž je třeba tuto otázku řešit.

Z hlediska sledovaného problému je velmi důležitá práce MAZZY *et* RUSTIONIHO (1994a), a to přesto, že se této otázce přímo nevěnuje. MAZZA *et* RUSTIONI rozčlenili euroasijské ursinní druhy medvědů (bez rodu *Melursus*; malajští medvědi a *U. boeckhi* diskutováni jen okrajově) do pěti morfofyletických skupin (*Ursus gr. minimus-thibetanus*, *Ursus gr. etruscus*, *Ursus gr. arctos*, *Ursus gr. maritimus* a *Ursus gr. deningeri-spelaeus*), které obsahovaly různý počet (počínaje jedním) tradičně rozeznávaných druhů. Obraz načrtnutý těmito autory umožňuje interpretaci, že v rámci fylogeneze medvědovitých došlo k několika zásadním evolučním zlomům umožňujícím fenotypové inovace, které se však současně kryjí jen s některými speciálními událostmi. Jiní autoři se v zásadě této problematice nevěnují. Níže uvedené úvahy se tak snaží propojit poznatky z různých oblastí studia medvědovitých s výsledky vlastních taxonomických pozorování a syntetizovat je do návrhu modelu, který by popisoval procesy vedoucí ke vzniku nových druhů medvědů.

Ve fosilním záznamu se zachovávají především zuby, jakožto nejdolnější části těl. U medvědovitých to jsou naštěstí právě zuby, které se jeví být nejvhodnějšími elementy pro vymezení a určování jednotlivých druhů. V následujících úvahách se proto budu věnovat především dentální fenotypové proměnlivosti. Dle mé zkušenosti s fosilním i recentním materiálem, se dentální variabilita projevuje na dvou odlišných úrovních, na úrovni mezipopulační a mezidruhové. Domnívám se, že z hlediska vnitrodruhové variability každá populace má svůj specifický dentální charakter, který je spíše výsledkem vnitřních procesů (vliv zakladatele, bottleneck, náhodné přežívání jedinců či populačně specifické svázání jednotlivých dentálních elementů), než-li důsledek interakce s vnějším prostředím (reakce na typ přijímané potravy apd.). Pokud by tomu tak bylo, odlišoval by se charakter dentální a kraniální variability. Kraniální variabilita by pak byla vhodná pro popis variability na úrovni poddruhu, protože lépe reflektuje širší environmentální podmínky, v nichž dané populace žijí. Nicméně tato otázka nebyla doposud detailně řešena a mnou předpokládaný rozdíl může být artefaktem malého počtu prostudovaného materiálu. Dále se budu zabývat především dentální



variabilitou a otázka vztahu infraspecifické variability dentální a kraniální není pro řešený problém klíčová, ačkoliv její opomíjení v taxonomických studiích medvědovitých neustále generuje velké množství problematických taxonomických závěrů a do budoucna je nezbytné ji vyřešit. V rámci dentální variability bude hlavní pozornost věnována spodní m1, kterou považují za taxonomicky nejdůležitější. V rámci evoluce medvědovitých dochází totiž u tohoto zubu k postupnému vyplnění prostoru mezi End 1 a Med a Med a Prd, přičemž každá z hlavních linií řeší tento problém do značné míry odlišně.

Z hlediska procesů, jež vedou ke vzniku nových druhů u ursinních medvědů, lze rozlišit dvě hlavní skupiny: (1) Druhy vzniklé více méně drobnými postupnými změnami v rámci fenotypové plasticity dané morfofyletické skupiny. Od ostatních druhů v rámci této skupiny se odlišují poměrně mírným posunem průměrného fenotypu a postupným vymíráním mezičlánků. Takto vzniklé druhy budu nazývat druhy extinkční. Jejich vznik spíše odpovídá gradualistickému modelu. (2) Druhy vzniklé v důsledku objevení se evoluční novinky, která umožňuje kvalitativně odlišnou reakci na existující selekční tlaky ve srovnání s ancestrálním taxonem, a mající tak své specifické pole potenciální fenotypové plasticity. Takto vzniklé druhy budu nazývat druhy inovačními. Jejich vznik spíše odpovídá puntuacionalistickému modelu, nebo možná přesněji modelu zamrzlé evoluce (FLÉGR 2006).

Extinkční druhy. Níže uvedené příklady považují za doklady extinkčních druhů u medvědovitých. Každý z příkladů reprezentuje poněkud odlišný způsob aplikace výše uvedené charakteristiky.

#### Příkladová studie 1: Černí medvědi

Pliocénní druh *U. minimus* představuje jednoho z nejstarších zástupců ursinních medvědů (prokázáný minimálně od MN15b) a je považován za možného předka řady pozdějších taxonů. Základním problémem našich znalostí o tomto taxonu je skutečnost, že ačkoliv víme, že byl rozšířen i v Asii a Severní Americe, drtivá většina nálezů pochází z Evropy. Je proto možné, že naše představy o fenotypové variabilitě tohoto druhu jsou do jisté míry zkreslené. Tento taxon považují za předkovský k *U. thibetanus* a *U. americanus* (a patrně i k dalším taxonům). Ačkoliv z výše řečeného vyplývá, že neznáme přesnou dentální charakteristiku populací, o nichž se dá předpokládat, že představovaly přímé předky obou zmíněných druhů, i dosavadní znalosti nám umožňují vyjádřit se k fenotypovým změnám v těchto liniích. Co se týče dentálních změn, dochází oproti *U. minimus* u *U. thibetanus* jen k mírnému posunu Med mesialním směrem, zvýšení četnosti pre-Med struktur, které u *U. thibetanus* většinou dosahují až k Pad a vytvoření sklovinového hřebene distálního konce Med k bázi Hyd (u ranných forem *U. thibetanus*, MN 17, je tato struktura ještě slabá či dokonce nepřítomná; JIN *et* LIU 2009, Příloha 4), naopak End je u obou taxonů jednorbolkový, značně distálně posazený a v podstatě bez jakýchkoliv pre-End struktur. Změny na ostatních zubech jsou ještě méně výrazné. Obdobná situace je i u *U. americanus*.

Vidíme tak od období cca 4 Ma až po recent jen sled poměrně malých změn. U *U. thibetanus*, který má nejkompletnější fosilní záznam z diskutovaných taxonů, je také patrné, že u něj během kvartéru nedošlo k žádným dalším zásadním změnám, na environmentální změny taxon reagoval pouze drobnými fenotypovými fluktuacemi a výraznější odlišnosti v dentici nenalezneme ani u ostrovní formy z Japonských ostrovů (*U. t. japonicus*) (např. ZDANSKY 1928, PEI 1934, EDBRINK 1953, BARYSHNIKOV 2007). Obdobná situace je i u *U. americanus*, ačkoliv zde je fosilní záznam značně chudší pro období před posledním glaciálním cyklem (např. BROWN 1908, GIDLEY 1914, SKINNER 1942, WOLWERTON 2001a, b). U obou recentních taxonů je patrné, že základním faktorem, který určuje fenotyp jejich zubů, je základní zděděný stav shodný s ancestrálním pliocénním taxonem. Z funkčnĕmorfologického hlediska je zde tak patrná disproporce, kdy zuby těchto taxonů, které jsou omnivorní s výraznou až dominantní složkou rostlinné potravy, zachovávají stále relativně plesiomorfni karnivorní habitus. Evoluci těchto taxonů jde popsat jako soubor drobných anagenetických změn v každé z linií (*U. minimus-thibetanus*, *U. minimus-americanus*) bez přítomnosti jakékoli zásadní evoluční novinky. Odlišnost mezi oběma liniemi (tedy druhy *U. thibetanus* a *U. americanus*) lze vysvětlit jako důsledek dlouhodobé izolace a v důsledku toho specifických anagenetických změn, které však mohou být pouze důsledkem náhodného přežívání jednotlivých fenotypů. Kraniálně se oba taxony liší zřetelněji (cf. BARYSHNIKOV 2002).

#### Příkladová studie 2: Jeskynní medvědi

Během posledního glaciálu se v Evropě a Asii setkáváme s velmi diverzifikovanou skupinou jeskynních medvědů. V jejím rámci můžeme vymezit přinejmenším 3 fenotypově dobře definovatelné o odlišitelné taxony, které, dle mého názoru, lze se značnou jistotou považovat za samostatné druhy: (1) *Ursus gr. spelaeus* – reprezentuje skupinu velkých vysoce evolvovaných představitelů, široce rozšířený napříč (přinejmenším) celou Evropou. Někteří autoři tuto skupinu ještě dále člení na několik druhů (RABEDER *et al.* 2004), nicméně v této otázce neexistuje konsensus. (2) *Ursus kudarensis* – je poslední člen samostatné vývojové linie jeskynních medvědů na Kavkaze zachovávající řadu plesiomorfniích znaků upomínajících na střednopleistocénního *U. deningeri*. Fosilní nálezy dokládají existenci této linie od vyššího středního pleistocénu (BARYSHNIKOV 1998), studium aDNA (KNAPP *et al.* 2009) svědčí pro ještě hlubší divergenci s klasickými jeskynnými medvědy (*Ursus gr. spelaeus*). (3) *U. uralensis* – doložený téměř výhradně z typové lokality (jeskyně Kizel, Ural), reprezentuje velmi malého jeskynního medvěda. Jeho dentální morfologie působí značně plesiomorfni, ačkoliv nelze jednoznačně vyloučit, zda zjednodušení není důsledkem sekundárního zmenšení. Dle BARYSHNIKOVA (2007, in SHER *et al.* 2011) je tento taxon fyleticky spojen s drobným jeskynným medvědem ruského středního pleistocénu *U. rossicus* a je ruskými autory často považován za jeho poddruh (či dokonce poddruh taxonu drobného *U. savini* ze spodního středního pleistocénu Anglie). KNAPP *et al.* (2009) prokázali u studovaného vzorku tohoto medvěda mtDNA sesterskou k haplotypu *ingressus*, který je

charakteristický pro velké a vysoce evolvované medvědy východní a části střední Evropy. Existence dalších taxonů na úrovni druhu nelze vyloučit pro oblast severní Asie.

Tyto tři linie jsme schopni dobře doložit zhruba od středního pleistocénu (nejvíce nejjasností je okolo *U. uralensis*). Nejlépe je doložena linie *U. k. praekudarensis-U. k. kudarensis*, kde je k dispozici v podstatě kontinuální záznam od cca 300 ka BP po konec pleistocénu (BARYSHNIKOV 1998, 2007). Pro *Ursus gr. spelaeus* je jeho vývoj dobře doložen zhruba od 200 ka BP (viz výše). Zhruba ze stejného období jako oba předchozí taxony pochází také nejstarší nálezy *U. rossicus* (BARYSHNIKOV 2007), jeho přímé napojení na *U. uralensis* však není jednoznačné, je však pravděpodobné. V těchto časových úsecích máme tedy fosilní doklady o gradualistických změnách v těchto liniích. Pro starší období (zhruba mezi OIS 19 a OIS 12) je fosilní záznam fragmentárnější a do značné míry musíme gradualistický průběh pouze extrapolovat. V tomto období jsou spelaeoidní taxony shrnovány do široce pojímaného taxonu *U. deningeri*, v jehož rámci je nejspíše možné hledat předkovské populace pro všechny zmíněné linie (ačkoliv dle některých, např. RABEDER *et al.* 2010, je jejich větvení ještě hlubší). Diverzifikace druhu *U. deningeri* má spíše mozaikovitý charakter a je v jejím rámci obtížné (v důsledku nedostatečnosti fosilního záznamu) rozlišit lokální či krátkodobé výkyvy od fyleticky významných změn. Nicméně i v rámci tohoto druhu lze vysledovat postupný nárůst spelaeoidních znaků (především zvětšování a zvyšování komplexity okluzálních ploch molariformních zubů). Pro vývoj spelaeoidní linie před OIS 19 je fosilní záznam ještě chudší, existující doklady však nejsou v rozporu s představou postupného vývoje (MOULLÉ 1992, MUSIL 2001, MADURELL-MALAPEIRA *et al.* 2009). Nejstarší doklady spelaeoidní linie máme kolem 1,0 Ma, její evoluce před tímto datem je neznámá.

V rámci evoluce jeskynních medvědů se tak setkáváme s pozvolným vývojem, který nejspíše trval kolem 1 milionu let. Jednotlivé linie se v rámci této morfofyletické skupiny mění více méně v témže směru, jen s odlišným tempem, respektive s odlišným dosaženým koncovým stavem. Nelze vyloučit ani některá zpětná zjednodušení (možná Kyzel nebo Conturines), ty však opět fenotypově odpovídají více méně ancestrálnímu taxonu (*U. deningeri*) a žádným způsobem nevybočují z celkového fenotypového rozvržení této skupiny.

Oproti předešlému příkladu i situaci u ostatních druhů ursinních medvědů se u medvědů jeskynních setkáváme se značně specifickým chováním. (1) Přínejmenším v linii tzv. velkých jeskynních medvědů jsme svědky dlouhodobého trendu (cca 1 Ma), který je charakterizován postupným zintenzivňováním znaků označovaných jako spelaeoidní, tj. znaků které dosahují své maximální frekvence a/nebo rozvinutí u svrchnopleistocénních jeskynních medvědů (*U. gr. spelaeus*). Tato tendence, byť mírně zeslabená, je patrná také u linie *U. kudarensis* a i linie *U. rossicus-uralensis* je v tomto směru odvozenější, než-li ranný *U. deningeri*. U ostatních ursinních medvědů takto rychlou, intenzivní a jednosměrnou fenotypovou přestavbu v podstatě nepozorujeme. (2) Neobvyklé je i množství druhů, které se v rámci spelaeoidní linie vytvořily za relativně krátkou dobu na poměrně malém území. Tyto

poznatky silně podporují představu, že linie jeskynních medvědů je značně specifická a principiálně odlišná od ostatních ursinných medvědů. Osobně se domnívám, že výše zmíněné odlišnosti opravňují k představě velmi zesíleného vlivu pohlavního výběru u jeskynních medvědů ve srovnání s ostatními druhy. Tedy k představě existence harémů samic s dominantním samcem. To by odpovídalo i zesílenému pohlavnímu dimorfismu, který u těchto medvědů pozorujeme, a nebylo by to ani v rozporu s masivním výskytem jejich pozůstatků v jeskynních. Podobný názor zastává např. BARYSHNIKOV (2007), nekomentuje však výše zmíněné odlišnosti v dynamice fenotypových přestaveb a speciaci.

Inovační druhy. Jednotlivé speciační události, které vedou ke vzniku inovačních druhů, jsou charakterizovány vznikem evoluční novinky, která vede k výraznému fenotypovému odlišení předkovského a dceřiného druhu během poměrně krátkého období. Zjištění takové události ve fosilním záznamu je však složitější, než by se mohlo zdát. U řady taxonů si nejsme totiž jisti ani přesnou dobou jejich vzniku, ani jejich předkovským taxonem. Dá se předpokládat, že většina dnes žijících taxonů (*U. arctos*, *U. maritimus*, *U. malayanus*, *M. ursinus*) jsou inovační taxony. Nejspíš to také platí pro *U. deningeri* (pokud budeme do tohoto taxonu řadit i nejstarší spelaeoidní medvědy).

Vznik medvědů hnědých *U. arctos* je v tuto chvíli nejasný a nemáme pro tuto linii jasné fosilní doklady. Není ani jasný jejich předek. Evropský *U. etruscus*, dle mého názoru, není vhodným kandidátem a asijské populace připisované tomuto druhu nebyly zatím detailně zpracovány. Nejasný je i vztah samotného *U. etruscus* k jeho blíže neurčenému předkovskému taxonu, který se předpokládá někde v rámci skupiny černých medvědů euroasijského pliocénu. Fenotypový posun mezi *U. minimus*-*U. etruscus* a *U. etruscus*-*U. arctos*, umožňuje při současných omezených znalostech i gradualistický popis. Přinejmenším však u *U. etruscus* (a v plném rozsahu u *U. arctos*) pozorujeme vznik pre-End struktur na m1, což by mohlo podporovat představu objevení se významnější evoluční novinky. Jako nejlepší příklad inovačního druhu, ačkoliv k němu nemáme téměř žádné fosilní doklady, se jeví medvěd lední (*U. maritimus*). Že je medvěd lední sesterským druhem medvěda hnědého prokázal jako první THENIUS (1953). Tyto závěry byly podpořeny i molekulárněsystematickými studii (TALBOT *et* SHIELDS 1996, PAGÈS *et al.* 2008). Ty navíc svědčí pro výrazně mladší oddělení obou druhů (LINDQUIST *et al.* 2010), než bylo předpokládáno na základě fenotypové odlišnosti, avšak nejnovější studie (KRAUSE *et al.* 2008, EDWARDS *et al.* 2011, HAILER *et al.* 2012) je opět výrazně posouvají do staršího období na úroveň předpokladům založeným na fenotypové odlišnosti. Výrazné změny oproti hnědým medvědům jsou nejen v utváření dentice, ale i ve všech ostatních fenotypových znacích (KURTÉN 1964, BARYSHNIKOV 2007, SLATER *et al.* 2010). Pokud budeme předpokládat dobu oddělení obou druhů okolo 700 ka, pak je zjevný velký fenotypový posun, který medvěd lední prodělal. Naše znalosti o morfologii hnědých medvědů tohoto období jsou velmi omezené (PŘÍLOHA 1), nicméně nálezy z období kolem 500 ka ukazují (*cf.* MOIGNE *et al.* 2006, RABEDER *et al.* 2010), že se od

recentních medvědů lišili jen v detailech. Za inovační druh lze považovat i medvěda malajského, který představuje fenotypově výrazně specifickou formu (RADINSKY (1981) ho dokonce z pohledu morfologie lebky považuje za nejdvozenější typ medvěda, a to i při srovnání s pandou velkou). Jeho předky lze nejspíše hledat v okruhu linie *U. minimus-thibetanus* (nelze však vyloučit ani starší formy), od nichž se výrazně odlišuje i v dentálních znacích. Výrazný fenotypový posun vidíme i mezi rannými zástupci *U. deningeri* a jejich předpokládanými předky z okruhu *U. etruscus*.

Závěr. Výše uvedený přehled měl sloužit jako zamyšlení nad procesy vedoucími ke vzniku druhů u medvědovitých a problémy, které jsou s tím spojené. Mé názory na tuto problematiku lze shrnout do několika krátkých bodů.

(1) U ursinních medvědů lze rozlišit dva kvalitativně odlišné procesy vedoucí ke vzniku nových druhů. Vznik evoluční novinky umožňuje vzniknout druhu (inovační druh), který má schopnost novým a pro sebe specifickým způsobem reagovat na evoluční tlaky. Takto vzniklý druh může pak dále podléhat štěpení na další druhy (ať již vlivem geografické izolace či specifických vnitřních procesů). Takto vzniklé druhy (extinkční druhy) však nejsou schopny reagovat kvalitativně odlišně (především co se týče dentálních znaků) na evoluční tlaky a fenotypově se tak od svého předkovského či sesterského druhu vzdalují především postupnými extinkcemi mezičlánků.

(2) V synchronním pohledu mohou jak inovační tak extinkční druhy představovat „dobré druhy“ ve smyslu konceptu biologického druhu a jejich vzájemné rozlišení je možné pouze na základě znalostí jejich evoluční historie a na základě znalostí jak tyto jednotlivé druhy/linie reagují na existující evoluční tlaky, a jaké jsou tedy hranice jejich fenetických plasticid.

(3) Z hlediska mezidruhové selekce by speciace vedoucí k extinkčním druhům neměly být brány v potaz, protože reálně nemění schopnosti dané linie přežít, pokud ji přímo nesnižují v důsledku zmenšením genetické variability jednotlivých druhů (intenzivněji speciující jeskynní medvědi nezískali žádnou výhodu oproti medvědům hnědým, v jejichž linii došlo ke speciaci pouze jednou).

(4) Z hlediska funkční morfologie dentice je vhodné porovnávat mezi sebou jen extinkční druhy v rámci jedné morfofyletické skupiny. Mezi inovačními druhy jsou hlavní rozdíly dány ancestrálním nastavením a na změnu potravní specializace již jednotlivé druhy v zásadě nereagují.

(5) U extinkčních druhů nelze patrně hranici mezi jednotlivými druhy objektivně určit, protože se od sebe oddělují jednotlivými postupnými změnami. Mezidruhové hranice jsou tak vymezovány buď definitoricky či na základě mezer ve fosilním záznamu. U inovačních druhů je problém v tom, že předkovskou populaci, u níž došlo k principiální vnitřní změně (ať již genetické či epigenetické) umožňující následné fenotypové „sebevymezení“, nelze ještě od

předkovského druhu odlišit, neboť ještě nenese druhově specifický fenotyp (má pouze potenciál pro tento fenotyp).

(6) Hlavním nedostatkem takto navrženého modelu dvou souběžných procesů vedoucích ke speciaci v rámci ursinních medvědů je subjektivnost vymezení hranic plasticity jednotlivých morfofyletických skupin definovaných vznikem specifické evoluční novinky na svém počátku. Jediný způsob je sledovat ve fosilním záznamu fenotypovou reakci na shodné evoluční tlaky u jednotlivých vývojových linií a na základě této reakce posuzovat potenciál plasticity dané skupiny.

## 6. Výsledky a diskuze

### 6.1. Medvědi středního pleistocénu Evropy

Během středního pleistocénu jsou v Evropě doloženy tři samostatné vývojové linie medvědovitých, medvědi jeskynní, medvědi hnědí a medvědi ušatí. U posledně jmenované skupiny nejsou v tuto chvíli výraznější taxonomické nejasnosti a krátce se o ní zmíním v následujícím oddíle (6.2.). Hlavní nejasnosti se týkají dvou zbývajících linií, u *Ursus gr. arctos* je to především otázka jeho stratigrafického rozšíření a fenotypové charakteristiky jeho raných představitelů (a s tím související otázka diferenciačních znaků mezi *U. gr. arctos* a *U. gr. deningeri*), u *Ursus gr. deningeri* počet validních taxonů a jejich vzájemné fyletické vztahy.

#### 6.1.1. *Ursus gr. arctos*

Dlouho dominovala KURTÉNOVA (1959) představa, že medvědi hnědí se v Evropě objevují až po elsterském zalednění (OIS 12) a všichni velcí medvědi předcházejícího úseku středního pleistocénu byli řazeni ke spelaeoidní linii. Zlom nastává na přelomu osmdesátých a devadesátých let, kdy někteří badatelé (TORRES 1992, RUSTIONI *et* MAZZA 1993a, MAZZA *et* RUSTIONI 1994a) uvádějí představitele této linie v Evropě již pro lokality pre-elsterského stáří (některé dokonce spadající do závěru spodního pleistocénu). Většina těchto nálezů byla však značně fragmentární, nebo jejich určení nebylo podpořeno detailnějším srovnáním a nebyly proto obecně akceptovány. Nové výzkumy (např. WITHALM 2001, ARGANT *et* ARGANT 2002, MOIGNE *et al.* 2006) však prokázaly přítomnost hnědých medvědů ve spodním toringu (OIS 15-12) Evropy. Následně pak byla k linii hnědých medvědů přiřazena i řada nálezů/taxonů biharského stáří (např. MUSIL 2001, OLIVE 2006, BARYSHNIKOV 2007, ARGANT 2009, RABEDER *et al.* 2010).

Problémem mezidruhové diferenciace mezi hnědými a jeskynnými medvědy předtoringského období se nejdetailněji zabývali RABEDER *et al.* (2010). Ti provedli detailní revizi nálezů z lokality Deutsch-Altenburg 4B (dominantní část materiálu) a 2C<sub>1</sub> a 49. Tyto nálezy určili jako *U. arctos* a v následné rozšířené diskuzi k tomuto druhu přiřadili i řadu dalších nálezů včetně medvědů z lokality Untermaßfeld, Trinchera-Dolina 4, Süßenborn či West Runton, podmíněně k tomuto taxonu přiřadili také nález z lokality Ceysaguet, které původně TSOUKALA (2004) určila jako *U. etruscus*. Jako hlavní diskriminační znak byla používána relativní štíhlost metapodií, k dentálním znakům bylo také přihlíženo, ale spíše okrajově a s hlavním důrazem na maximální šířku a délku jednotlivých zubů. RABEDER *et al.* (2010) zařadili všechny arktoidní medvědy evropského pleistocénu do jednoho druhu a vyčlenili dvě chronosubspecie *suessenbornensis* a *priscus* (s hranicí okolo OIS 12), ačkoli zcela nevylučují ani druhovou samostatnost taxonu *suessenbornensis*. Diferenciační znaky na metapodiích byly založeny na zjištěných diskriminačních rozdílech pro svrchnopleistocénního *U. gr. spelaeus* a recentního *U. arctos* s přihlédnutím k spodno- a střednotoringovým nálezům *U. deningeri* (Hundsheim, Repolusthöhle) (WITHALM 2001) a následně aplikovány na nálezy

biharského stáří. Co se týče diskriminační hodnoty dentálních znaků, vychází se také především ze srovnání svrchnopleistocénního medvěda jeskynního s recentními medvědy hnědými (RODE 1935, KURTÉN 1955b, 1959), KURTÉN prokázal velkou fenotypovou shodu mezi recentními a post-elsterskými hnědými medvědy Evropy, a tak i platnost hlavních diskriminačních znaků přinejmenším po OIS 11. Nicméně bylo zjištěno, že některé populace pleistocénních hnědých medvědů (RODE 1935, THENIUS 1956, MUSIL 1964) vykazují oproti recentním představitelům určité procento morfotypů blízkých jeskynním medvědům. A stejně tak pro střednopleistocénní představitele spelaeoidní linie MUSIL (1991) uvádí přítomnost „arktoidních“ znaků. Obecně je v literatuře patrná přítomnost představy, že čím starší jsou představitelé spelaeoidních medvědů, tím jsou morfologicky podobnější medvědům hnědým. Protože primárně se diskriminace týkala *U. spelaeus* a *U. arctos*, byly znaky rozčleněny na spelaeoidní a arktoidní v závislosti na tom, u jakého druhu ten který znak, resp. stav znaku, převládal (např. EHRENBERG 1927, MOTTI 1933, RODE 1935). Nicméně již THENIUS (1956, 1969) upozorňuje, že označení arktoidní je zavádějící a tentýž stav znaku je přítomný i u *U. etruscus*. THENIUS předpokládal, že *U. etruscus* je společný předek jak linie hnědých, tak jeskynních medvědů a v dnešní terminologii by tedy tyto znaky byly označovány jako plesiomorfni. V současnosti je však situace o něco složitější. Názor, že morfologie arktoidních medvědů je blízká stavu u *U. etruscus*, zpochybnili MAZZA et RUSTIONI (1992), kteří tento taxon (a zvláště jeho svrchnoviláňské a spodnobiharské zástupce) považují za samostatnou vývojovou větev se specializací ke karnivorii bez přímých vývojových vztahů k hnědým či jeskynním medvědům. V současnosti tedy nejsme schopni s jistotou říci, jak morfologicky vypadal společný předek spelaeoidní a arktoidní linie, což spolu s nedostatkem nálezů raných arktoidních medvědů v zásadě znemožňuje rozhodnout, které znaky jsou plesiomorfni a které apomorfni.

Pro řešení otázky možné přítomnosti hnědých medvědů v nejspodnějším středním pleistocénu (OIS 19-17) je zásadní míra fenotypové odlišnosti se stejnověkými populacemi spelaeoidních medvědů, ta však nebyla až doposud studována. Pro řešení této otázky (Příloha 1) jsem použil (1) soubor recentních hnědých medvědů Eurasie a (2) materiál *U. deningeri* ze 3 svrchnobiharských lokalit (C 718, Koněpruské jeskyně a Kozi Grzbiet), které lze pokládat za medvědí jeskyně. Recentní *U. arctos* byl zvolen proto, aby byla naprostá jistota, že zjištěná variabilita skutečně reprezentuje vnitrodruhovou variabilitu tohoto taxonu. Naopak medvědí jeskyně jsou výsledkem specifické životní strategie spelaeoidních medvědů (nedoložené u jiného druhu) a na základě paralely se svrchnopleistocénními medvědi jeskyněmi (přítomnost hnědých medvědů je v nich zcela minimální, pokud vůbec nějaká) předpokládám, že i ve středním pleistocénu tvořili spelaeoidní medvědi naprosto dominantní složku. Detailní morfometrická analýza (včetně metod multivariační statistiky) prokázala signifikantní odlišnost u všech molariformních zubů, nicméně s jistým překryvem, který byl v některých případech (např. m3) nezanedbatelný (Příloha 1). Bylo prokázáno (Příloha 1), že spelaeoidní medvědi tohoto období jsou již značně pokročilí a nesou řadu znaků typických pro pozdější



představitele linie. Od recentních zástupců *U. arctos* se liší především (1) více otevřenou korunkou stoliček, (2) více diverzifikovanou okluzní plochou, (3) většími rozměry, zvláště u M2 a m3 (body 2 a 3 jsou méně diskriminativní, pokud se srovnávací vzorek hnědých medvědů rozšíří i o post-elsterské fosilní představitele), (4) odlišným průběhem diverzifikace okluzní plochy p4 (u *U. arctos* se jako první po Prd vytváří Med, u spelaeoidních medvědů Pad, oba tyto hrbolky také mohou u spelaeoidních medvědů dosáhnout větších rozměrů než u *U. arctos*) nebo (5) odlišným utvářením m1 (zvláště trigonidu).

Spodní m1 považuji za taxonomicky nejvýznamnější zub, neboť během pliocénu a pleistocénu je u jednotlivých linií ursinních medvědů patrný trend v zaplňování volného prostoru mezi End1 a Med a med a Pad sklovinovými novotvary. U hnědých i jeskynních medvědů je tento problém řešen obdobně a to vytvářením hřebenů a sekundárních hrbolků. Z tohoto hlediska lze říci, že recentní hnědí medvědi jsou více evolvovaní, než-li svrchnobiharští spelaeoidní medvědi. To samo o sobě není příliš překvapivé, vzhledem k tomu, že je dělí cca 750 ka a tato skutečnost již byla také dříve v literatuře zmiňována. Nebyla jí však věnována přílišná pozornost a nebyly nikdy definovány znaky, na nichž by se tato skutečnost dokazovala. Nicméně u hrbolů linguální stěny m1 je patrné, že u svrchnobiharského *U. deningeri* se ještě objevují exempláře pouze s End1 který má dlouhé mesiální rameno, které dosahuje kontaktu se Med-komplexem (nebo v některých případech s mesostylidem). U hnědých medvědů jsem takovýto stav znaku nezaznamenal. Stejně tak je u svrchnobiharských spelaeoidních medvědů poměrně častý stav, kdy sklovinové struktury mesiálně před Med nedosahují kontaktu s Pad (či v některých případech zcela chybí), u recentního *U. arctos* je takováto situace mnohonásobně vzácnější. Žel vzhledem k vzácnosti nálezů arktoidních medvědů ze spodní části středního pleistocénu není v tuto chvíli možné rozhodnout, zda stav zaznamenaný u recentního *U. arctos* byl přítomen již začátkem středního pleistocénu či nikoliv. Nicméně z publikovaných údajů pro post-elsterské hnědé medvědy vyplývá, že v tomto období již byly tyto znaky více méně přítomné. Domnívám se však, že arktoidní fenotyp nemá pleisomorfní charakter ve vztahu k spelaeoidním medvědům a že každá linie řešila daný problém specificky a výše popsané odlišnosti reprezentují paralelismus ve vývoji stoliček (dokladovaný na vývoji linguální stěny m1). Je proto možné, že zvláště v otázce oblasti mezi Med a Pad se jedná, spíše nežli o doklad odlišného evolučního stupně, o odlišnosti v druhově specifickém řešení.

Spelaeoidní medvědi svrchního biharu tak již nesou v zásadě všechny znaky typické pro svrchnopleistocénní jeskynní medvědy, jen ve většině z nich nedosahují jejich evoluční úrovně. To potvrzuje i dentální materiál *U. deningeri* ze střednopleistocénní lokality (post-elsterského stáří) jeskyně Za hájovnou (Javoříčský kras) (Příloha 2). *U. deningeri* z této lokality je již více evolvovaný než svrchnobiharští představitelé téhož druhu, liší se však pouze v zintenzivnění (většiny) znaků považovaných za diskriminativní mezi svrchnobiharským *U. deningeri* a *U. arctos* a nenese žádné nové specifické spelaeoidní znaky. Lze proto předpokládat, že pro spelaeoidní linii je její apomorfií specifický chrakter dentální

plasticity, který je přítomný u všech jejích představitelů a v průběhu času se v některých jejích liniích pouze zintenzivňuje jeho projev. Zda lze to samé říci i o *U. arctos* či zda to platí jen pro některé jeho dentální znaky, není možné v tuto chvíli rozhodnout. Nicméně na základě provedených studií považují za téměř jisté, že dentální morfologie *U. arctos* jako celek nepředstavuje plesiomorfni stav vzhledem ke spelaeoidní linii (Příloha 1).

Na základě těchto srovnávacích studií bylo možné nově přehodnotit taxonomický statut několika nálezů z tohoto období (Příloha 1) vyčleňovaných z *U. deningeri* a většinou určených jako *U. t. meditteranaeus* (JÁNOSSY 1963, THENIUS 1965, WAGNER 2004). Tyto nálezy představují většinou velmi problematické exempláře nesoucí značně specifickou kombinaci dentálních znaků. Přesto bylo možné na základě výsledků multivariačních analýz k arktoidním medvědům přiřadit problematické exempláře z lokality Chlum 4 (Ra 2147, Ra 2148, Ra 2121) a jako nejpravděpodobnější se toto určení jeví také pro jeden exemplář z Kövesváradu (V.63/252) a Voigtstedtu (1966/7751).

### 6.1.2. *Ursus gr. deningeri-spelaeus*

Ze svrchního biharu (nesvrchnější spodní a nejspodnější střední pleistocén) byla popsána celá řada nominálních taxonů (*U. savini* ANDREWS, 1922, *U. suessenbornensis* SOERGEL, 1926, *U. etruscus gombaszogensis* KRETZOI, 1938, *U. eberbachensis* HELLER, 1939 a *U. sackdillingensis* HELLER, 1956), které byly svými autory sice řazeny ke spelaeoidní linii, ale jejich vztah k druhu *U. deningeri* byl většinou nejasný. Řada autorů se později vyjadřovala k otázce taxonomického a fylogenetického postavení těchto taxonů, jejich závěry se však často lišily, neboť typové série většinou byly tvořeny jen malým počtem exemplářů nebo nesly atypickou kombinaci znaků. Cílem provedené taxonomické revize výše uvedených taxonů (Příloha 1) je posoudit na základě nově definovaných diskriminačních znaků (6.1.1.), zda je možné přiřadit je k arktoidní či spelaeoidní linii, a pokud se jedná o představitele spelaeoidní linie, zda je možné daný taxon synonymizovat s *U. deningeri* či nikoliv.

*U. suessenbornensis* byl SOERGELEM (1926) popsán jako ranný představitel spelaeoidní linie předcházející druhu *U. deningeri*. KURTÉN (1969, 1976) synonymizuje tento druh s *U. deningeri*, považoval ho však za samostatný poddruh, který reprezentuje východoevropského migranta a nemá přímé fylogenetické vztahy ke spodnotoringským populacím *U. d. deningeri* (Mosbach 2, Mauer aj.). MAZZA *et* RUSTIONI (1994a) se naopak domnívají, že medvědi ze Süßenbornu reprezentují arktoidní linii. Stejný názor, založený především na studiu metapodií, zastávají i RABEDER *et al.* (2010). Na základě studia dentice předpokládají, že byl na lokalitě přítomen i *U. deningeri*, ale typový materiál řadí k arktoidním medvědům. Revize dentálního materiálu (včetně lektotypu a paralektotypu) prokázala, že většina zubů (včetně typového materiálu) nese morfometrické znaky shodné se svrchnobiharským *U. deningeri* a odlišující ho od *U. arctos*: (1) relativní šířka zubů odpovídá stavu běžnému u svrchnobiharského *U. deningeri* a je menší než u *U. arctos* (recentního i toringského), (2) korunka molariformních zubů je v průměru více otevřená než u *U. arctos*, (3) vnitřní plocha

korunky je již poměrně diverzifikována, (4) M2 je velká s prodlouženým talonem. Nejasné zůstává taxonomické určení dvou exemplářů m1 sin. (1965/2426) a m2 sin. (1965/2422). Spodní m2 sin. je atypická svou velkou relativní šířkou, nicméně zub sám je poměrně velký a je zachován v mandibule bez anteriorních premolárů. Domnívám se proto, že také náleží druhu *U. deningeri* a reprezentuje jen odlehlý morfotyp. Nejasný je taxonomický statut m1 sin. (na lokalitě byla nalezena pouze jedna první spodní stolička). Tento zub nese specifickou kombinaci znaků, včetně neobvykle utvářeného End-komplexu, jehož obdobu nelze jednoznačně nalézt u jiného taxonu medvěda. Nejbližše mu v tomto ohledu stojí některé spodní první stoličky ze spodnopleistocénní lokality Deutsch-Altenburg, nicméně od těchto zubů se liší v řadě jiných ohledů (především míra uzavření korunky). Při použití multivariačních analýz byl tento zub řazen jak mezi *U. arctos* tak *U. deningeri*. Proto v tuto chvíli určuji tento nález jako *Ursus* sp. s nutností dalšího detailního srovnání. Na základě revize lze nominální taxon *U. suessenbornensis* synonymizovat s *U. deningeri*.

*U. etruscus gombaszogensis* popsal KRETZOI (1938) na základě starých nálezů pocházejících ze slovenské lokality Gombasek. Dle KRETZOIE náleží tento dentální materiál sice ještě druhu *U. etruscus*, avšak nese již celou řadu znaků, které ho umožňují považovat za výlučného předka spelaeoidní linie. BARYSHNIKOV *et* FORONOVA (2001) ho synonymizují s *U. savini*, nicméně většinou byl tento taxon řazen k *U. deningeri* (např. TORRES 1992, BARYSHNIKOV 2007). Provedl jsem revizi typové série tohoto taxonu a dalšího dentálního materiálu náležejícího k téže kolekci, ale nezařazené KRETZOIEM do typové série. Morfometricky všechny prostudované exempláře plně odpovídaly poměrům zjištěným u svrchnobiharských nálezů *U. deningeri* z referenčních lokalit (viz 6.1.1.), jejichž stáří je pravděpodobně OIS 17 (viz Příloha 1 pro diskuzi). Liší se od nich pouze značnou četností (pokud lze u takto malého souboru soudit) m1 s plesiomorfním utvářením End-komplexu (přítomen pouze End1 s mírně diferenciovaným protaženým mesiálním ramenem, může být přítomen i mesostylid). Tento stav je však poměrně častý u nálezů z lokalit Chlum I a IV, pro něž se předpokládá stáří ekvivalentní OIS 19 (HORÁČEK *et* LOŽEK 1988). J proto možné, že medvědi z lokality Gombasek jsou poněkud starší, nežli nálezy např. z C 718 a reprezentují buď OIS 19 nebo ještě o málo starší faunu. Je samozřejmě nutné připomenout, že u takto starých sběrů také nelze nikdy vyloučit sloučení různě starých souborů (*cf.* JÁNOSSY 1963). Na základě revize lze tedy tento taxon synonymizovat s *U. deningeri*. Byl také proveden rozbor správného způsobu psaní vědeckého jména *gombaszogensis* (Příloha 3). Nebyla prokázána žádná podobnost s medvědy typu *U. savini* či *U. uralensis*.

*U. savini* byl popsán ANDREWSEM (1922) na základě materiálu z Cromer Forest-bed (Anglie) a jako holotyp byla stanovena mandibula (Nr. 16448) z lokality Bacton. Tento taxon byl ANDREWSEM považován za blízkého příbuzného *U. deningeri*. Obdobný názor zastával již FREUDENBERG (1914), který však tyto medvědy považoval za více pokročilé než samotného *U. deningeri*. Taxonomické a fyletické postavení tohoto taxonu bylo následně předmětem řady úvah a studií. Je považován jednak (1) za počáteční stadium spelaeoidní linie (KURTÉN

1969, 1976, GARCÍA *et* ARSUAGA 2001, GARCÍA 2003), (2) synonymum k *U. deningeri* (TORRES 1992, MAZZA *et* RUSTIONI 1994a, GRANDAL *et* LÓPEZ-GONZÁLEZ 2004, RABEDER *et al.* 2010) či (3) za raného představitele samostatné linie malých jeskynních medvědů (*U. savini-U. rossicus*), která tvoří sesterský klad k linii klasických velkých jeskynních medvědů (*U. deningeri-U. spelaeus*) (BARYSHNIKOV 2007, SHER *et al.* 2011). Většina autorů považuje všechny medvědy z Cromer Forest-bed za jednu taxonomickou jednotku, nicméně KURTÉN (1969), a patrně také GARCÍA (2003), zařazují do taxonu *U. savini* pouze medvědy z Bactonu, zatímco ostatní nálezy z Cromer Forest-bed přiřazují k *U. deningeri*. Byla provedena revize dentálního materiálu z Cromer Forest-bed uloženého v Natural History Museum (London) včetně holotypu. Na základě předběžných výsledků lze shrnout: (1) Považuji za opodstatněné oddělit medvědy z lokality Bacton od ostatních nálezů z Cromer Forest-bed, ačkoliv konspicifitu některých nálezů nelze v tuto chvíli ani vyvrátit ani potvrdit (malé množství materiálu). (2) Molariformní zuby medvědů z Bactonu jsou značně evolvovanější, nežli je stav u svrchnobihraských zástupců. (3) V délkošířkových poměrech vykazují zuby z Bactonu značnou podobnost se spodnotoringským *U. deningeri* (především Mosbach 2), jejich průměrné maximální délky jsou však menší. Na základě výše uvedeného lze vyloučit názor, že by *U. savini* představoval předka *U. deningeri*. Od toringských nálezů se liší menšími průměrnými délkami spodních zubů (ale jsou přítomné i poměrně velké zuby) a především malými rozměry mandibul. Je proto možné, že *U. savini* představuje malou ostrovní formu *U. deningeri* odštěpenou od spodnotoringské kontinentální populace. BARYSHNIKOVŮV názor, že se jedná o předka *U. rossicus-uralensis*, nejsem v tuto chvíli schopen ani potvrdit ani vyvrátit, nicméně kromě malých rozměrů jsem nenašel hlubší podobnost mezi *U. savini* a *U. uralensis* (z něj jsem však studoval jen malý vzorek).

*U. eberbachensis* byl HELLEREM (1939) také přiřazen k spelaeoidním medvědům. THENIUS (1965) ho považuje za archaického představitele této linie, BARYSHNIKOV (2007) ho synonymizuje s *U. savini*. Revize typového materiálu (jiný není k dispozici) neznámého stratigrafického stáří, nepřinesla jednoznačné řešení otázky taxonomické příslušnosti tohoto medvěda. Svrchní M1 je spelaeoidní, spodní moláry jsou při použití metod multivariční statistiky řazeny spíše mezi arktoidní medvědy, nesou však některé morfologické znaky upomínající na *U. deningeri*. V tuto chvíli proto není možné přesné taxonomické přiřazení. Pro BARYSHNIKOVEM předpokládanou konspicifitu s *U. savini* jsem nenalezl žádné doklady. Znaky, které spojují *U. eberbachensis* a *U. savini* jsou přítomné i u spodnotoringského *U. deningeri*. Pro řešení této otázky bude třeba detailní revize střednopleistocénních arktoidních medvědů.

*U. sackdillingensis* byl založen na jediné izolované druhé horní stoličce. HELLER (1956) považoval tohoto medvěda za raného představitele spelaeoidní linie, který však nese ještě velké množství plesiomorfních znaků upomínajících na *U. etruscus*, což neumožňovalo jeho zařazení přímo do druhu *U. deningeri*. Někteří další autoři řadili tento nález k *U. thibetanus* (TORRES 1992, HILPERT *in* AMBROS *et al.* 2005) či k *U. arctos* (BARYSHNIKOV

2007). Provedená revize typového materiálu potvrdila BARYSHNIKŮV názor a *U. sackdillingensis* tak přiřazuje k arktoidní linii. Materiál je příliš malý, aby umožňoval hlubší rozbor raných arktoidních medvědů.

## **6.2. Taxonomické a paleobiogeografické zhodnocení *Ursus ex gr. minimus-thibetanus* raného pleistocénu Evropy**

Přítomnost fosilních zástupců medvědů ušatých (*U. thibetanus*) je v evropském pleistocénu dobře doložena a obecně akceptována, jednotliví autoři se pouze liší v tom, zda evropské formy vyčleňovat do samostatného poddruhu, případně do několika poddruhů (např. ARGANT 1991, RUSTIONI *et* MAZZA 1993b, CRÉGUT-BONNOURE 1996, 1997, BARYSHNIKOV 2010). Kromě toringských nálezů jsou však v literatuře uváděny také výskyty černých medvědů (tj. *Ursus gr. minimus-thibetanus*) z biharu a svrchního viláně Evropy, které jsou nezdědky přímo či nepřímo řazeny také k *U. thibetanus* (např. WOLSAN 1993, RUSTIONI *et* MAZZA 1993a, b, CRÉGUT-BONNOURE 1996, KOENIGSWALD *et* HEINRICH 1999). Nicméně téměř žádný z těchto nálezů nebyl detailně revidován a proto přesné stratigrafické a geografické rozšíření černých medvědů v pleistocénu Evropy zůstává nejasné. Při studiu této problematiky (Příloha 4) jsem se zaměřil na revizi vybraných svrchnoviláňských lokalit (MN 17) se zvláštním zřetelem na medvědy z lokality Villány 3 a na kritické zhodnocení existujících biharských dokladů.

### **6.2.1. *Ursus gr. minimus-thibetanus* ze svrchního viláně (MN 17) Evropy**

Přítomnost černých medvědů byla uváděna především z francouzských (Senèze) a maďarských (Kisláng, Villány 3) lokalit (MAZZA *et* RUSTIONI 1994b, KRETZOI 1954, KORMOS 1937). Nedávno byl také uveřejněn (žel bez jakéhokoliv popisu) nález lebky medvěda této skupiny z italské lokality Poggio Rosso (MAZZA *et al.* 2005).

Z lokality Villány 3 byly uváděny 2 druhy medvědů (KORMOS 1937) – *Helarctos arvernensis* a *Ursus (arctos-Gruppe)*, aniž by byl podán výčet materiálu či znaky, na jejichž základě byly taxony určeny. Přestože tento údaj byl v následujících desetiletích často přebírán až doposud nebyla provedena žádná kritická revize existujícího materiálu (detaily viz Příloha 4). Revidován byl veškerý zjištěný dentální materiál pocházející z této lokality (Geological Institute of Hungary, Budapešť, Hungarian Natural History Museum, Budapešť a Université Claude Bernard-Lyon 1, Lyon). Na základě podrobné morfometrické analýzy byly na této lokalitě potvrzeny dva taxony medvědů: *Ursus aff. thibetanus* a *Ursus sp.* (cf. *gr. etruscus*). Kvůli značné fenotypové variabilitě a překryvu mezi jednotlivými druhy medvědů nebylo možné některé zuby jednoznačně přiřadit k některému z těchto taxonů. *Ursus aff. thibetanus* je fenotypově velice blízký druhu *U. thibetanus* a zvláště jeho evropskému toringskému poddruhu *U. t. mediterraneus*. U mlvšak není přítomen sklovinový hřeben běžící od distálního konce Med k bázi End-komplexu, který je pro *U. thibetanus* (minimálně od středního pleistocénu) typický. Významnou podobnost prokazuje s o málo staršími nálezy

z lokality Renzidong (JIN *et* LIU 2009) popsanými jako *U. t. primitinus*. Společný s nimi má především celkový thibetoidní habitus v kombinaci s některými plesiomorfními znaky, včetně nepřítomnosti (či pouze naznačení) výše zmíněného sklovinového hřebene. Dentální materiál taxonu *Ursus* aff. *thibetanus* se liší jak od *U. minimus* tak *U. etruscus*. Taxonomická pozice *Ursus* sp. (cf. gr. *etruscus*) je nejasná. K dispozici je jen malé množství materiálu které (především m1 a M1) nese unikátní kombinaci znaků neznámou z jiných lokalit. Liší se tak nejen od *U. thibetanus* a *U. minimus*, ale také od klasického *U. etruscus* (Val d'Arno, Olivola). Protože naše znalosti o vnitrodruhové variabilitě *U. e. etruscus* jsou téměř výhradně omezeny na materiál pocházející z Itálie, není v tuto chvíli možné rozhodnout, zda taxon z Villány 3 reprezentuje zaalpskou populaci tohoto medvěda či zda patří k jiné vývojové linii.

Medvědi z lokality Kisláng (z dentálního materiálu zachovaný jen mesiální fragment m1) byli určeni jako *Ursus* cf. *etruscus*. Existující materiál nevykazuje žádnou zvláštní podobnost s *Ursus* aff. *thibetanus* z lokality Villány 3. Pozornost byla věnována také medvědům z lokality Senèze. MAZZA *et* RUSTIONI (1994b) došli k závěru, že medvědi z této lokality představují zástupce *Ursus* gr. *minimus-thibetanus* a ne *Ursus* gr. *etruscus* (tito medvědi jsou tradičně určováni jako *U. etruscus*). S tímto závěrem jsem se ztotožnil i já (Příloha 5), nicméně po prostudování dalšího materiálu z této lokality a vzhledem k fenotypové charakteristice černých medvědů z lokality Villány 3 se nyní (Příloha 4) přikláním spíše k závěru, že se jedná o představitele *U. etruscus* s. l. a MAZZOU *et* RUSTIONIM definované odlišnosti budou reflektovat spíše jen vnitrodruhovou variabilitu. Tato otázka však není ještě zcela uzavřena.

### 6.2.2. *Ursus* gr. *minimus-thibetanus* v biharu Evropy

Po kritickém zhodnocení většiny literárních zdrojů, uvádějících výskyt černých medvědů v biharu Evropy a osobní revizi významné části tohoto materiálu (viz Příloha 4 pro detaily), lze shrnout, že naprostá většina údajů je založena na fragmentárním materiálu, který sám o sobě neumožňuje druhové určení ani rozlišení mezi *Ursus* gr. *minimus-thibetanus* a *Ursus* gr. *etruscus* a nelze je tak považovat za pozitivní doklad výskytu této linie v evropském biharu. Diskutabilní zůstávají jen některé izolované nálezy z nejsvrchnějšího biharu (Kövesvárad, Přezletice), u nichž nelze v tuto chvíli jednoznačně vyloučit taxonomickou příslušnost k černým medvědům, ačkoliv se jeví pravděpodobnějším, že se jedná o zástupce arktoidních medvědů.

Jediný početnější soubor představuje materiál z chorvatské lokality Šandalje 1. MALEZ (1975) uvedl z této lokality 3 druhy medvědů *U. etruscus*, *Ursus* (*Euarctos*) *mediterraneus*, and *Ursus* cf. *deningeri* a považoval ji za spodnobiharskou či dokonce svrchnoviláňskou. SPASSOV (2000, 2002) zpochybňuje společný výskyt tří druhů medvědů a předpokládá, že se jedná o polymorfni populaci zhruba stejného stáří jako je např. Vallonet. Byla provedena revize dostupného dentálního materiálu (část MALEZEM zmiňovaného materiálu se nepodařilo dohledat), která potvrdila přítomnost *U. deningeri* a *U. t. mediterraneus*. K posledně

jmenovanému taxonu byly přiřazeny i nálezy původně MALEZEM určené jako *U. etruscus*. Na základě tohoto přeurčení bylo nově stáří lokality určeno jako toringské (nejspíše spodní či střední toring). To také řeší nesoulad v předpokládaném vysokém stáří lokality a zařazením nálezů koní z této lokality ke cabaloidní formě (MALEZ *et al.* 1992).

### 6.2.3. Paleobiogeografické implikace

Na základě výše uvedených zjištění lze shrnout, že medvědi z linie *U. thibetanus* jsou v Evropě prokazatelně doloženi ve dvou úsecích, v nejsvrchnějším vilání a od nejspodnějšího toringu. Během biharu není žádný pozitivní doklad jejich přítomnosti v Evropě. Tyto dva časové úseky mají několik překvapivých podobností. V obou případech spadá výskyt *U. gr. thibetanus* do blízkosti hranic savčích věků (viláň/bihar, bihar/toring), tedy do období nejradikálnějších přestaveb evropské savčí fauny během pleistocénu. Kromě černých medvědů, se v těchto zlomových úsecích objevují i další taxony s afinitou k jihovýchodní Asii. Kolem hranice viláň/bihar to je např. rod *Manis* (KORMOS 1934, RADULESCU *et* SAMSON 1990) nebo rod *Petauria* (DEHM 1962). Na hranici bihar/toring to je opět rod *Petauria* (KRETZOI 1965, HORÁČEK *et* LOŽEK 1988, MAUL 2007) a rod *Macroneomys* (FEJFAR 1966, MAUL *et* RZEBIK-KOWALSKA, 1998). HORÁČEK (2008) předpokládá, že objevení se exotických elementů (*Petauria*, *Macroneomys*) těsně před hranicí bihar/toring, je důsledek zhroucení vnitřních vazeb v rámci evropské savčí fauny, které umožnilo zapojení nových exotických elementů (a následně vedlo k celkové přestavbě faunistického společenstva). Domnívám se, že do tohoto schématu spadá i výskyt *U. thibetanus* ve spodním toringu (tedy o něco později, než u dvou předešlých taxonů). Zároveň se domnívám, že tento HORÁČEKEM popsáný mechanismus má širší platnost a lze jej použít i pro vysvětlení výskytu *Ursus aff. thibetanus* v nejsvrchnějším vilání. Z toho také vyplývá, že se jedná o nového asijského migranta a nikoliv o autochtonního potomka evropského pliocénního druhu *U. minimus*.

## 6.3. Taxonomická diverzita medvědů (*Ursus*) v pliocénu Evropy

Řešení tohoto problému bylo v rámci dizertačního projektu pouze započato. V první fázi jsem se proto zaměřil především na otázku fenotypové charakteristiky nejstarších ursinních medvědů Evropy a na vztah těchto forem (MN 14) k pozdějším taxonům (MN 15, MN 16).

### 6.3.1. Nejstarší doklady ursinních medvědů v Evropě

Předpokládaný nejstarší ursinní medvěd byl popsán z lokality Montpellier (GERVAIS 1848-1852) pod jménem *U. minutus* na základě jedné izolované m3. Taxonomický statut tohoto nálezu je však nejasný (Příloha 6) a řada autorů řadí tento nález k rodu *Agriotherium* (MORLO *et* KUNDRÁT 2001, BARYSHNIKOV 2007). Další nálezy z této lokality přiřazované k rodu *Ursus* zmiňuje krátce VIRET (1954, p. 45) v poznámce pod čarou. Lokalita je kladena do MN 14a (FEJFAR *et* HEINRICH 1990). Na základě revize tohoto materiálu (Příloha 5), která

poskytla jeho první podrobný popis a vyobrazení (jedná se o 2 M2), lze shrnout, že tito medvědi skutečně náležejí k rodu *Ursus* (u M.P. 848 nelze zcela vyloučit, že by se mohlo jednat o odvozeného zástupce rodu *Ursavus*, ale osobně to považuji za značně nepravděpodobné) a představují tak patrně první doložený výskyt ursinních medvědů na světě. Fenotypově jsou obě M2 blízké některým dalším raným nálezům rodu *Ursus* (Baraolt-Cápeni), nesou však ještě také velké množství plesiomorfních znaků u ostatních nálezů nepřítomné. Tato specifická kombinace prozatím neumožňuje jednoznačné druhové určení. Studované stoličky vykazují také významnou podobnost s pokročilými představiteli rodu *Ursavus* (pozice jednotlivých hrbolů), což podporuje dřívější představy, že se ursinní medvědi vyvinuli z okruhu forem blízkých tomuto rodu.

Z nejstarších dokladů rodu *Ursus* v Evropě (MN 14) byl dále studován materiál z lokality Trudomirovka (Ukrajina) a typová série *U. boeckhi* (Baraolt-Cápeni, Rumunsko). V obou případech se jedná o spodní dentici včetně m1 (Příloha 6). Pro tyto představitele rodu *Ursus* je typická relativně malá velikost a jednoduchost stavby korunek. Za taxonomicky nejdůležitější zub považuji spodní m1 (srv. také QIU *et al.* 2009), a to především stav diverzifikace jeho linguálních hrbolů. Pro tyto medvědy je charakteristická (1) relativně distální pozice Med bez jakýchkoliv mesiálních struktur a (2) End1 se zřetelnými mesiálními strukturami, které mají v některých případech charakter plnohodnotného hrbolu. Variabilita u pozdějších zástupců (MN 15-16) je poměrně velká v utváření Med-komplexu, poměrně často jsou přítomny mesiální hřebeny či hrbolky a řada zubů stále ještě nenese žádné mesiální struktury před Med (takové zuby jsou přítomné třeba i u recentního *U. thibetanus*). V utváření End-komplexu se jeví tyto formy jako konzervativnější. V naprosté většině případů pro období MN 15b-MN 16b nacházíme pouze End1 bez jakýchkoliv mesiálních struktur. Pouze u jednoho distálního fragmentu z lokality Weže 1 byla před End1 přítomná drobná zduřenina (podobná jako u typu *U. boeckhi*, ale trochu menší). Medvědi z MN 15a (Perpignan, 1 m1) jsou v tomto směru specifičtí. Med nemá žádné mesiální struktury, mesiálně před End1 je sklovina mírně zduřená, ale netvoří jednoznačně rozeznatelnou strukturu. V tuto chvíli nelze rozhodnout, zda mají blíže k medvědům z MN 14 či MN 15b či zda představují svébytnou linii.

### 6.3.2. Taxonomie pliocénních ursinních medvědů Evropy

Na základě výše diskutovaných odlišností ve stavbě m1, lze rozlišit v evropském pliocénu (přinejmenším) dvě skupiny, medvědy z MN 14 s diversifikovaným End-komplexem a formu z MN 15b-16b s jednoduchým End1 a častěji diverzifikovaným Med-komplexem. Nejasná je situace u medvědů z MN 15a. Jediný dentální materiál je k dispozici z lokality Perpignan. Studoval jsem materiál uložený v Lyonu (Université Claude Bernard-Lyon 1; Muséum de Lyon), tento materiál obsahoval pouze 1 m1. Materiál nepůsobil jednotně a mohl představovat stejně tak dva druhy jako jednu značně polymorfni populaci. Co se týče



morfologie m1, nelze ji jednoznačně přiřadit ani k jedné z popisovaných forem. Tato situace umožňuje tři interpretace.

(1) Jedná se o jednu vývojovou linii (s přechodnou formou v MN 15a), která je charakterizována současným zjednodušováním End-komplexu a diverzifikací Med-komplexu. Je proto opodstatněné všechny nálezy zařadit do jednoho druhu (*U. minimus*) a nejvýše rozpoznávat chronosubspecie (BARYSHNIKOV 2007, částečně MORLO *et* KUNDRÁT 2001).

Tuto variantu považují za nejméně pravděpodobnou. U dalších linií medvědotvých, jejichž původ se hledá v okruhu *U. minimus* (*U. etruscus* a snad i linie arktoidních medvědů), totiž dochází k postupné diverzifikaci End-komplexu a tvorbě End2. Znamenalo by to tedy, že struktura, která se během pliocénu ztratila, se opět ve spodním pleistocénu vytvořila. Otázka samozřejmě je, zda End2 medvědů z MN 14 a spodního pleistocénu jsou homologické struktury. Nicméně se domnívám, že homologie je značně pravděpodobná, neboť v obou případech se struktury začínají emancipovat z mesiální části End1. Tato varianta by také byla možná v případě, kdybychom výše zmíněnou linii považovali za specifickou autochtonní evropskou linii bez dalších potomků a vznik pozdějších forem odvozovali od asijských forem, které navazují na jiné předky. Tuto variantu nelze v tuto chvíli vyloučit, kvůli fenotypové blízkosti (nicméně nutno říci nikoliv identitě) mezi svrchnopliocénními medvědy Číny a Evropy ji nepovažují za pravděpodobnou.

(2) Popsané morfotypy reprezentují vnitrodruhovou variabilitu jednoho druhu (*U. minimus*), která je u něj přítomná napříč celým stratigrafickým spektrem, ale u jednotlivých populací se vyskytuje v různém poměru v důsledku mozaikovitě evoluce (částečně MORLO *et* KUNDRÁT 2001).

V tomto případě by zjištěný vzorec stratigrafického rozložení jednotlivých forem byl pouze artefaktem náhodného zachování fosilního materiálu. To by řešilo jak problém nejasné afinity forem z MN 15a (nebo ze Včelár 2; SABOL *et al.* 2008), tak otázku, proč je v některých liniích End2 zachován a jinde ne. Jako náhodné zachování m1 s diverzifikovaným End-komplexem by šlo interpretovat i záznam z MN 14, který je velmi chudý a zuby z jednotlivých lokalit se značně liší. Problém by však byl se záznamem z MN 15b – 16, který je již poměrně početný a struktury před End1 v podstatě nejsou přítomné.

(3) Zjištěné formy reprezentují dva nezávislé druhy, jeden doložený z MN 14 (*U. boeckhi*), další známý přinejmenším od MN 15b (*U. minimus*). Tyto dva taxony netvoří fyletickou řadu a reprezentují dvě nezávislé migrace do Evropy, nejspíše z východní Asie (*cf.* QIU *et al.* 2009). K tomuto modelu se na základě současného stavu poznání přikláním i já.

Tento model vysvětluje překvapivou skutečnost, že medvědi z MN 14 jsou ve stavu End-komplexu významně pokročilejší, nežli medvědi z MN 15 a 16 (skutečnost, kterou přehlédli jak MORLO *et* KUNDRÁT (2001) tak BARYSHNIKOV (2007) a QIU *et al.* (2009), a to patrně proto, že nerevidovali materiál osobně a spoléhali se na chybné vyobrazení materiálu z Baraolt-Cäpeni ve SCHLOSSEROVI (1899a) a materiál z Trudomirovky opominuli zcela), nicméně nese řadu dalších problémů. Je založen především na m1, přičemž i v tomto znaku

jsou medvědi z MN 14 značně variabilní. Nevysvětluje problematiku medvědů z MN 15a (což však může být způsobeno malým množstvím materiálu). Co se týče jiných zubů (např. M2) jsou například (přínejmenším některé exempláře) podobnější starším nálezům než medvědům z MN 16. V dalším studiu bude proto nezbytné provést detailní rozbor variability u všech zubů a porovnat jednotlivé vzorce variability.

Zároveň aplikace tohoto modelu vyžaduje nové přehodnocení severoamerického fosilního záznamu medvědů. Typový materiál *U. abstrusus* (Hagerman local fauna) popsany BJORKEM (1970) má dvojitý entokonid u m1 a celkově je značně podobný medvědům z evropského nejspodnějšího pliocénu. Podobnost s *U. boeckhi* zmiňuje již sám BJORK, později však převládl názor KURTÉNA *et* ANDERSONOVÉ (1980), že se jedná o ekvivalent evropského druhu *U. minimus*, který představuje předka recentního druhu *U. americanus*. Souhlasím s BJORKEM, že *U. abstrusus* je blízký *U. boeckhi* a osobně se domnívám, že se od něj bude lišit nanejvýš na poddruhové úrovni. Nicméně stáří této fauny je 3,5 Ma či ještě mladší. To by znamenalo, že v nejspodnějším pliocénu namigrovala tato linie medvědů do Evropy i Severní Ameriky, v Evropě byla následně (MN 15a ? MN 15b) nahrazena modernějšími migranty (*U. minimus*), v Severní Americe však přežívala přínejmenším do 3,5 Ma (a předci *U. americanus* se tak nejspíše do Severní Ameriky dostali až po tomto datu). Bylo zmíněno několik nálezů starších ursinních medvědů ze Severní Ameriky, nicméně žádný z nich nebyl doprovázen popisem či vyobrazením. Nálezy po tomto datu jsou ještě řidší, pro spodní pleistocén v podstatě neexistují. Nejstarší baribalové jsou doloženi až ze středního pleistocénu.

Lze tedy shrnout, že současný stav poznání taxonomie pliocénních ursinních medvědů je značně neuspokojivý. Na základě provedených studií se přikláním k názoru, že v pliocénu Evropy můžeme rozeznat 2 druhy medvědů. *U. boeckhi* doložený z MN 14 lokality (Baraolt-Cäpeni, Trudomirovka, Dorkovo, Alcoy, Kosyakino) a *U. minimus* známý z poměrně velkého počtu lokalit MN 15b – 16 v celé Evropě (nová lokalita s *U. minimus* z Polska popsána např. v Příloze 7). Taxonomický status medvědů z MN 15a je prozatím nejasný. Nejasný je také poslední výskyt. Nepochybný *U. minimus* se vyskytuje ještě v MN 16b (např. Osztramos 7), nejasná je však druhová příslušnost medvědů ze spodní MN 17. SPASSOV (1997, 2002) předpokládá přechodnou formu mezi *U. minimus* a *U. etruscus* na bulharské lokalitě Varshets. Nepodává však podrobný popis materiálu a zmiňuje pouze jeden zub (m2), který je však poměrně malý (na *U. etruscus*). Relativně malý exemplář je i z francouzské lokality Les Pardines (Příloha 5), která také odpovídá spíše spodní části MN 17. Přesný taxonomický status těchto nálezů a tak i fyletický vztah *U. minimus* a *U. etruscus* zůstává otevřený. Osobně považuji názor RUSTIONIHO *et* MAZZY (1993a), že *U. etruscus* je nový asijský imigrant v MN 17, za pravděpodobnější, než model autochtonní evropské linie *U. minimus-etruscus*.

## 7. Závěrečné poznámky

Snažíme-li se tedy zhodnotit vypovídací potenciál modelů druhové diverzity a k ní vedoucích procesů u (fosilních) medvědovitých, a to jak u modelů dříve publikovaných tak těch prezentovaných v této práci na základě nově provedených výzkumů, je nezbytné zohlednit a navzájem oddělit dva aspekty, které se podílejí na jeho utváření: (1) vliv teoretického rámce (v tomto případě především v taxonomii a evoluční biologii), v interakci s nímž vytváří badatel svůj model založený na získaných datech a (2) charakter/vliv materiálu, jenž tvoří substrát pro získávání těchto dat, a implikuje tak možné uchopovací redukce přístupné badateli, snažícimu se zmocnit se nějaké vědecké informace o tomto jsoucnu. Oba tyto aspekty jsou významné, ovlivňované (proměnnými) okolnostmi vně badatele a, což je také podstatné, ze sebe navzájem nevyvoditelné, ačkoliv se vzájemně ovlivňující.

Druhý ze zmíněných aspektů je méně zjevný a projevuje se již během vlastní práce s materiálem, v mnoha případech dokonce ještě před jejím započatím. Interakce představ badatele o tom, čeho chce dosáhnout či co ho zajímá, s charakterem materiálu, který má (či potenciálně má) k dispozici, vede k apriorní selekci metod, exemplářů či studovaných znaků. V paleontologii se jedná například o rozpor mezi vypovídací hodnotou izolovaných kusů vs. početných sérií, nedostatečnou zachovalost exempláře neumožňující jednoznačné rozhodnutí (zda patří mezi ty, které mne zajímají či nikoliv), snaha za každou cenu určit daný nález či např. přeceňování významu nepřítomnosti daného taxonu ve fosilním záznamu. Velmi podobně je na tom však např. i molekulární systematika (např. ignorování skutečnosti, že většinu linií není schopna zahrnout do kladogramu, protože jsou vyhynulé, současně s tvrzením, že množství zahrnutých kladů zpřesňuje jejich vzájemnou pozici). V taxonomické praxi je velmi dobře patrný rozpor v přístupu k izolovaným nálezům a početnějším sériím. Zvolený přístup tak buď izolovaný nález téměř zcela vymaže z analýzy nebo naopak nutí badatele k rozboru individuální variability tam, kde by bylo namíste studovat variabilitu mezipopulační. Stejně významný je fakt, že celá řada studovaných exemplářů nenese druhově specifické znaky. Tyto kusy jsou pak buď přiřazeny k některému taxonu arbitrárně či jsou z analýzy zcela vyloučeny. To, jaký materiál badatel zpracovává a tedy jakým způsobem se na něj může dívat, tak vytváří první redukci, na jejímž základě je vytvořen formalizovaný obraz materiálu, který je pak teprve použit v následujícím kroku, kdy je takto získaný obraz zahrnut do širších taxonomických souvislostí.

Toto vědecké reziduum studovaného jsoucnu je pak dále vědecky využitelné. V procesu bádání následně dochází k aplikaci další uchopovací redukce, která umožňuje získaný obraz interpretovat v rámci zvoleného taxonomického či evolučního schématu. Tato uchopovací redukce většinou vychází z paradigmat platných v té které době či dokonce jen z postojů dominantního názorového proudu v jejich rámci. Protože však vychází z něčeho, co je ve své době považované za samozřejmé (či co za samozřejmé považuje daný autor), bývá jí věnována malá pozornost a velmi často je zpětně rekonstruovatelná jen obtížně. Aplikace této

redukce vede k, pokud možno bezproblémovému, začlenění získaného obrazu do kontextu dalších poznatků. Výsledkem je pak např. evoluční schéma dané skupiny nebo popis nového druhu. Na výše uvedeném přehledu historickém přehledu (kapitola 4.) je dobře patrné, jak teoretická schémata ovlivňovala definování taxonomicky významných znaků či jejich interpretaci. Vzniklé fylogramy a taxonomické koncepty jsou tak vždy ovlivněny aplikací (přínejmenším) těchto dvou redukcí, které jsou sice nezbytné, aby bylo možné daný objekt vědecky studovat, zároveň však nezbytně přináší zkreslení, které je nedílnou součástí těchto modelů.

Pokud je výše popsaný proces správný, vyvstává však problém vztahu „primárních dat“ (tedy dat po první a druhé redukci) a obecných evolučních či taxonomických konceptů. Tyto teoretické koncepty zakládají svou autoritu právě na tom, že dobře vysvětlují rozpoznané vzorce variability či umožňují jejich konzistentní a poměrně snadnou interpretaci. Nicméně bylo ukázáno, že máme-li shodu dat s daným teoretickým konceptem poměřit, je nutné na ně nejprve aplikovat uchopovací redukci, která z tohoto konceptu vychází (popřípadě může vycházet z konceptu konkurenčního) a v zásadě je tak již předem rozhodnuto, jaký bude výsledek. Ačkoliv obě redukce jsou nezbytnou součástí procesu vědeckého poznávání, jejich konkrétní charakter a důsledek jejich aplikace, tedy to, co se bude badateli jevit jako vědecky uchopitelné, se bude lišit (v různé míře) v závislosti na subjektivních parametrech každého badatele. Tato skutečnost velmi zdůrazňuje význam původního materiálu (před první redukcí) a nutnost se k němu neustále vracet, jakožto k jedinému dokladu evoluce, který (na rozdíl od pozdějších teoretických konstruktů) umožňuje tuto evoluci vždy nově nahlížet.

## 8. Použitá literatura

- ABEL, O. et KYRLE, G. (eds.) (1931): Die Drachenhöhle bei Mixnitz.- Speläologische Monographien, 9: 1-953 pp. (Textband) + 200 Tab. (Tafelband). Wien.
- ALLEN, J. A. (1902): A new bear from the Alaska Peninsula.- Bull. Am. Mus. Nat. Hist., 16: 141-143.
- ALLENDORF, F.W., CHRISTIANSEN, F. B., DOBSON, T., EANES, W. F. et FRYDENBERG, O. (1979): Electrophoretic variation in large mammals - I. The polar bear, *Thalarctos maritimus*.- Hereditas, 91: 19-22.
- ALTOBELLO, G. (1921): Fauna dell' Abruzzo e del Molise : Vertebrati : Mammiferi.- 61 pp. Tip. Colitti. Campobasso.
- ALTUNA, J. (1984): The Prehistory of Ekain Cave.- Current Anthropology, 25(4): 529-530.
- AMBROS, D., HILPERT, B. et KAULICH, B. (2005): Windloch bei Sackdilling. Location, history of research, geology, paleontology and archaeology.- Abhandlung, Naturhistorische Gesellschaft Nürnberg, 45: 365-382.
- ANDERSON, R. M. (1945): Summary of Canadian Black Bears with Description of Two New Northwestern Species.- Annual Report of the Provancher Society of Natural History of Canada, 1944: 17-52.
- ANDREWS, C.W. (1922): Note on a bear (*Ursus savini*, n. sp.).- Ann. Mag. Nat. Hist., (9), 9: 204-207.
- ARGANT, A. (1991): Carnivores Quaternaires de Bourgogne.- Docum. Lab. Géol. Lyon, 115: 1-301.
- ARGANT, A. (2009): Biochronologie et grands mammifères au pleistocène moyen et supérieur en Europe Occidentale: l'apport des canidés, des ursidés et des carnivores en général.- Quaternaire, 20: 467-480.
- ARGANT, A. et ARGANT, J. (2002): Die Bären von Château (Burgund, Frankreich).- Abhandlungen zur Karst- und Höhlenkunde, 34: 57-63.
- ATHEN, K. (2007): Biometrische Untersuchungen des Stylopodiums, Zygopodiums und Metapodiums pleistozäner Ursiden im Hinblick auf die Evolution des Höhlenbären und die Klassifizierung des Fundmaterials Einhornhöhle/Harz.- 79 pp. Dissertation.
- AUDUBON, J. J., BACHMAN, J. (1854): The viviparous quadrupeds of North America, Vol. 3.- 248 pp. V. G. Audubon. New York.
- BAILEY, V. (1936): The Mammals and Life Zones of Oregon.- North American Fauna, 55: 1-416.
- BARNES, I., MATHEUS, P., SHAPIRO, B., JENSEN, D. et COOPER, A. (2002): Dynamics of Pleistocene Population Extinctions in Beringian Brown Bears.- Science, 295: 2267-2270.
- BARYSHNIKOV, G. F. (1987): Peščernyj medved' v paleolite Kryma.- Trudy ZIN AN SSSR, 168: 38-65.
- BARYSHNIKOV, G. (1998): Cave bear from the Paleolithic of the Greater Caucasus.- Illinois State Museum Scientific Papers, 27: 69-118.
- BARYSHNIKOV, G. F. (2002) [2001]: The Pleistocene black bear (*Ursus thibetanus*) from the Urals (Russia).- Lynx (n. s.), 32: 33-43.
- BARYSHNIKOV, G. (2006): Morphometrical variability of cheek teeth in cave bears.- Scientific Annals, School of Geology Aristotle University of Thessaloniki, 98: 81-102.
- BARYSHNIKOV, G. F. (2007): Fauna of Russia and neighbouring countries. Mammals. Ursidae.- 541 pp. Nauka. Saint Petersburg.
- BARYSHNIKOV, G. F. et BATYROV, B. Ch. (1994): Sredneplejstocenovye chiščnye mlekopitajuščie (Carnivora, Mammalia) Srednej Azii.- Trudy ZIN, 256: 3-43.
- BARYSHNIKOV, G. (2010): Middle Pleistocene *Ursus thibetanus* (Mammalia, Carnivora) from Kudaro caves in the Caucasus.- Proceeding of the Zoological institute RAS, 314: 67-79.
- BARYSHNIKOV, G. et FORONOVA, I. (2001): Pleistocene small cave bear (*Ursus rossicus*) from the South Siberia, Russia.- Cadernos Laboratorio Xeolóxico de Laxe, 26: 373-398.
- BARYSHNIKOV, G. et KALMYKOV, N. (2005): Middle Pleistocene Cave Bear (*Ursus deningeri* VON REICHENAU) from Transbaikalia (Russia).- Mitt. Komm. Quartärforsch. Österr. Akad. Wiss., 14: 13-16.

- BARYSHNIKOV, G. F., MANO, T., MASUDA, R. (2004): Taxonomic differentiation of *Ursus arctos* (Carnivora, Ursidae) from south Okhotsk Sea islands on the basis of morphometrical analysis of skull and teeth.- *Russin J. Theriol.*, 3(2): 77-88.
- BARYSHNIKOV, G. F. et PUZACHENKOB, A. Y. (2011): Craniometrical variability in the cave bears (Carnivora, Ursidae): Multivariate comparative analysis.- *Quaternary International*, 245: 350-368.
- BILLBERG, G. J. (1827): Synopsis Faunae Scandinaviae. Pt. 1. Mammalia.- 55 pp. Holmiae.
- BJORK, P. R. (1970): The Carnivora of the Hagerman local fauna (Late Pliocene) of southwestern Idaho.- *Transaction of the American Philosophical Societa*, 60: 1-54.
- BIRULA, A. A. (1932): K voprosu o geografičeskich formach belogo medvedja (*Thalassarctos maritimus* Phipps).- *Trudy ZIAN*, 1: 99-134.
- BLAINVILLE, H. DE (1817): Sur le Paresseux à cinq doigts (*Bradypus ursinus* de Shaw).- *Bulletin des Sciences par la Société Philomatique de Paris*, 1817: 74-76.
- BLAINVILLE, M. H. M. DE (1841): Ostéographie ou description iconographique comparée du squelette et du système dentaire des cinq classes d'animaux vertébrés récents et fossiles pour servir de base a la zoologie et a la géologie. Mammifères. Carnassiers.- 94 pp. Arthus Bertrand. Paris.
- BLYTH, E. (1854): Report of Zoological Curator for September Meeting.- *Journal of the Asiatic Society of Bengal*, 22(6): 589-595.
- BOBRINSKIJ, N. A., KUZNECOV, B. A., KUZYAKIN, A. P. (1944): Opredelitel' mlekopitajuščich SSSR.- 440 pp. Sovetskaja nauka. Moskva.
- BOCK, H. (1913): Eine frühneolotische Höhlrsiedlung bei Peggau in Steirmark.- *Mitteilungen für Höhlenkunde*, 6(14): 20-24.
- BOCXLAER, B. VAN, DAMME, D. VAN. et FEIBEL, C. S. (2008): Gradual versus punctuated equilibrium evolution in the Turkana Basin molluscs: evolutionary events or biological invasions?.- *Evolution*, 62: 511-520.
- BOITANI, L., LOVARI, S., VIGNA TAGLIANTI, A. (2003): Fauna d'Italia. Mammalia III: Carnivora - Artiodactyla.- 434 pp. Calderini. Bologna.
- BOLKAY, S. J. (1925): Preliminary Notes on a new Mole (*Talpa hercegovinensis* n. sp.) from Central Hercegovina and Diagnoses of some new Mammals from Bosnia and Hercegovina.- *Novitates Musei Sarajevoensis*, 1: 1-18.
- BON, C., BERTHONAUD, V., FOSSE, P., GÉLY, B., MAKSUD, F., VITALIS, R., PHILIPPE, M., VAN DER PLICHT, J. et ELALOUF, J.-M. (2011): Low regional diversity of late cave bears mitochondrial DNA at the time of Chauvet Aurignacian paintingsq.- *Journal of Archaeological Science*, 38: 1886-1895.
- BON, C., CAUDY, N., DE DIEULEVEULT, M., FOSSE, P., PHILIPPE, M., MAKSUD, F., BERAUD-COLOMB, E., BOUZAI, E., KEFI, R., LAUGIER, C., ROUSSEAU, B., CASANE, D., VAN DER PLICHT, J. et ELALOUF, J.M. (2008): Deciphering the complete mitochondrial genome and phylogeny of the extinct cave bear in the Paleolithic painted cave of Chauvet.- *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*. 105: 17447-17452.
- BONIFAY, M. F. (1962): Sur la valeur spécifique de l'*Ursus prearctos* Boule de la grotte du Prince (Ligurie itallienne).- *Bull. Musée Anthropol. Préhist. Monaco*, 9: 95-75.
- BONIFAY, M.-F. (1971): Carnivores quaternaires du sud- et de la France.- *Mém Muséum National Hist. Nat.*, sér. C, 21(2): 43-377.
- BORKHAUSEN, M. B. (1797): Deutsche Fauna : oder, kurzgefasste Naturgeschichte der Thiere Deutschlands. Thl.1 Säugethiere und Vögel.- 620 pp. Varrentrapp und Wenner. Frankfurt am Mayn.
- BOTEZAT, E. (1942): Ursul carpatin: o problemă vânătoarească și științifică.- *Carpații*, 1942(1): 3-6.
- BOURGUIGNAT, M. (1867): Note sur un *Ursus* nouveau découvert dans la grande caverne du Thaya (province de Constantine).- *Annales des Sciences Naturelles, Série V, Zoologie et Paléontologie*, 8: 41-51.
- BOULE, M. (1919): Les Grottes de Grimaldi. Géologie et Paléontologie, Tome I, Fascicule IV.- p. 237-357. Imprimerie de Monaco. Monaco.

- BOURGUIGNAT, M. (1868): Notice prodromique sur quelques Ursidés fossiles d'Algérie.- 7 pp. Impr. Veuve Bouchard-Huzard. Paris.
- BRADLEY, J. C. (1957-1958): Professor J.C. Bradley's draft of the English text of *Règles*, and associated documents including the French equivalent text.- Bulletin of Zoological Nomenclature, 14: 1-685.
- BRISSON, A. D. (1762): Regnum animale in classes IX. distributum, sive, Synopsis methodica.- 294 pp. Lugduni Batavorum.
- BROWN, B. (1908): The Conard Fissurem, a Pleistocene Bone Deposit in Northern Arkansas: With Description of Two New Genera and Twenty New Species of Mammals.- Memoirs of the American Museum of Natural History, 9(4): 157-208
- BROWN, W. L. jr. (1987): Punctuated equilibrium excused: the original examples fail to support it.- Biological Journal of the Linnean Society, 31: 383-404.
- BUFFON, G. L. L. DE (1769): Histoire Naturelle. Vol. 8. 2. vyd.- 388 pp. L'imprimerie royale. Paris.
- BUFFON, G. L. L. DE (1781): Natural history, general and particular. Vol. 8.- 352 pp. Printed for W. Strahan and T. Cadell, in the Strand. London.
- BUCHAR, J. (1983): Zoogeografie.- 199 pp. Státní pedagogické nakladatelství. Praha.
- BUSK, G. (1867): On Certain Points in the Dentition of Fossil Bears, and on the Relation of *U. priscus* to *U. ferox*, (abstract).- Quat. Journ. Geol. Soc., 23: 342.
- BUTLER, R. F. et OPDYKE, N. D. (1998): Everett Lindsay: pioneer of magnetostratigraphy applied to vertebrate paleontology.- National Science Museum monographs (Tokyo), 14: 13-16.
- CALLIGARIS, R., RABEDER, G. et SALCHER, T. (2005): Neue paläontologische Grabungen in der Grotta Pocala bei Triest.- Abhandlung, Naturhistorische Gesellschaft Nürnberg, 45: 49-56.
- CALVIGNAC, S., HUGHES, S. et HÄNNI, C. (2009): Genetic diversity of endangered brown bear (*Ursus arctos*) populations at the crossroads of Europe, Asia and Africa.- Diversity and Distributions, 2009: 1-9.
- CALVIGNAC, S., HUGHES, S., TOUGARD, C., MICHAUX, J., THEVENOT, M., PHILIPPE, M., HAMDINE W et HÄNNI, C. (2008): Ancient DNA evidence for the loss of a highly divergent brown bear clade during historical times.- Molecular Ecology, 17: 1962-1970.
- CAUTLEY, P. T., FALCONER, H. (1836): Note on the *Ursus sivalensis*, a new fossil species from the Sivalik Hills.- Asiatick Researches, 19: 193-200.
- CLOT, A. (1980) - La grotte de la Carrière (Gerde, Hautes-Pyrenées). Stratigraphie et Paléontologie des Carnivores.- 239 pp. Thèse, Univ. Toulouse.
- CONTRERAS, G. P. et EVANS, K. E. (eds.) (1986): Proceedings-Grizzly Bear Habitat Symposium-Missoula, Montana, April 30-May 2 1985.- 252pp Intermountain Research Station. Ogden.
- COPE, E. D. (1879): The Cave Bear of California.- Amer. Naturalist, 5(13): 791.
- CORDY, J.-M. (1972): Étude de la variabilité des crânes d'ours des cavernes de la collection Schmerling.- Annales de paléontologie (Vertébrés), 58, 2:151-207.
- COUES, E., ALLEN, J. A., RIDGWAY, R., BREWSTER, W. et HENSHAW, H. W. (1886): The code of nomenclature and check-list of North American birds adopted by the American Ornithologists' Union.- 392 pp. American Ornithologists' Union. New York.
- COUTURIER, M. A. J. (1954): L'ours brun.- 908 pp. Grenoble.
- CRÉGUT-BONNOURE, E. (1996): A review of small Middle Pleistocene bears from France.- Acta zool. cracov., 39: 89-101.
- CRÉGUT-BONNOURE, E. (1997): The Saalian *Ursus thibetanus* from France and Italy.- Geobios, 30: 285-294.
- CRONIN, M. A., AMSTRUP, S. C., GARNER, G. W. et VYSE, E. R. (1991): Interspecific and intraspecific mitochondrial DNA variation in North America Bears (*Ursus*).- Canadian Journal of Zoology, 69: 2985-2992.
- CROIZET, A., JOBERT A. (1828): Recherches sur les ossemens fossiles du département du Puy-de-Dôme.- 224 pp. Chez les princip. library. Paris.

- CUVIER, G. (1806): Sur les ossements du genre de l'ours, Qui se trouvent en grande quantité dans certaines cavernes d'Allemagne et de Hongrie.- Annales du Muséum d'Histoire Naturelle, 7: 301-372.
- CUVIER, G. (1823): Recherches sur les ossements fossiles. T. 4. Nouv. ed.- 514 pp. Paris.
- DALL, W. H. (1895): The St. Elias Bear.- Science, n. s., 2(30): 87.
- DALQUEST, W. W. (1948): Mammals of Washington.- University of Kansas Publications, Museum of Natural History, 2: 1-144.
- DAVID, A. (1869): Voyage en China.- Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire Naturelle, 5: 3-13.
- DAVISON, J., HO, S. Y. W., BRAY, S. C., KORSTEN, M., TAMMELEHT, E., HINDRIKSON, M., ØSTBYE, K., ØSTBYE, E., LAURITZEN, S.-E., AUSTIN, J., COOPER, A., SAARMA, U. (2011): Late-Quaternary biogeographic scenarios for the brown bear (*Ursus arctos*), a wild mammal model species.- Quaternary Science Reviews, 30: 418-430.
- DEHM, R. (1943): Ein besonders kleiner Bär (*Ursus schertzi* n. sp.) aus dem Löß von Achenheim bei Straßburg im Elsaß.- N. Jb. Miner. usw. B, Mh., 1943: 137-153.
- DEHM, R. (1962): Eine weitere altpleistozäne Spaltenfüllung bei Eichstätt in Bayern.- Mitt. Bayer. Staatssaml. Paläont. hist. Geol., 2: 63-64.
- DENNY, H. (1864): Observations on the distribution of the extinct bears of Britain, with especial reference to a supposed new species of fossil bear from Ireland.- Proceedings of the Yorkshire Geological and Polytechnic Society, 4: 338-358.
- DEPÉRET, C. (1890): Animaux Pliocènes du Roussillon.- Mémoires de la Société Géologique de France, Paléontologie, 1: 1-88.
- DEPÉRET, C. (1892): Animaux Pliocènes du Roussillon (Suite).- Mémoires de la Société Géologique de France, Paléontologie, 3: 117-136.
- DEPÉRET, C. (1909): The transformation of the animal world.- 360 pp. Kegan Paul, Trench, Trübner & Co. London.
- DERANIYAGALA, P. E. P. (1949): Some Vertebrate Animals of Ceylon.- The National Museum of Ceylon Pictorial Series, 1: 1-120.
- DESMAREST, M. A. G. (1820): Mammalogie ou description des espèces de mammifères. Première partie, contenant les ordres des bimanés, des quadrumanes et des carnassiers.- viii + 276 pp. Mme Veuve Agasse, Imprimeur-Libraire. Paris
- DEVÈZE DE CHABRIOL, J. S. et BOUILLET, J. B. (1827): Essai géologique et minéralogique sur les environs d'Issoire, département du Puy-de-Dôme, et principalement sur la montagne de Boulade, avec la description et les figures lithographiées des ossements fossiles qui y ont été recueillis.- 104 pp. Imprimerie de Thibaud-Landriot, imprimeur typographe et lithographe. Clermont-Ferrand.
- DOUTT, J. K. (1955): Terminology of Microgeographic Races in Mammals.- Systematic Zoology, 4: 179-185.
- EDWARDS, C. J., SUCHARD, M. A., LEMEY, P., WELCH, J. J., BARNES, I., FULTON, T. L., BARNETT, R., O'CONNELL, T. C., COXON, P., MONAGHAN, N., VALDIOSERA, C. E., LORENZEN, E. D., WILLERSLEV, E., BARYSHNIKOV, G. F., RAMBAUT, A., THOMAS, M. G., BRADLEY, D. G. et SHAPIRO, B. (2011): Ancient hybridization and an Irish origin for the modern polar bear matriline.- Curr. Biol., 21:1251-1258.
- EHRENBERG, K. (1927): Über Epiphysenbildungen auf den Hinterhauptcondylen fossiler und rezenter Bären.- Palaeontologia Hungarica, 2: 131-152.
- EHRENBERG, K. (1928a): Betrachtungen über den Wert variationsstatistischer Untersuchungen in der Paläozoologie nebst einigen Bemerkungen über eiszeitliche Bären.- Pal. Zeit. 10: 235-257.
- EHRENBERG, K. (1928b): *Ursus deningeri* v. Reich. und *Ursus spelaeus* Rosenm.- Anz. d. Österr. Akad. d. Wiss., Math.-nat. Kl., 10: 96-98.
- EHRENBERG, K. (1928c): Über Art-Wandlung und Art-Benennung.- Biologia Generalis, 4: 695-712.
- EHRENBERG, K. (1929a): Die Ergebnisse der Ausgrabung in der Schreiberwandhöhle am Dachstein.- Palaeont. Zeitsch., 9: 261-268.



- EHRENBERG, K. (1929b): Gedanken zur Stammesentwicklung der Bären in Plistozän.- *Paläont. Z.*, 11: 68-76.
- EHRENBERG, K. (1935): Die Plistozänen Baeren Belgiens. I Teil: Die Baeren von Hastière.- *Mémoires du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique*, 64:1-156.
- EHRENBERG, K. (1942): Berichte über Ausgrabungen in der Salzofenhöhle im Toten Gebirge- II. Untersuchungen über umfassendere Skelettfunde als Beitrag zur Frage der Form- und Gröseverschiedenheiten zwischen Braunbären und Höhlenbären.- *Palaeontologica*, 7: 531-666.
- EHRENBERG, K. (1950): Funde kleinwüchsiger Bären und andere Knochenfunde aus Höhlen in der Umgebung von Bad Aussee.- *Anzeiger der math.-naturw. Klasse der Österreichischen Akademie der Wissenschaften*, 1950(7): 1-9.
- EHRENBERG, K. (1955): Über Höhlenbären und Bärenhöhlen.- *Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien*, 95: 19-41.
- EHRENBERG, K., SICKENBERG, O. (1929): Eine plistozäne Höhlenfauna aus der Hochgebirgsregion der Ostalpen.- *Palaeobiologica* 2: 303-364.
- ELDRIDGE, N. *et* GOULD, S. J. (1972): Punctuated Equilibria: an alternative to phyletic gradualism.- in SCHOPF, T. J. M. (ed): *Models in paleobiology*, p. 82-115. Freeman, Cooper & Co. San Francisco.
- ELLERMAN, J. R., MORRISON-SCOTT, T. C. S. (1951): Checklist of Palearctic and Indian Mammals 1758 to 1946.- 810 pp. The British Museum. London.
- ELLIOT, D. G. (1903): Description of apparently new species of mammals of the genera *Heteromys* and *Ursus* from Mexico and Washington.- *Publications of the Field Columbian Museum of the Natural History, Zoological Series*, 3(13): 233-237.
- ELLIOT, D. G. (1904): Descriptions of twenty-seven apparently new species and subspecies of Mammals.- *Publications of the Field Columbian Museum of the Natural History, Zoological Series*, 3: 233-237.
- ENNOUCHI, E. (1958): (?1958): Les Ursidés marocains.- *Bull. Soc. Sci. Nat. Maroc*, 37(1957):201-224.
- ERDBRINK, D. P. (1953): A Review of Fossil and Recent Bears of the World with remarks on their Phylogeny based upon their Dentition. Vol. 1, 2.- 597 pp. Drukkerij Jan de Lange. Deventer.
- ERXLBEN, J. C. P. (1777): *Systema Regni Animalis per classes, ordines, genera, species, varietates cum synonymia et historia Animalium. Classis I. Mammalia.* - 636 pp. Impensis Weygandianis. Lipsiae.
- EWER, R. F. (1985): *The Carnivores.*- 494 pp. Cornell University Press. Ithaca, London.
- FARBER, P. L. (1976): The Type-Concept in Zoology during the First Half of the Nineteenth Century.- *Journal of the History of Biology*, 9: 93-119.
- FEJFAR, O. (1966): Über zwei neue Säugetiere aus dem Altpleistozän von Böhmen.- *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, 1966(11): 680-691.
- 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., HEINRICH, W.-D. (1990): Muroid rodent biochronology of the Neogene and Quaternary in Europe.- in: LINDSAY, E. H., FAHLBUSCH, V. *et* MEIN, P. (eds.): *European Neogene Mammal Chronology*, p. 91-117. New York, London.
- FEJFAR, O., HEINRICH, W.-D. *et* LINDSAY, E. H. (1998): Updating the Neogene rodent biochronology in Europe.- *Mededelingen Nederlands Instituut voor Toegepaste Geowetenschappen TNO*, 60: 533-554.
- FISCHER, J. B. (1829): *Synopsis Mammalium : Addenda, emendanda et index.*- 757 pp. Sumtibus J. G. Cottae. Stuttgartiae.
- FISCHER, G. (1814): *Zoognosia tabulis synopticis illustrata*, Vol. 3. 3rd ed.- 732 pp. N. S. Vsevolozsky. Mosquae.
- FLÉGR, J. (2006): *Zamrzlá evoluce.*- 326 pp. Academia. Praha.
- FRAAS, E. (1899): Die Sibyllenhöhle auf der Teck bei Kirchheim.- *Zeitschrift der Deutschen geologischen Gesellschaft*, 51(1): 75-88.

- FRAAS, O. (1872): Beiträge zur Culturgeschichte aus schwäbischen Höhlen entnommen.- Archiv für Anthropologie, 5: 173-213.
- FREUDENBERG, W. (1914): Die Säugetiere des älteren Quartärs von Mitteleuropa mit besonderer Berücksichtigung der Fauna von Hundsheim und Deutschaltenburg in Niederösterreich nebst Bemerkungen über verwandte Formen anderer Fundorte.- Geologische und Palaeontologische Abhandlungen, N. F., 12: 455-671.
- FRICK, C. (1921): Extinct Vertebrate Faunas of the Badlands of Bautista Creek and San Timoteo Cañon, Southern California.- University of California Publications in Geology, 12(5): 277-424.
- FRICK, C. (1926): The *Hemicyoninae* and an American Tertiary bear.- Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 56: 1-119.
- GALBREATH, G. J., GROVES, C. P., et WAITS, L. P. (2007): Genetic resolution of composition and phylogenetic placement of the Isabelline Bear.- Ursus, 18(1): 129-131.
- GARCÍA, N. G. (2003): Osos y otros carnívoros de la Sierra de Atapuerca.- 575 pp. Fundación Oso de Asturias. Oviedo.
- GARCÍA, N. et ARSUAGA, J. L. (2001): *Ursus dolinensis*: a new species of Early Pleistocene ursid from Trincheras Dolina, Atapuerca (Spain).- C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la Terre et des planètes, 332: 717-725.
- GARSHELIS, D. et MCLELLAN, B. (2011): Are Bear Subspecies a Thing of the Past?.- International Bear News, 20(2): 9-10.
- GELDER, R. G. VAN (1978): A Review of Canid Classification.- American Museum Novitates, 2646: 1-10.
- GENTRY, A. (2001): The authorship and date of the specific name of *Ursus* or *Thalarctos maritimus*, the polar bear, is Phipps (1774) and not Linnaeus (1758).- Bulletin of Zoological Nomenclature, 58: 310-311.
- GEOFFROY SAINT-HILAIRE, E. et CUVIER, F. (1825): Histoire naturelle des mammifères, avec de figures originales enluminées dessinées d'après des animaux vivants. Livr. 50. Ours des Cordilières du Chili.- P. 1-2 + Pl. 218. Paris.
- GEPTNER, V. G. et NAUMOV, N. P. (1967): Mlekopitajušćie Sovetskogo Sojuza, Tom II.- 1004. Vysšaja škola. Moskva.
- GERVAIS, H. et AMEGHINO, F. (1880): Les Mammifères fossiles de l'Amérique du Sud.- 225 pp. Igon Hnos, F. Salvy. Buenos Aires, Paris.
- GERVAIS, P. (1848-1852): Zoologie et paléontologie Française (animaux vertébrés), ou nouvelles recherches sur les Animaux vivants et fossiles de la France. T. 1.- 271 pp. + 80 pls. Arthus Bertrand. Paris.
- GERVAIS, P. (1855): Histoire naturelle des mammifères. T. 2.- 344 pp. L. Curmer. Paris.
- GIBBARD, P. et COHEN, K. M. (2008): Global chronostratigraphical correlation table for the last 2.7 million years.- Episode, 31: 243-247.
- GIBBARD, P. et HEAD, M. J. (2009a): The Definition of the Quaternary System/Period and the Pleistocene Series/Epoch.- Quaternaire, 20: 125-133.
- GIBBARD, P. et HEAD, M. J. (2009b): IUGS ratification of the Quaternary System/Period and the Pleistocene Series/Epoch with a base at 2.58 MA.- Quaternaire, 20: 411-412.
- GIDLEY, J. W. (1914): Preliminary Report on a Recently Discovered Pleistocene Cave Deposit near Cumberland, Maryland.- Proceedings of the United States National Museum, 46: 93-102.
- GIDLEY, J. W. (1928): A new species of bear from the Pleistocene of Florida.- Journal of the Washington Academy of Science, 18: 430-433.
- GIEBEL, C. G. (1847): Fauna der Vorwelt mit steter Berücksichtigung der lebenden Thiere. Bd. 1. Wirbelthiere. Abt. 1. Säugethiere.- 467 pp. F. A. Brockhaus. Leipzig.
- GMELIN, J. F. (1788): Systema naturae. Tomus I.- 500 pp. Impensis Georg. Emanuel. Beer. Lipsiae.
- GOLDFUSS, A. (1818): Beschreibung eines fossilen Vielfrass-Schädels aus der Gailenreuther Höhle.- Nova Acta Academiae Caesareae Leopoldina-Carolinae Germanicae Naturae Curiosorum, 9: 313-322.
- GOLDFÜSS, G. A. (1809): Vergleichende Naturbeschreibung der Säugethiere.- 314 pp. Kunst- und Buchhandlung. Erlangen.

- GOLDMAN, D., GIRI, P. R. *et* O'BRIEN, S. J. (1989): Molecular genetic-distance estimates among the *Ursidae* as indicated by one- and two-dimensional protein electrophoresis.- *Evolution*, 43(2): 282-295.
- GORJANOVIĆ-KRAMBERGER, D. (1913): Život i kultura diluvijalnoga čovjeka iz Krapine u Hrvatskoj.- *Djela Jugoslavenske akademije znanosti i umjetnosti*, 13: 1-54.
- GOULD, S. J. *et* ELDREDGE, N. (1977): Punctuated Equilibria: The Tempo and Mode of Evolution Reconsidered.- *Paleobiology*, 3(2): 115-151.
- GOULD, S. J. *et* ELDREDGE, N. (1993): Punctuated Equilibrium comes on age.- *Nature*, 366: 223-227.
- GRANDAL-D'ANGLADE, A. *et* LÓPEZ-GONZÁLEZ, F. (2004): A study of the evolution of the Pleistocene cave bear by morphometric analysis of the lower carnassial.- *Oryctos* 5: 83-94.
- GRAY, A. P. (1972): *Mammalian Hybrids. A Check-List with Bibliography.*- 262 pp. Commonwealth Agricultural Bureaux. Slough.
- GRAY, J. E. (1825): On the Genus *Ursus* of Cuvier, with its Divisions into Subgenera.- *Annals of Philosophy*, N.S., 10(1): 59-62.
- GRAY, J. E. (1830): *Spicilegia Zoologica; or original figures and short systematic descriptions of new and unfigured animals. Pt. II.- 9-12.* Treüttel, Würtz and Co. London.
- GRAY, J. E. (1846): *Catalogue of the specimens and drawings of Mammalia and birds of Nepal and Thibet presented by B.H. Hodgson, Esq., to the British Museum.*- 156 pp. The Trustees. London.
- GRAY, J. E. (1864): A Revision of the Genera and Species of *Ursidae* Animals (*Ursidae*), founded on the Collection in the British Museum.- *Proceedings of the General Meeting for Scientific Business of the Zoological Society of London*, 1864: 677-709.
- GRAY, J. E. (1867): Note on *Ursus lasiotus*, a hairy-eared Bear from North China.- *The Annals and Magazine of Natural History, including Zoology, Botany and Geology*, 3rd Series, 20: 301.
- GRAY, J. E. (1869): *Catalogue of Carnivorous, Pachydermatous, and Edentate Mammalia in the British Museum.*- 398 pp. The Trustees. London.
- GREVÉ, C. (1892): Die geographische Verbreitung der Bärenartigen.- *Zoologische Jahrbücher, Abtheilung für Systematik, Geographie und Biologie der Thiere*, 6: 589-616.
- GREVÉ, C. (1894): Die geographische Verbreitung der jetzt lebenden Raubthiere.- *Nova Acta der Ksl. Leop.-Carol. Deutschen Akademie der Naturforscher*, 63(1): 1-280.
- GRIFFITH, E. (1821): *General and particular descriptions of the vertebrated animals, arranged conformably to the modern discoveries and improvements in zoology. Class Quadrimembra, order Carnivora; general and particular descriptions of carnivorous animals.*- 295 pp. Printed for Baldwin, Cradock, and Joy. London.
- GRIFFITH, E. (1827): *The animal kingdom : arranged in conformity with its organization. The class Mammalia arranged by the Baron Cuvier, with specific descriptions. Vol.2.*- 516 pp. Whittaker and Co. London.
- GROMOVA, I. M. *et* BARANOVOJ, G. I. (1981): *Katalog Mlekopitajuščich SSSR.*- 456 str. Nauka, Leningrad.
- GROVES, C. (2011): The taxonomy and phylogeny of *Ailurus*.- in: GLATSON, A. R. (ed.): *Red panda: biology and conservation of the first panda*, p. 101-124. Academic Press. San Diego.
- GUNTHER, R. T. (1923): *Ursus anglicus*, a new Species of British Bear.- *The Annals and Magazine of Natural History*, Ser. 9, 11: 490-496.
- HAGMEIER, E. M. (1958): Inapplicability of the Subspecies Concept to North American Marten.- *Systematic Zoology*, 7: 1-7.
- HAILER F., KUTSCHERA V. E., HALLSTRÖM B. M., KLASSERT D., FAIN S. R., LEONARD J. A., ARNASON U. *et* JANKE A. (2012): Nuclear Genomic Sequences Reveal that Polar Bears Are an Old and Distinct Bear Lineage.- *Science*, 336: 344-347.
- HALL, E. R. (1928): A new race of black bear from Vancouver Island, British Columbia, with remarks on other northwest coast forms of *Euarctos*.- *University of California Publications in Zoology*, 30, 10: 231-242.
- HALL, E. R. (1981): *The mammals of North America. Vol. 1, 2.*- 1181 pp. Chichester: Wiley. New York.

- HALL, E. R. (1984): Geographic variation among brown and grizzly bears (*Ursus arctos*) in North America.- Special Publication of the Museum of Natural History, University of Kansas, 13: 1-16.
- HALL, E. R. et KELSON, K. R. (1959): The Mammals of North America. Vol. 1, 2.- 1083 pp. The Ronald Press Company, New York.
- HÄNNI, C., LAUDE, V., STEHELIN, D. et TABERLET, P. (1994): Tracking the origins of the cave bear (*Ursus spelaeus*) by mitochondrial DNA sequencing.- Proc. Natl. Acad. Sci. USA., 91: 12336-12340.
- HELLER, F. (1939): Die Bärenzähne aus den Ablagerungen der ehemaligen Neckarschlinge bei Eberbach im Odenwald.- Sitzungsberichte der Heidelberger Akademie der Wissenschaften, Mathem.-naturwiss. Klasse, Jahrgang 1938, 7. Abhandlungen, 1-57.
- HELLER, F. (1956): Ein kleiner Bär (*Ursus sackdillingensis* n. sp.) in der cromerischen Fauna der Sackdillinger-Höhle (Oberpfalz).- Neu. Jb. Geol. Paläont., Mh., 12: 520-530.
- HELLER, F. (1975): Ein neuer Vertreter des *Ursus deningeri*-Formkreises aus der altquartären Wirbeltierfauna von Erpfingen (Schwäbische Alb).- Mitt. Geol.-Paläont. Inst. Univ. Hamburg, 44: 111-122.
- HENDEY, Q. B. (1972): A pliocene ursid from South Africa.- Ann. South Afric. Mus. 59:115-132.
- HENDEY, Q. B. (1980): *Agriotherium* (Mammalia, Ursidae) from Langebaanweg, South Africa, and relationships of the genus.- Annals of the South African Museum, 81(1): 1-109.
- HENNIG, W. (1950): Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik.- 370 pp. Deutsche Zentralverlag. Berlin.
- HENNIG, W. (1966): Phylogenetic Systematics.- 263 pp. University of Illinois Press. Urbana.
- HEUDE, P.-M. (1898): Note sur l'ours et ses parents.- Mémoires concernant l'histoire naturelle de l'empire Chionois, 4: 14-24.
- HEUDE, P.-M. (1901): Notes sur quelques ursidés peu ou point connus.- Mémoires concernant l'histoire naturelle de l'empire Chionois, 5: 1-2.
- HOFFMANN, O. et BRAUNITZER, G. (1987): The Primary Structure of the Hemoglobin of Spectacled Bear (*Tremarctos ornatus*, Carnivora).- Biological Chemistry Hoppe-Seyler, 368(8): 949-954.
- HOFFMANN, O., BRAUNITZER, G. et GOLTENBOTH, R. (1987): The primary structure of the hemoglobin of malayan bear (*Helarctos malayanus*, Carnivora) and structural comparison to the other hemoglobin sequences.- Biological Chemistry Hoppe-Seyler, 368(5): 507 - 511.
- HOFREITER, M. (2008): Palaeogenomics.- C. R. Palevol., 7: 113-124.
- HOCHSTETTER, F. v. (1882): Die Kreuzberghöhle bei Laas in Krain.- Denkschriften der Mathematische-naturwissenschaftliche Klasse der Akademie der Wissenschaften, 43: 293-310.
- HONACKI, J. H., KINMAN, K. E. et KOEPL, J. W. (1982): Mammal species of the World : a taxonomic and geographic reference.- 694 pp. Allen Press : Association of Systematics Collections. Lawrence.
- HOLST, N. O. (1902): Några subfossila Björnfynd.- Sveriges Geologiska Undersökning, Ser. C, No. 189: 1-38.
- HORÁČEK, I. (2008): Jak se zvířátka rizkmořila a co z toho pošlo. in: POKORNÝ, P. et BARTA, M. (eds.): Něco překrásného se končí. Kolapsy v přírodě a společnosti, p. 63-76. Dokořán. Praha.
- HORÁČEK, I. et LOŽEK, V. (1988): Palaeozoology and the Mid-European Quaternary past: scope of the approach and selected results.- Rozpravy ČS AV, mat. a přírod. řada, 98: 1-102.
- HORNADAY, W. T. (1905): A mew white bear, from British Columbia.- Annual Report of the New York Zoological Society, 9: 80-86.
- HORNADAY, W. T. (1911): The spectacled bear.- Zoological Society Bulletin (New York Zoological Society), nr. 45: 747-748.
- HORSFIELD, T. (1825): Description of the *Helarctos euryspilus*; exhibiting in the Bear from the Island of Borneo, the type of a Subgenus of *Ursus*.- The Zoological J., II(VI): 221-234.
- HORSFIELD, T. (1827): Notice of a Species of *Ursus* from Nepal.- Transaction of the Linnean Society of London, 15: 332-334.

- HOWARD, D. J. *et* BERLOCHER, S. H. (eds.) (1998): Endless forms. Species and Speciation.- 470 pp. Oxford University Press. New York, Oxford.
- CHESTIN, I. E. *et* MIKESHINA, N. G. (1998): Variation in skull morphology of brown bears (*Ursus arctos*) from Caucasus.- *Journal of Mammalogy*, 79: 118-130.
- ICZN [INTERNATIONAL COMMISSION ON ZOOLOGICAL NOMENCLATURE] (1905): Règles internationales de la nomenclature zoologique.- 57 pp. Rudeval. Paris.
- ICZN [INTERNATIONAL COMMISSION ON ZOOLOGICAL NOMENCLATURE] (1961): International code of zoological nomenclature. 176 pp. International Trust for Zoological Nomenclature. London.
- ICZN [INTERNATIONAL COMMISSION ON ZOOLOGICAL NOMENCLATURE] (1999): International code of zoological nomenclature.- xxix + 306 pp. International Trust for Zoological Nomenclature. London.
- ILLIGER, C. (1811): Prodrum systematis mammalium et avium additis terminis zoographicis utriusque classis, eorumque versione Germanica.- 301 pp. Sumptibus C. Salfeld. Berolini.
- ISSEL, A. (1885): Caverne ossifere del Loanese e del Finalese.- *Bullettino di Paleontologia Italiana*, 11: 97-113, 146-157, 157-160.
- JÁNOSSY, D. (1963): Die altpleistozäne Wirbeltierfauna von Kövesvárad bei Répáshuta (Bükk-Gebirge).- *Annales Historiconaturales Musei nationalis Hungarici, pars Mineralogica et Palaeontologica*, 55: 109-141.
- JIN, C. *et* LIU, J. (2009):- Paleolithic Site – The Renzidong Cave, Fanchang, Anhui Province.- 439 pp. Science Press. Beijing,
- KERR, R. (1792): The animal kingdom, or zoological system of the celebrated Sir Charles Linnæus. Class I, Mammalia.- 644 pp. J.Murray & R. Faulder. London.
- KITCHENER, A. C. (2010): Taxonomic issues in bears: impacts on conservation in zoos and the wild, and gaps in current knowledge.- *Int. Zoo Yb.*, 44: 33-46.
- KNAPP, M., ROHLAND, N., WEINSTOCK, J., BARYSHNIKOV, G., SHER, A., NAGEL, D., RABEDER, G., PINHASI, R., SCHMIDT, H. A. *et* HOFREITER, M. (2009): First DNA sequences from Asian cave bear fossils reveal deep divergences and complex phylogeographic patterns.- *Molecular Ecology*, 8(6):1225-1238.
- KNOTTNERUS-MEYER, T. (1908): Über den Eisbären und seine geographischen Formen.- *Sitzungs-Berichte der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin*, 1908(7): 170-186.
- KOBY, F.-Ed. (1952): Un nouveau gisement a *Ursus deningeri* von Reich.- *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 44(2): 398-403.
- KOHN, M., KNAUER, F., STOFFELLA, A., SCHRÖDER, W. *et* PÄÄBO, S. (1995): Conservation genetics of the European brown bear - a study using excremental PCR of nuclear and mitochondrial sequences.- *Molecular Ecology*, 4(1): 95-103.
- KOENIGSWALD, W. VON, HEINRICH, W.-D. (1999): Mittelpleistozäne Säugetierfaunen aus Mitteleuropa - der Versuch einer biostratigraphischen Zuordnung.- *Kaupia, Darmstädter Beiträge zur Naturgeschichte*, 9: 53-112.
- KORMOS, T. (1934): *Manis hungarica* n. sp., das erste Schuppentier aus dem europäischen Oberpliozän.- *Folia Zoologica et Hydrobiologica*, 6: 87-94.
- KORMOS, T. (1937): Zur Geschichte und Geologie der oberpliozänen Knochenbreccien des Villányer Gebirges.- *Mathematischer und Naturwissenschaftlicher Anzeiger*, 56: 1063-1100.
- KORSTEN, M., HO, S. Y. W., DAVISON, J., PÄHN, B., VULLA, E., ROHT, M., TUMANOV, I. L., KOJOLA, I., ANDERSONE-LILLEY, Z., OZOLINS, J., PILOT, M., MERTZANIS, Y., GIANNAKOPOULOS, A., VOROBIEV, A. A., MARKOV, N. I., SAVELJEV, A. P., LYAPUNOVA, E. A., ABRAMOV, A. V., MÄNNIL, P., VALDMANN, H., PAZETNOV, S. V., PAZETNOV, V. S., RÖKOV, A. M., SAARMA, U. (2009): Sudden expansion of a single brown bear maternal lineage across northern continental Eurasia after the last ice age: a general demographic model for mammals?.- *Molecular Ecology*, 18(9): 1963-1979.
- KRAUSE, J., UNGER, T., NOÇON, A., MALASPINAS, A.-S., KOLOKOTRONIS, S.-O., STILLER, M., SOIBELZON, L., SPRIGGS, H., DEAR, P. H., W BRIGGS, A., BRAY, S. C. E., O'BRIEN, S. J., RABEDER, G., MATHEUS, P.,

- COOPER, A., SLATKIN, M., PÄÄBO, A. *et* HOFREITER, M. (2008): Mitochondrial genomes reveal an explosive radiation of extinct and extant bears near the Miocene-Pliocene boundary.- *BMC Evolutionary Biology*, 8: 220.
- KRETZOI, M. (1938): Die Raubtiere von Gombaszög nebst einer Übersicht der Gesamtfaua.- *Ann. Mus. Nat. Hung.*, Pars Min. Geol. et Paleont., 31: 88-157.
- KRETZOI, M. (1941): Weitere Beiträge zur Kenntnis der Fauna von Gombaszög.- *Ann. Mus. Nat. Hung.*, pars Min. Geol. et Paleon., 34: 105-139.
- KRETZOI, M. (1954): Bericht über die calabrische (villafranchische) Fauna von Kislang, Kom. Fejér.- *Fejér. Állami Földtani Intézet Évijjelentése az 1953, (1): 213-265.*
- KRETZOI, M. (1956): Die altpleistozänen Wirbeltierfaunen des Villányer Gebirges.- *Geologica Hungarica, series Palaeontologica*, 27:1-264
- KRETZOI, M. (1965): Die Nager und Lagomorphen von Voigtstedt in Thüringen und ihre chronologische Aussage.- *Paläontologische Abhandlungen, Abt. A*, 2: 586- 660.
- KUKLA, J. (1975): Loess stratigraphy in Europe.- in: BUTZER, K. W. *et* ISAAC, G. L. (eds.): *After the Australopithecines*, p. 99-188. Mouton. The Hague.
- KURTÉN, B. (1953): On the variation and population dynamics of fossil and recent mammal populations.- *Acta Zoologica Fennica*, 76: 1-122.
- KURTÉN, B. (1955a): Sex dimorphism and size trends in the Cave Bear, *Ursus spelaeus* Rosenmüller and Heinroth.- *Acta Zoologica Fennica*, 90: 1-48.
- KURTÉN, B. (1955b): Contribution to the history of a mutation during 1,000,000 years.- *Evolution*. 9: 107-118.
- KURTÉN, B. (1957): A case of Darwinian selection in bears. *Evolution* 11: 412-416.
- KURTÉN, B. (1958a): The bears and Hyenas of the Interglacials.- *Quaternaria*, 4: 69-81.
- KURTÉN, B. (1958b): Life and death of the Pleistocene Cave Bear.- *Acta zoologica fennica*, 95: 1-59.
- KURTÉN, B. (1959): On the Bears of the Holsteinian Interglacial.- *Stockh. Contrib. Geol.*, 2: 73-102.
- KURTÉN, B. (1964): The evolution of the Polar Bear, *Ursus maritimus* Phipps.- *Acta zoologica fennica*, 108: 1-30.
- KURTÉN, B. (1969): Die Carnivoren-Reste aus dem Kiesen von Süßenborn bei Weimar.- *Pal. Abh.*, Abt. A, 3: 735-756.
- KURTÉN, B. (1973): Transberingian Relationships of *Ursus arctos* Linné (Brown and Grizzly Bears).- *Commentationes biologicae*, 65: 1-10.
- KURTÉN, B. (1968): *Pleistocene Mammals of Europe*.- 317 pp. Chicago, Aldine.
- KURTÉN, B. (1976): *The Cave Bear Story. Life and Death of a Vanished Animal*.- 163 pp. Columbia University Press. New York.
- KURTÉN, B. *et* ANDERSON, E. (1980): *Pleistocene Mammals of North America*.- 442 pp. Columbia University Press. New York.
- LAMBE, L. M. (1911): On *Arctotherium* from the pleistocene of Yukon.- *The Ottawa Naturlist*, 25(2): 21-26.
- LARSEN, T., TEGELSTRÖM, H., KUMAR, R.K. *et* TAYLOR, M.K. (1983): Low protein variability and genetic similarity between populations of the polar bear (*Ursus maritimus*).- *Polar Res.*, n.s., 1(1): 97-105.
- LARTET, M. E. (1867): ote sur deux tetes de carnassiers fossiles (*Ursus et Felis*) et sur quelques débris de Rhinocéros, provenant des découvertes faites par M. Bourguignat dans les cavernes du midi de la France.- *Annales des Sciences Naturelles, Série V, Zoologie et paléontologie*, 8: 157-194.
- LEFRANC, M. N. (1987): *Grizzly Bear Compendium*.- 540 pp. Interagency Grizzly Bear Committee.
- LEIDY, J. (1854a): [A contribution from March 8th without title].- *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 6: 303.
- LEIDY, J. (1854b): [Remarks on *Sus americanus* or *Harlanus americanus* and on other extinct mammals].- *Proceedings of the Academy of Natural Science of Philadelphia*, 7: 89-90.

- LEONARD, J. A., WAYEN, R. K., COOPER, A. (2000): Population genetics of Ice age brown bear.- Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America, 97(4): 1651-1654.
- LHAGVASUREN B. *et* MIJIDDORJ, B. (2006): The Status of Bears in Mongolia.- in: Japan Bear Network (ed.): Understanding Asian Bears to Secure Their Future, 90-95. Japan Bear Network.
- LINDQVIST, C., SCHUSTER, S. C., SUN, Y., TALBOT, S. L., QI, J., RATAN, A., TOMSHO, L. P., KASSON, L., ZEYL, E., AARS, J., MILLER, W., INGÓLFSSON, Ó., BACHMANN, L. *et* WIIG, Ø. (2010): Complete mitochondrial genome of a Pleistocene jawbone unveils the origin of polar bear.- Proceedings of the National Academy of Sciences, 107: 5053–5057.
- LINDSAY, E. H., JOHNSON, N. M. *et* OPDYKE, N. D. (1975): Preliminary correlation of North American land mammal ages and geomagnetic chronology.- Papers on Paleontology (University of Michigan, The Museum of Paleontology), 12:111–119.
- LINNAEUS, C. (1758): Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Vol. 1. Ed. 10.- 824 pp. Laurentius Salvius. Holmiae.
- LÖNNBERG, E. (1923): Remarks on some Palearctic Bears.- Proceed. of the Zool. Soc. of London, 1923: 85-95.
- LÖNNBERG, E. (1925): Om några däggdjur från Persien.- Fauna och Flora, 20(1): 17-31.
- LORELLE, O., ORLANDO, L., PATOU-MATHIS, M., PHILIPPE, M., TABERLET, P. *et* HÄNNI, C. (2001): Ancient DNA analysis reveals divergence of the cave bear, *Ursus spelaeus*, and brown bear, *Ursus arctos*, lineage.- Current Biology, 11(3): 200-203.
- LOY, A., GENOV, P., GALFO, M., JACOBONE, M. G. *et* VIGNA TAGLIANTI, A. (2008): Cranial morphometrics of the Apennine brown bear (*Ursus arctos marsicanus*) and preliminary notes on the relationships with other southern European populations.- Italian Journal of Zoology, 75: 67-75.
- LYDEKKER, R. (1884): Siwalik and Narbada Carnivora.- Palaeontologia Indica, Ser. X, 2: 177-363.
- LYDEKKER, R. (1885): Catalogue of the Fossil Mammalia in the British Museum (Natural History). Part I. containing the orders Primates, Chiroptera, Insectivora, Carnivora, and Rodentia.- 268 pp. London.
- LYDEKKER, R. (1897): The Blue Bear of Tibet, with Notice of the *Ursus arctos* Group.- Proceedings of the Zoological Society of London, 1897: 412-426.
- LYDEKKER, R. (1901): The Great and Small Game of Europe, Western & Northern Asia and America.- 445 pp. Rowland Ward. London.
- LYDEKKER, R. (1907): On the Occurrence of the Bruang in the Tibetan Province.- Proceedings of the General Meeting for Scientific Business of the Zoological Society of London, 1906: 997-999.
- LYUBIN, V. P., BARYSHNIKOV, G. F., CHERNYAKHOVSKY, G. A., SELIVANOVA, N. B. *et* LEVKOVSKAYA, G. M. (1985): Peščera Kudaro I.- Sovetskaja Archeologija, 1985(3): 5-24.
- MAHONEY, S. P., VIRGL, J. A. *et* MAWHINNEY, K. (2001): Potential mechanisms of phenotypic divergence in body size between Newfoundland and mainland black bear populations.- Can. J. Zool., 79: 1650-1660.
- MADURELL-MALAPEIRA, J., ALBA, D. M. *et* MOYÀ-SOLÀ, S. (2009): Carnivora from the late Early Pleistocene of Cal Guardiola (Terrassa, Vallès-Penedès Basin, Catalonia, Spain).- Journal of Paleontology, 83: 969-974.
- MAIER VON MAYERFELS, S. (1929): Zur Stammesgeschichte der europäischen Bären.- Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Beil.-Bd. 62: 325-332.
- MAJOR, C. I. FORSYTH (1873): Remarques sur quelques mammifères post-tertiaires de l'Italie, suivies de Considérations générales sur la Faune des mammifères post-tertiaires.- Atti Soc. Ital. Sci. nat., 15(5): 373-399.
- MALEZ, M. (1975): O značenju otkrića ostatka roda *Homo* u naslagama vilafranka Šandalje I kod Pule.- Rad Jugoslavenske akademije znanosti i umjetnosti, Knj. 371, Razred za prirodne znanosti, 17: 181-201.
- MALEZ, M., FORSTEN, A. & LENARDIĆ, J., (1992): Fossil horses (Mammalia, Equidae) from the bone breccias of Croatia, northern Balcan.- Paläontologische Zeitschrift, 66: 369-385.

- MANLOVE, M. N., BACCUS, R., PELTON, M. R., SMITH, M. H. *et* GRABER, D. (1980): Biochemical variation in the black bear.- in.: MARTINKA, C.J. *et* MCARTHUR, K.L. (eds.): Proc. 4th Int. Conf. on Bear Research and Management Washington, 34-41.
- MASTERS, J. H. (1972): A proposal for a uniform treatment of infrasubspecific variation by lepidopterists.- Journal of The Lepidopterists' Society, 26(4): 249-260.
- MASUDA, R., MURATA, K., AIURZANIIN, A. *et* YOSHIDA, M. C. (1998): Phylogenetic status of brown bears *Ursus arctos* of Asia: A preliminary result inferred from mitochondrial DNA control region sequences.- Hereditas, 128(3): 277 - 280.
- MATSCHIE, P. (1897): Mittheilungen über Säugethiere des Berliner Zoologischen Gartens und Museums.- Sitzungs-Bericht der Gessellschaft naturforschender Freunde zu Berlin, 1897(5): 71-74.
- MATSCHIE, P. (1917): *Ursus schmitzi*, eine anscheinend neue Form der *syriacus*-Gruppe vom Westabhange des Hermon in Palästina.- Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin, 1917: 33-35.
- MATTHEW, W. D. *et* GRANGER, W. (1923): New fossil mammals from the pliocene of Sze-Chuan, China.- Bull. Am. Mus. Nat. Hist., 48: 563-598.
- MAUL, L. C. (2007): Gleithörnchen. Zeitgenossen *Homo heidelbergensis*.- Natur und Museum, 137: 284-285.
- MAUL, L. C. *et* RZEBIK-KOWALSKA, B. (1998): A record of *Macroneomys brachygnathus* Fejfar, 1966 (Mammalia, Insectivora, Soricidae) in the early Middle Pleistocene (Late Biharian) locality of Voigtstedt (Germany) and the histoty of the genus *Macroneomys*.- Acta zoologica cracoviensia, 41: 79-100.
- MAYR, E. (1942): Systematics and the origin of species.- 334 pp. Columbia University Press. New York.
- MAYR, E. (1954): Notes on nomenclature and classification.- Systematic Zoology, 3: 86-89.
- MAYR, E. (1963): Animal Species and Evolution.- 797 pp. The Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge.
- MAYR, E. (1982): The Growth of Biological Thought.- 974 pp. The Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge, London.
- MAZÁK, J. H. *et* GROVES, C. P. (2006): A taxonomic revision of the tigers (*Panthera tigris*) of Southeast Asia.- Mammalian biology, 71: 268-287.
- MAZZA, P. *et* RUSTIONI, M. (1992): Morphometric revision of the Eurasian species *Ursus etruscus* Cuvier.- Palaeontographia Italica, 79: 101-146.
- MAZZA, P. *et* RUSTIONI, M. (1994a): On the Phylogeny of Eurasian Bears.- Palaeontographica, Abt. A, 230: 1-38.
- MAZZA, P. *et* RUSTIONI, M. (1994b): The fossil bear from Senèze (Southern France).- Rend. Fis. Acc. Lincei, Ser. 9, 5(1): 17-26.
- MAZZA, P. P.A., RUSTIONI, M. *et* GARCIA, N. (2005): First discovery of a well-preserved skull of *Ursus gr. thibetanus* in the latest Pliocene of central Italy.- in: Abstract book of the International Congress "Cadre biostratigraphique de la fin du Pliocène et du Pléistocène inférieur (3 Ma a 780 000 ans) en Europe méridionale", 20 - 22 May 2005, Tende, France.
- MCCARTHY, T. M., WAITS, L. P. *et* MIJDDORJ, B. (2009): Status of the Gobi bear in Mongolia as determined by noninvasive genetic methods.- Ursus, 20(1): 30-30.
- MEIJAARD, E. (2004): Craniometric differences among Malayan Sun Bear (*Ursus malayanus*): Evolutionary and taxonomic implications.- Raffles Bulletin of Zoology, 52(2): 665-675.
- MEIN, P. (1975): Resultats du Groupe de Travail des Vertebres.- Report on activity of the R.C.M.N.S. Working groups, p. 77-81, Bratislava.
- MEIRI, S *et* MACE, G. M. (2007): New Taxonomy and the Origin of Species.- PLoS Biol., 5(7): e194, 1385-1386.
- MELL, R. (1922): Beiträge zur Fauna sinica. I. Die Vertebraten Südchinas; Feldlisten und Feldnoten der Säuger, Vögel, Reptilien, Batrachier.- Archiv für Naturgeschichte, Abt. A, 88(10): 1-146.
- MELVILLE, R. V. (1995): Towards stability in the names of animals.- 92 pp. International Trust for Zoological Nomenclature. London.



- MERRIAM, C. H. (1896): Preliminary synopsis of the american bears.- Proceedings of the Biological Society of Washington, 10(1896): 65-83
- MERRIAM, C. H. (1897): Suggestions for a New Method of Discriminating between Species and Subspecies.- Science, N. S., 5(124): 753-758.
- MERRIAM, C. H. (1902): Two new bears from the Alaska Peninsula.- Proceedings of the Biological Society of Washington, 15: 77-79.
- MERRIAM, C. H. (1904): Four new bears from North America.- Proceedings of the Biological Society of Washington, 17: 153-156.
- MERRIAM, C. H. (1910): *Ursus sheldoni*, a new bear from Montague island, Alaska.- Proceedings of the Biological Society of Washington, 23: 127-130.
- MERRIAM, C. H. (1914): Description of thirty apparently new grizzly and brown bears from North America.- Proceedings of the Biological Society of Washington, 27: 173-196.
- MERRIAM, C. H. (1916): Nineteen apparently new grizzly and brown bears from Western America.- Proceedings of the Biological Society of Washington, 29: 133-154.
- MERRIAM, C. H. (1918): Review of the Grizzly and Big Brown Bears of North America (genus *Ursus*) with Description of a New Genus, *Vetularctos*.- North American Fauna, No. 41: 1-133.
- MERRIAM, C. H. (1929): *Ursus holzworthi*, a new grizzly from the Talkeetna Mountains, Alaska.- Proceedings of the Biological Society of Washington, 42: 173-174.
- MEYER, F. A. A. (1793): Systematisch-summarische Uebersicht der neuesten zoologischen Entdeckungen in Neuholland und Afrika. Nebst zwey andern zoologischen Abhandlungen.- 178 pp. Verlage der Dykischen Buchhandlung. Leipzig.
- MIDDENDORFF, A. T. VON (1851): Untersuchungen an Schädeln des gemeinen Landbären als kritische Beleuchtung der Streitfrage über die Arten fossiler Höhlenbären.- Verhandlungen der Mineralogischen Gesellschaft zu St. Petersburg, Jahrg. 1850-51, 7-99.
- MIDDENDORFF, A. T. VON (1853): Sibirische Reise. II. Bd., Th. 2. Säugethiere, Vögel und Amphibien.- 256+143. Buchdrucjerei der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. St. Petersburg.
- MILLER, C. R., WAITS, L. P. et JOYCE, P. (2006): Phylogeography and mitochondrial diversity of extirpated brown bear (*Ursus arctos*) populations in the contiguous United States and Mexico.- Molecular Ecology, 15: 4477-4485.
- MILLER, G. S. (1912): Catalogue of the Mammals of Western Europe (Europe Exclusive of Russia) in the Collection of the British Museum.- 1020 pp. British Museum (Natural History). London.
- MILLER, G. S. et REHN, J. A. G. (1901): Systematic results of the study of North American land mammals to the close of the year 1900.- Proceedings of the Boston Society of natural History, 30: 1-352.
- MILLER, G. S., jr. et KELLOGG, R. (1955): List of North American Recent Mammals.- 954 pp. Smithsonian Intitution. Washington.
- MOIGNE, A.-M., PALOMBO, M. R., BELDA, V., HERIECH-BRIKI, D., KACIMI, S., LACOMBAT, F., DE LUMLEY, M.-A., MOUTOUSSAMY, J., RIVALS, F., QUILÈS, J. et TESTU, A. (2006): Les faunes de grands mammifères de la Caune de l'Arago (Tautavel) dans le cadre biochronologique des faunes du Pléistocène moyen italien.- L'anthropologie, 110: 788-831.
- MONDOLFI, E. et BOEDE, E. O. (1981): A hybrid of a spectacled bear (*Tremarctos ornatus*) and an asiatic black bear (*Selenarctos thibetanus*) born at the Maracay zoological park, Venezuela (Mammalia: Ursidae).- Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle, 14:143-148.
- MORLO, M. et KUNDRÁT, M. (2001): The first carnivoran fauna from the Ruscium (Early Pliocene, MN 15) of Germany.- Paläontologische Zeitschrift, 75(2): 163-187.
- MOTTL, M. (1933): Die arctoiden und speloiden Merkmale der Bären.- Földtani Közlöny, 63: 165-177.
- MOTTL, M. (1934): Über Stamm- und Artmerkmale der Bären.- Földt. Közlöny, 64: 15-25.

- MOTTL, M. (1964): Bärenphylogese in Südost-Österreich.- Mitteilungen d. Mus. f. Bergbau, Geologie u. Technik am Ladesmus. "Joanneum", 26: 1-55.
- MOULLÉ, P.-E. (1992): Les grands mammifères du Pleistocène inférieur de la grotte du Vallonet (Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes). Etude paléontologique des Carnivores, Equidé, Suidé et Bovidés.- 365 pp. Dissertation, Museum National d'Hisroire Naturelle à l'Institut de Paléontologie Humaine. Paris.
- MÜLLER, O. F. (1776): Zoologiæ Danicæ prodromus, seu Animalium Daniae et Norvegiæ indigenarum characteres, nomina, et synonyma imprimis popularium.- 282 pp. Havniae.
- MURCHISON, C. (ed.) (1868): Palaeontological memoirs and notes of H. Falconer, with a biographical sketch of the author. Vol. 1.- 590 pp. Robert Hardwicke. London.
- MUSIL, R. (1959): Jeskynní medvěď z jeskyně Barová.- Acta musei Moraviae, 44: 89-114.
- MUSIL, R. (1960): Paläontologische Funde in ssedimnten der letzten Zwischeneiszeit.- Acta musei Moraviae, 45: 99-136.
- MUSIL, R. (1964): Die Braunbären aus dem Ende des letzten Glazials.- Acta musei Moraviae, 49: 83-102.
- MUSIL, R. (1965): Die Bärenhöhle Pod hradem. Die Entwicklung der Höhlenbären im letzten Glazial.- Anthropos, 18 (N. S. 10): 7-92.
- MUSIL, R. (1966): Morfologické a metrické změny vlivem kolísání klimatu v pleistocénu.- Lynx, n.s., 6:115-119.
- MUSIL, R. (1980-1981): *Ursus spelaeus*. Der Höhlenbär. I-III.- 94+118+112 pp. Museum für Ur- und Frühgeschichte Thüringens. Weimar.
- MUSIL, R. (1991): Die Bären von Bilzingsleben.- in: Bilzingsleben IV., 81-012. Berlin.
- MUSIL, R. (2001): Die Ursiden-Reste aus der Unterpleistozän von Untermassfeld.- Monographien des Römisch-Germanischen Zentralmuseums Mainz, 40: 633-658.
- MUSIL, R. (2006): Die Bärenpopulation von Bilzingsleben – eine neue mittelpleistozäne Art.- MUNIBE, 57: 67-101.
- NASH, W. G. et O'BRIEN, S. J. (1987): A comparative chromosome banding analysis of the Ursidae and their relationship to other carnivores.- Cytogenet. Cell Genet., 45(3): 206-212.
- NEDICI, G. (1942): Ursul.- Carpații, 1942(12): 325-342.
- NICÉFORO, M. (1924): Nueva especie de ursideos colombuanos.- Boletín de la Sociedad Colombiana de Ciencias Naturales, 13: 113-117.
- NILSSON, S. (1820): Skandinavisk Fauna.- 419 pp. Borlingska Boktryckeriet. Lund.
- NORDMANN, A. von (1858a): Palaeontologie Südrusslands. I. *Ursus spelaeus (Odessanus)*.- 110 pp. H. C. Friis. Helsingfors.
- NOVIKOV, G. A. (1956): Chiščnye mlekopitajuščie fauny SSSR.- 295 pp. Izd. AN SSSR, Moskva, Leningrad.
- O'BRIEN, S. J. (1987): The ancestry of the giant panda.- Scientific American, 257(5): 82-87.
- O'BRIEN, S. J., BENVENISTE, R. E., NASH, W. G., SIMONSON, J. M., EICHELBERGER, M. A., WILDT, D. E. et BUSH, M. (1985): Constructing a molecular phylogeny of the giant panda (*Ailuropoda melanoleuca*).- Bongo, 10: 175-182.
- OGNEV, S. I. (1924): O medvedjach, vodjaščichsja v Rosii.- Priroda i ochota na Ukraine, No. 1/2: 107-114.
- OGNEV, S. I. (1931): Zveri vostočnoj Evropy i severnoj Azii. T. 2.- 776 pp. Gosudarstvennoe izdatel'stvo. Moskva. Leningrad.
- OLIVE F. (2006): Évolution des grands Carnivores au Plio Pléistocène en Afrique et en Europe occidentale.- L'anthropologie, 110: 850-869.
- ONORATO, D. P., HELLGREN, E., C., VAN DEN BUSSCHE, R. A. et DOAN-CRIDER, D. (2004): Phylogeographic patterns within a metapopulation of black bears (*Ursus americanus*) in the American Southwest.- Journal of Mammalogy, 85(1): 140-147.
- ORLANDO, L., BONJEAN, D., BOCHERENS, H., THENOT, A., ARGANT, A., OTTE, M., HÄNNI, C. (2002): Ancient DNA and the Population Genetics of Cave Bears (*Ursus spelaeus*) Through Space and Time.- Mol. Biol. Evol., 19(11): 1920-1933.

- OSBORN, H. F. (1907): Evolution of Mammalian Molar Teeth: to and from the Triangular Type.- Biological Studies and Addresses, 1:1-250.
- OSGOOD, W. H. (1901): Natural History of the Queen Charlotte Islands, British Columbia.- North American Fauna, 21: 1-50.
- OWEN, R. (1846): A History of British Fossil Mammals, and Birds.- 561 pp. John van Voorst. London.
- PAETKAU, D., AMSTRUP, S. C., BORN, E. W., CALVERT, W., DEROCHER, A. E., GARNER, G. W., MESSIER, F., STIRLING, I., TAYLOR, M. K., WIIG, O. *et* STROBECK, C. (1999): Genetic structure of the world's polar bear population.- *Molecular Ecology*, 8(10): 1571-1584.
- PAETKAU, D., WAITS, L. P., CLARKSON, P. L., CRAIGHEAD, L., VYSE, E., WARD, R. *et* STROBECK, C. (1998): Variation in the genetic diversity across the range of North American Brown Bears.- *Conservation Biology*, 12 (2): 418-429.
- PAGÈS, M., CALVIGNAC, S., KLEIN, C., PARIS M., HUGHES, S. *et* HÄNNI, C. (2008): Combined analysis of fourteen nuclear genes refines the Ursidae phylogeny.- *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 47: 73-83.
- PALLAS, P. S. (1776): Reise durch verschiedene Provinzen des Russischen Reichs. Th. 1.- 384+52. Johan Georg Fleischer. Frankfurt, Leipzig.
- PALLAS, P. S. (1780): Spicilegia Zoologica quibus novae imprimis et obscurae animalium species iconibus, descriptionibus atque commentariis illustrantur. Fasciculus XIV.- 94 pp. Joachimus Paulus. Berolini.
- PASITSCHNIAK-ARTS, M. (1993): *Ursus arctos*.- *Mammalian Species*, 439: 1-10.
- PAUNOVIĆ, M. (1988): Morphometrische und morphogenetische Untersuchungen der Ursidenzähne aus den Höhlen Nordwestkroatiens.- *Palaeontologia Jugoslavica*, 36: 1-40.
- PEI, W.-C. (1934): On the Carnivora from Locality 1 of Choukutien.- *Palaeontologia Sinica (C)*, 8: 1-217.
- PEI, W. (1987): Carnivora, Proboscidea and Rodentia from Liucheng *Gigantopithecus* cave and other caves in Guangxi.- *Memoirs of Institute of Vertebrate Palaeontology and Palaeoanthropology, Academia Sinica*, No. 18, p. 1-134.
- PENK, A. *et* BRÜCKMER, E. (1901-1909): Die Alpen im Eiszeitalter. Bd. 1-3.- 1189 pp. Verl. Chr. Herrn. Tauchnitz. Leipzig.
- PENNANT, T. (1771): Synopsis of Quadrupeds.- 382 pp. Printed by J. Monk. Chester.
- PENNANT, T. (1784): Arctic Zoology. Vol. 1.- 418 pp. Printed by Henry Hughs. London.
- PETENYI, S. J. (1864): Magyarországi ásatag állatok mardványainak jegyzéke, Petényi Salamon J. által összeírva.- in: KUBINYI, F. (ed.) Petényi S. János Hátrahagyott munkái. Magyar, p. 82-120. Tudományos Akademia, Pest.
- PHIPPS, C. J. (1774): A voyage towards the North Pole undertaken by his Majesty's command 1773.- 253 pp. Printed by W. Bowyer and J. Nichols for J. Nourse. London.
- PUCHERAN, J. (1855): Notes mammalogiques.- *Revue et magasin de zoologie pure et appliquée*, 2me série, 7: 392-394.
- POCOCK, R. I. (1914): On the Feet and other External Features of the *Canidae* and *Ursidae*.- *Proceedings of the Zoological Society*, 2: 923-942.
- POCOCK, R. I. (1918): Further Notes on some External Characters of the Bears (*Ursidae*).- *The Annals and Magazine of Natural History, zoology, botany, geology*, 1(5): 375-384.
- POCOCK, R. I. (1932): The black and brown bears of Europa and Asia, I.- *Journal Bombay Nat. Hist. Soc.* 35: 771-823.
- POCOCK, R. I. (1933): The black and brown bears of Europa and Asia, II.- *Journal Bombay Nat. Hist. Soc.* 36: 101-138.
- POMEL, A. (1897): Paléontologie Monographies. Les carnassiers.- 42 pp. Imp. P. Fontana & Co. Alger.
- PRAT, F. *et* THIBAUT, C. (1976): Le Gisement de Nauterie a la Romieu (Gers). Fouilles de 1967 a 1973. Nauterie I.- *Mém. Mus. nat. Hist. natur., Ser. C*, 35: 1-82.

- PRESTWICH, J. (ed.) (1874): Report on the Exploration of Brixham Cave, conducted by a Committee of the Geological Society, and under the Superintendence of Wm. Pengelly, Esq, etc.- Philosophical Transactions of the Royal Society of London, 1873: 499-549.
- PROTHERO, D. R. (1988): Mammals and Magnetostratigraphy.- Journal of Geological Education, 36: 227-236.
- QIU, Z.-X., DENG, T. *et* WANG, B.-Y. (2009): First ursine bear material from Dongxiang, Gansu – Addition to the Longdan Mammalian Fauna (2).- Vertebrata Palasiatica 47(4): 245-264.
- RABEDER, G. (1983): Neues von Höhlenbären. Zur Morphogenetik der Backenzähne.- Die Höhle, 34(2): 67-85.
- RABEDER, G. (1989): Modus und Geschwindigkeit der Höhlenbären-Evolution.- Schrift. Ver. Verbr. naturwissenschaftliche Kenntnisse, 127: 105-126.
- RABEDER, G. (1991): Die Höhlenbären von Conturines. Entdeckung und Erforschung einer Dolomiten-Höhle in 2800 m Höhe.- 125 pp. Athesia-Verl. Bozen.
- RABEDER, G. (1992): Das Evolutionsniveau des Höhlenbären aus dem Nixloch bei Losenstein-Ternberg (O. Ö.).- Mitteilung der Kommission für Quartärforschung der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, 8: 133-141.
- RABEDER, G. (1995): Evolutionsniveau und Chronologie der Höhlenbären aus der Gamssulzen-Höhle im Toten Gebirge (Oberösterreich).- Mitteilung der Kommission für Quartärforschung der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, 9: 69-81.
- RABEDER, G. (1999): Die Evolution des Höhlenbären-Gebisses.- Mitteilung der Kommission für Quartärforschung der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, 11: 1-102.
- RABEDER, G., DEBELJAK, I. HOFREITER, *et* WITHALM, G. (2008): Morphological responses of cave bears (*Ursus spelaeus* group) to high-alpine habitats.- Die Höhle, 59: 59-72.
- RABEDER, G., HOFREITER, M., NAGEL, D., WITHALM, G. (2004): New Taxa of Alpine Cave Bears (Ursidae, Carnivora).- Cahiers scientifiques/Hors séries, no. 2(2004): 49-67.
- RABDER, G. *et* NAGEL, D. (2001): Phylogenetic Problems of the Alpine Cave-Bears.- Cadernos Laboratorio Xelóxico de Laxe, 26: 359-364.
- RABEDER, G., PACHER, M. *et* WITHALM, G. (2010): Early Pleistocene bear remains from Deutsch-Altenburg (Lower Austria).- Mitteilungen der Kommission für Quartärforschung der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, 17: 1-135.
- RADINSKY, L. B. (1981): Evolution of skull shape in carnivores. 2. Additional modern carnivores.- Biological Journal of the Linnean Society, 16: 337-355.
- RÁDL, E. (2006): Dějiny biologických teorií novověku. 1.,2. díl.- 482 + 533 pp. Academia. Praha.
- RADULESCU, C. *et* SAMSON, P. (1990): The Plio-Pleistocene Mammalian Succession of the Oltet Valley, Dacic Basin, Romania.- Quartärpaläontologie, 8: 225-232.
- RAFFLES, T. S. (1822): Descriptive Catalogue of a Zoological Collection, made on account of the Honourable East India Company, in the Island of Sumatra and its Vicinity, under the Direction of Sir Thomas Stamford Raffles, Lieutenant-Governor of Fort Marlborough; with additional Notices illustrative of the Natural History of those Countries.- The Transactions of the Linnean Society of London, 13: 239-274.
- RAND, A. R. (1945): Mammal investigations on the Canol Road, Yukon and Northwest Territories, 1944.- Bulletin (National Museum of Canada), No. 99 (Biological Series No. 28): 1-52.
- RAUSCH, R. (1951): Notes on the Nunamiut Eskimo and mammals of the Anaktuvuk Pass region, Brooks Range, Alaska.- Arctic, 4: 147-195.
- RAUSCH, R. (1953a): On the land mammals of St. Lawrence Island.- Murellet, 34: 18-26.
- RAUSCH, R. (1953b): On the status of some arctic mammals.- Arctic 6, 91-148.
- RAUSCH, R. L. (1961): Notes on the black bear, *Ursus americanus* Pallas, in Alaska, with particular reference to dentition and growth.- Z. f. Säugetierk., 26: 77-107.
- RAUSH, R. (1963): Geographic variation in size in north American brown bears, *U. arctos* L., as indicated by condylobasal length.- Canadian Journal of Zoology, 41(1): 33-45.

- REICHENAU, W. v. (1904): Über eine neue fossile Bären - Art *Ursus deningeri* mihi aus den fluviatilen Sanden von Mosbach.- Jahrbücher des Nassauischen Vereins für Naturkunde., 57: 1-11.
- REICHENAU, W. v. (1906): Beiträge zur näheren Kenntnis der Carnivoren aus den Sanden von Mauer und Mosbach.- Abhandlung der Grossherzoglich Hessischen Geologischen Landesanstalt zu Darmstadt, 4(2): 189-313.
- REYNOLDS, S. H. (1906): British pleistocene Mammalia. Vol. 2. Pt. 2. The Bears.- 35 pp. Palaeontographical Society. London.
- RISTORI, G. (1897): L'orso pliocenico di Valdarno e d'Olivola in Val di Magra.- Palaeontographia Italica, 3: 15-76.
- RODE, K. (1934): Das Gebiß der Bären.- Zentralbl. f. Miner. Geol. und Paläont., Abt. B, 1934: 494-501.
- RODE, K. (1935): Untersuchungen über das Gebiß der Bären.- Monographien zur Geol. und Palaeont., ser. 2, 7: 1-162.
- ROSENMÜLLER, J. C. (1795): Beiträge zur Geschichte und nähern Kenntniss fossiler Knochen.- 92 pp. Leipzig.
- ROSENMÜLLER, J. C. (1804): Abbildungen und Beschreibungen der fossilen Knochen des Höhlenbären (Description des Os fossiles de l'Ours des Cavernes).- 22 pp. Weimar.
- ROSENMÜLLER, J. C. et HEINROTH, I. C. (1794): Quaedam de Ossibus Fossilibus Animalis cuiusdam, Historiam eius et Cognitionem accuratiorem illustratia.- 34 pp. Leipzig.
- ROUNDS, R. C. (1987): Distribution and analyses of colourmorphs of the black bear (*Ursus americanus*).- Journal of Biogeography, 14: 521-538.
- RÜGER, L. (1928): Beiträge zur Kenntnis der altdiluvialen Fauna von Mauer a.d. Elsenz und Eberbach am Neckar.- Geol. und Palaeontol. Abh., 16, 2: 197-232.
- RUSTIONI, M. et MAZZA, P. (1993a): The genus *Ursus* in Eurasia: Dispersal events and stratigraphical significance.- Riv.It. Paleont. Strat., 98(4): 487-494.
- RUSTIONI, M. et MAZZA, P. (1993b): The Tibetan-like bear from Grotta di reale Porto Azzurro (Isle of Elba, Italy).- Il Quaternario, 6(1): 35-38.
- SABOL M., HOLEC P. et WAGNER J. (2008): Late Pliocene Carnivores from Včeláre 2 (Southeastern Slovakia).- Paleontological Journal, 42: 531-543.
- SARICH, V. (1973): Molecular analysis of blood proteins reveals the giant panda's family ties.- Natural History, 82: 72-73.
- SATUNIN, K. A. (1913): Vertebrata. Mammalia.- Trudy Obsčectva izučenija Černomoskago poberež'ja, 2: 1-49. S.-Peterburg.
- SCLATER, P. L. (1868): Remarks upon a Bear recently added to the Society's Menagerie.- Proceedings of the General Meeting for Scientific Business of the Zoological Society of London, 1868: 71-73.
- SERRES, M. DE (1830): Sur une nouvelle espèce d'Ours des cavernes, *Ursus Pitorii* (Lettre adressée a M. de Férussac par l'auteur).- Bulletin des Sciences Naturelles et de Géologie, 20: 151-162.
- SEVERCOV, N. A. (1873): Vertikal'noe i gorizonta'lnoe raspredelenie turkestanskich životnych.- Izv. Imp. o-va. Ijubit. estestv. antrop. etnogr., 8: 1-157.
- SHAW, G. et NODDER, F. P. (1791): Vivarium naturae, or, the naturalist's miscellany. Vol. 2.- 146 pp. Nodder & Co. London.
- SHER, A. V., WEINSTOCK, J., BARYSHNIKOV, G. F., DAVYDOV, S. P., BOESKOROV, G. G., ZAZHIGING, V. S. et NIKOLSKIY, P. A. (2011): The first record of "spelaeoid" bears in Arctic Siberia.- Quaternary Science Reviews, 30: 2238-2249.
- SCHINZ, H. (1844): Systematisches Verzeichnis aller bis jetztbekannten Säugethiere oder Synopsis Mammalium nach dem Cuvier'schen System. Erster Band.- 588 pp. Jent und Gasmann. Solothurn.
- SCHLEGEL, H. (1857): Handleiding tot de beoefening dierkunde (Natuurkundige leercursus ten gebruike der Koninklijke militaire akademie). I. deel.- 530 pp. Koninklijke Militaire Akademie. Breda.

- SCHLOSSER, M. (1899a): *Parailurus anglicus* und *Ursus böckhi* aus den Ligniten von Baróth-Köpecz, Comitat Hárómsuék in Ungarn.- Mitth. Jb. k. ung. Geol. Landesanst., 13: 3-31.
- SCHLOSSER, M. (1899b): Über die Bären und bärenähnlichen Formen des europäischen Tertiär.- *Palaeontographica*, 47: 94-147.
- SCHLOSSER, M. (1909): Die Bären- oder Tischoferhöhle im Kaisertal bei Kufstein.- *Abhandlungen der K. Bayer. Akademie der Wiss., II. Kl.*, 24(2): 385-506.
- SCHMERLING, P. C. (1833): Recherches sur les Ossemens fossiles découverts dans les cavernes de la province de Liège.- 195+8+10 pp. P.-J. Collardin. Liège.
- SCHRENCK, L. V. (1858): Reise und Forschungen im Amur-Lande. Bd. 1.- 213 pp. St. Petersburg.
- SCHRANK, F. VON PAULA (1798): Fauna Boica : durchgedachte Geschichte der in Baiern einheimischen und zahmen Thiere. Bd. 1.- 720 pp. Stein'schen Buchhandlung. Nürnberg.
- SCHÜTT, G. (1968): Die cromzeitlichen Bären aus der Einhornhöhle bei Scharzfeld.- *Mitteilungen aus dem Geologischen Institut der Technischen Hochschule Hannover*, 7:1-121.
- SCHWARTZ, C. C., MILLER, S. D. et HAROLDSON, M. A. (2003): Grizzly bear.- in: FELDHAMER, G.A., THOMPSON, B. C. et CHAPMAN, J. A. (eds.): *Wild Mammals of North America*, p. 556-586. John Hopkins University Press. Baltimore.
- SKINNER, M. F. (1942): The fauna of Papago Springs Cave, Arizona and a study of Stockoceros with three new antilocaprine from Nebraska and Arizona.- *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 80: 143-220.
- SLATER, G. J., FIGUEIRIDO, B., LOUIS, L., YANG, P., VAN VALKENBURGH, B. (2010): Biomechanical Consequences of Rapid Evolution in the Polar Bear Lineage.- *PLoS ONE*, 5(11): e1380 (7 pp.).
- SMIRNOV, N. (1919): Buryj medvěd' (*Ursus arctos*) v kolekcijach Kavkazskago Muzeja.- *Bulletin du Musée du Caucase*, 12: 109-133
- SOERGEL, W. (1926): Der Bär von Süßenborn. Ein Beitrag zur näheren Kenntnis der diluvialen Bären- *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Abt. B*, 1926: 115-156.
- SOKOLOV, V. E. et ORLOV, V. N. (1992): A new species of recent bears – *Ursus gobiensis* sp. n., mazalia or the Gobi bear.- in: *Thesen zu den wissenschaftlichen Beiträge des 2. Internationalen Symposiums „Erforschung biologischer Ressourcen der Mongolei“*, 132-333. Halle.
- SOPER, J. D. (1964): *The mammals of Alberta*.- 410 pp. The Hamly Press Ltd. Edmonton.
- SOWERBY, A. C. (1920): Notes on the Heude's bears in the Sikawei museum, and on the bears of Palaearctic Eastern Asia.- *Journal of Mammalogy*, 1(5): 213-233.
- SPAHLI, J. C. (1954): Les gisements á *Ursus spelaeus* de l'Autriche et leurs problèmes.- *Bulletin de la Société Préhistorique Française*, 51(7): 346-367.
- SPASSOV, N. (1997): Varshets and Slivnitsa - new rich localities of Villafranchian vertebrate fauna from Bulgaria (taxonomic composition, biostratigraphy and climatology).- *Geologica Balcanica*, 27(1-2): 83-90.
- SPASSOV, N. (2000): Biochronology and zoogeographic affinities of the Villafranchian faunas of Bulgaria and South Europe.- *Historia naturalis bulgarica*, 12: 89-128.
- SPASSOV, N. (2002): The Late Villafranchian and biochronology of south-east Europe: faunal migrations, environmental changes and possible first appearance of the genus *Homo* on the continent.- *Annales Géologiques des Pays Helléniques*, 1e série, 39: 221-243.
- STACH, J. (1953): *Ursus wenzensis*, nowy gatunek malego niedzwiedzia pliocenskigo.- *Acta Geol. Polonica*, 3: 103-136.
- STAMOS, D. N. (2003): *The Species Problem. Biological Species, Ontology, and the Metaphysics of Biology*.- 380 pp. Lexington Books. Lanham, Boulder, New York, Oxford.
- STERNDALE, R. A. (1884): *Natural History of the Mammals of India and Ceylon*.- 540 pp. Thacker, Spink, and Co. Calcutta.

- STRICKLAND, H. E., PHILLIPS, J., RICHARDSON, J., OWEN, R., JENYNS, L., BRODERIP, W. J., HENSLOW, J. S., SHUCKARD, W. E., WATERHOUSE, G. R., YARRELL, W., DARWIN, C. *et* WESTWOOD, J. (1843): Series of Proportions for rendering the Nomenclature of Zoology uniform and permanent, being the Report of a Committee for the consideration of the subject appointed by the British Association for the Advancement of Science.- The Annals and Magazine of Natural History, 11: 259-275.
- STROGANOV, S. U. (1962): Zveri Sibiri. Chiščnyje.- 458 str. Akademija nauk SSSR. Moskva.
- SWARTH, H. S. (1911): Birds and Mammals of the 1909 Alexander Alaska Expedition.- University of California Publications in Zoology, 7(2): 9-172.
- SWINHOE, R. (1864): Extracts from letters from, addressed to Dr. J. E. Gray.- Proceedings of the General Meeting for Scientific Business of the Zoological Society of London, 1864: 378- 383.
- TABERLET, P. *et* BOUVET, J. (1994): Mitochondrial DNA polymorphism, phylogeography, and conservation genetics of the brown bear *Ursus arctos* in Europe.- Proc. Soc. Zool. London B, 225: 195-200.
- TAGLE, D. A., MIYAMOTO, M. M., GOODMAN, M., HOFMANN, O., BRAUNITZER, G., GÖLTENBOTH, R. *et* JALANKA, H. (1986): Hemoglobins of the pandas: Phylogenetic relationships of carnivores as ascertained by protein sequence data.- Naturwissenschaften, 73(8): 512-514.
- TALBOT, S. L. *et* SHIELDS, G. F. (1996): Phylogeography of Brown Bears (*Ursus arctos*) of Alaska and Paraphyly within the *Ursidae*.- Molecular Phylogenetics and Evolution, 5(3): 477-494.
- TERZEA, E. (1966): Particulariati morfologice ale ursului di peștera și rapindea sa pe teritoriul Romaniei.- Lucrările Institutului de Speologie "Emil Racoviță", 5: 195-231.
- THENIUS, E. (1947): Bemerkungen über fossile Ursiden (Mamm.).- Sb. Österr. Akad. Wiss. math.-nat., K1, 156: 201-208.
- THENIUS, E. (1951): Eine neue Rekonstruktion des Hölenbären (*Ursus spelaeus* ROS.). Sitzungsberichte der Österreichische Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse, Abt. I, 160: 321-333.
- THENIUS, E. (1953): Zur Analyse des Gebisses des Eisbären, *Ursus (Thalarchos) maritimus* Phipps, 1774.- Säugetierkd. Mitt., 1: 14-20.
- THENIUS, E. (1956): Zur Kenntnis der fossilen Braunbären (*Ursidae, Mammal.*) [To understanding of fossile brown bears (*Ursidae, Mammal.*)].- Sitz. d. Öster. Akad. d. Wiss., math.-nat. K.1, Abt. I., 165: 153-172.
- THENIUS, E. (1958): Über einen Kleinbären aus dem Pleistozän von Slowenien, nebst Bemerkungen zur Phylogenese der plio-pleistozänen Kleinbären.- Rozprave, Razred za prirodoslovne in medicinske vede, 4: 631-646.
- THENIUS, E. (1965): Die Carnivoren-Reste aus dem Altpleistozän von Voigstedt bei Sangerhausen in Thüringen.- Paläont. Abh., Abt. A, 2: 539-564.
- THENIUS, E. (1969): Phylogenie der Mammalia. Stammesgeschichte der Säugetiere (einschliesslich der Hominiden).- 724 pp. Walter de Gruyter & Co., Berlin.
- TIEDEMANN, F. (1820): Abhandlung über das vermeintliche bärenartige Faulthier, an das französische Institut eingesendet (mit einer Abbildung).- 11 pp. Mohr & Winter. Heidelberg.
- TORRES, T. DE (1988): Osos (Mammalia, Carnivora, Ursidae) del Pleistoceno de la Península Ibérica.- Publicaciones especiales del boletín Geológico y Minero. 316 pp. Madrid.
- TORRES, T. DE (1992): The European descendants of *Ursus etruscus* C. Cuvier (Mammalia, Carnivora, Ursidae).- Boletín geológica y minero, 103(4): 12-22.
- TROUESSART, E.-L. (1898-1899): Catalogus Mammalium tam Viventium quam Fossilium. Tomus I: Primates, Prosimiae, Chiroptera, Insectivora, Carnivora, Rodentia, Pinnipedia. (nova edition, prima completa).- 664 pp. R. Friedländer & Sohn. Berolini.
- TROUESSART, E.-L. (1910): Faune des Mammifères d'Europe.- 266 pp. R. Friedländer & Sohn. Berlin.
- TSOUKALA, E. (2004): The Early Pleistocene Carnivores (Mammalia) from Ceysseguet (Haute-Loire).- Paleo, 16: 193-242.

- VALDIOSERA, C., GARCÍA, N., DALÉN, L., SMITH, C., KAHLKE, R.-D., LIDÉN, K., ANGERBJÖRN, A., ARSUAGA, J. L. *et* GÖTHERSTRÖM, A. (2007): Typing single polymorphic nucleotides in mitochondrial DNA as a way to access Middle Pleistocene DNA.- *Biology Letters*, 2(4): 601-603.
- VELASCO, J. D. (2009): When monophyly is not enough: exclusivity as the key to defining a phylogenetic species concept.- *Biol. Philos.*, 24: 473-486.
- VEREŠČAGIN, N. K. (1947): Novaja rasa burogo medvedja iz binagadinckogo asfalta *Ursus arctos binagadensis* subsp. nova.- *Doklady AN SSSR*, 55(4):351-353.
- VEREŠČAGIN, N. K. (1959): Mlekopitajušće Kavkaza.- 703 pp. Izd. An SSSR. Moskva.
- VEREŠČAGIN, N. K. (1973): Kranilogičeskaja karakteristika sovremennyh i iskolaemyh medvedej.- *Zool. žur.*, 52(6): 920-930.
- VERESCHAGIN, N. *et* BARYSHNIKOV, G. (2000): Small cave bear *Ursus (Spelearctos) rossicus* from Kizel Cave in the Ural (Russia).- *Geološki Zbornik*, 15: 53-66.
- VIRET, J. (1954): Le loess a bancs durcis de Saint-Vallier (Drome) etsa faune de mammifères villafranchiens.- *Nou. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon*, 4: 1-200.
- WAGNER, A. (1851): Charakteristik der in den Höhlen um Muggendorf aufgefundenen urweltlichen Säugetier-Arten.- *Abhandlungen der k. bayr. Akademie der Wissenschaften*, Cl. II, 4(1): 195-264.
- WAGNER, J. (2004): A taxonomic revision of bears from selected Biharian localities of the Czech Republic. A preliminary report: I. C 718, Chlum I, Chlum IV.- *Cahiers Scientifiques, Hors Série*, 2: 139-144.
- WAGNER, R. (1833): The numerical relations of animals from Linnaeus to the present day.- *Edinburgh New Philosophical Journal*, 15: 221-227.
- WAITS, L., TABERLET, P., SWENSON, J. E., SANDEGREN, F. *et* FRANZÉN, R. (2000): Nuclear DNA microsatellite analysis of genetic diversity and gene flow in the Scandinavian broen bear (*U. arctos*).- *Molecular Ecology*, 9(4): 421-431.
- WAITS, L. P., TALBOT, S. L., WARD, R. H. *et* SHIELDS, G. F. (1998): Mitochondrial DNA phylogeography of the North American brown bear and implications for conservation.- *Conservation Biology*, 12(2): 408-417.
- WAN, Q.-H., WU, H. *et* FANG, S.-G. (2005): A new subspecies of giant panda (*Ailuropoda melanoleuca*) from Shaanxi, China.- *Journal of Mammalogy*, 86(2): 397-402.
- WANG, L., LIN, Y., CHANG, S. *et* YUAN, J. (1982): Mammalian Fossils Found in Northwest Part of Hunan Province and Their Significance.- *Vertebrata PalAsiatica*, 20(4): 350-358.
- WANG, L. *et* OUYANG, L. (1982): Subdivison of *Ailuropoda-Stegodon* fauna by applying cluster analysis.- *Vertebrata PalAsiatica*, 20(3): 257-263.
- WANG, Y.-X. (2003): A complete checklist og mammal species and subspecies in China. A taxonomic and geographic reference.- 394 pp. China Forestry Publishing House.
- WANKEL, H. (1868): Die Slouper Höhle und ihre Vorzeit.- *Denkschriften der k. Akad. der Wissenschaften, math. nat. Klasse*, 28: 95-131.
- WEINSTOCK, J. (2000): Cave Bears from Southern Germany: Sex Ratios and Age Structure. A Contribution Towards a Better Understanding of the Palaeobiology of *Ursus spelaeus*.- *Archaeofauna*, 9: 165-182.
- WHEELER, Q. D. *et* MEIER, R. (eds.) (2000): Species concept and phylogenetic theory.- 230 pp. Columbia University Press. New York.
- WIEGANK, F. (1983): Beitrag zur Chronostratigraphie und Entwicklung der Großsäugerfaunen in jüngeren Känozoikum von Europa auf geochronologischer und magnetostratigraphischer Grundlage.- *Schriftenreihe für Geologische Wissenschaften*, 19/20: 355-380.
- WILKINS, J. S. (2009): Species. A History of the Idea.- 303 pp. University of California Press. Berkley, Los Angeles, London.
- WILLERSLEV, E. *et* COOPER, A. (2005): Ancient DNA.- *Proc. R. Soc. B*, 272: 3-16.
- WILLMANN, R. (1985): Die Art in Raum und Zeit. Das Artkonzept in der Biologie und Paläontologie.- 207 pp. Verlag Paul Parey. Berlin, Hamburg.



- WILSON, A. C., MAXSON, L. R. *et* SARICH, V. M. (1974): Two Types of Molecular Evolution. Evidence from Studies of Interspecific Hybridization.- *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 71(7): 2843-2847.
- WILSON, D. E. *et* REEDER, D. M. (2005): *Mammal species of the world : a taxonomic and geographic reference*. Vol. 1,2.- 2142 pp. Johns Hopkins University Press. Baltimore.
- WILSON, E. O. *et* BROWN, W. L. (1953): The Subspecies Concept and Its Taxonomic Application.- *Systematic Zoology*, 2: 97-111.
- WINSOR, M. P. (2003): Non-essentialist methods in pre-Darwinian taxonomy.- *Biology and Philosophy*, 18: 387-400.
- WISZNIOWSKA, T. (1976): Niedzwiedz jaskiniowy z Kletna i innych jaskiń Polski.- *Acta Universitatis Wratislaviensis, Studia Geograficzne*, 25:1-75. Wrocław.
- WITHALM, G. (2001): Die Evolution der Metapodien in der Höhlenbären-Gruppe (Ursidae, Mammalia).- *Beiträge zur Paläontologie*, 26: 169-249.
- WOLSAN, M. (1993): Évolution des carnivores quaternaires en Europe Centrale dans leur contexte stratigraphique et paléoclimatique.- *L'Anthropologie*, 97: 203-222.
- WOLVERTON, S. (2001a): Environmental implications of zooarcheological measures of resource depression.- 181 pp. Dissertation, Faculty of the Graduate School, University of Missouri.
- WOLVERTON, S. (2001b): Caves, ursids, and artifacts: a natural-trap hypothesis.- *Journal of Ethnobiology*, 21(2): 55-72.
- WOODBURNE, M. O. (ed.) (1987): *Cenozoic mammals of North America: Geochronology and biostratigraphy*.- 336 pp. University of California Press. Berkeley.
- WOODING, S. *et* WARD, R. (1997): Phylogeography and pleistocene evolution in the North American black bear.- *Molecular Biology and Evolution*, 14: 1096-1105.
- ZAPFE, H. (1948): Die altpliozänen Bären von Hundsheim in Niederösterreich.- *Jb. geol. B.-Anst.*, Jg. 1946, 91: 95-164.
- ZDANSKY, O. (1924): Jungtertiäre Carnivoren Chinas.- *Palaeontologia Sinica, Series C*, 2(1): 1-149.
- ZDANSKY, O. (1928): Die Säugetiere der Quartärfauna von Chou-K'ou-Tien.- *Paleontologia Sinica, Ser. C*, 5(4): 1-146.
- ZIMMERMANN, E. A. W. VON (1780): *Geographische Geschichte des Menschen, und der vierfüßigen Thiere*. Bd. 2.- 432 pp. Weygandschen Buchhandlung. Leipzig.