

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Geologie

Studijní obor: Geologie



Bc. Roman Šmejkal

Bobrovití (Castoridae, Mammalia) ze spodnomiocénní (MN 3) lokality Ahníkov

Castorids (Castoridae, Mammalia) from the Early Miocene (MN 3) locality Ahníkov

Diplomová práce

Vedoucí práce:

RNDr. Stanislav Čermák, Ph.D.

Praha, 2018

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.

V Praze, 2. 5. 2018

Bc. Roman Šmejkal

.....

Rád bych poděkoval svému školiteli RNDr. Stanislavu Čermákovi, Ph.D za vedení diplomové práce, pomoc při vytváření diplomové práce a za pevné nervy, které se mnou měl. Dále bych chtěl poděkovat RNDr. Borisovi Ekrtovi za zpřístupnění materiálu a za pomoc při určování nalomených řezáků. Doc. Jakubovi Sakalovi Ph.D. za pomoc při kompletaci literatury, zejména geologie mostecké pánve a cenné rady. Knihovně geologie a Národní knihovně za spolupráci a ochotu při vyhledávání literárních zdrojů.

V neposlední řadě bych rád poděkoval rodině a blízkým za podporu při studiu.

Obsah

1. Úvod	2
2. Stanovené cíle práce	3
3. Literární přehled současného stavu poznání studované problematiky	4
3.1. Oligocénní nálezy	4
3.2. Miocénní nálezy	6
3.3. Systematika a klasifikace čeledi Castoridae	9
3.4. Fylogenetické vztahy svrchnooligocénních až miocénních taxonů Evropy	14
3.5. Synoptický přehled použitelných jmen ze skupiny druhu (sensu ICZN 1999) relevantních taxonů Castoridae	18
4. Studovaná lokalita a materiál	24
4.1. Geologický vývoj lokality v kontextu mostecké pánve	24
4.2. Terciérní listostratigrafické jednotky mostecké pánve	26
4.3. Lokalita Ahníkov I-II	27
4.3.1. Historie výzkumu	27
4.3.2. Geologie	27
4.3.3. Paleontologie	29
4.3.4. Stáří lokality	31
4.3.5. Ahníkov I, II v kontextu českých a evropských lokalit	31
4.4. Studovaný a srovnávací materiál	34
5. Metodika zpracování	37
6. Výsledky	41
6.1. Popis studovaného materiálu	41
6.1.1. Fenotypová entita A (malá forma)	43
6.1.2. Fenotypová entita B (velká forma)	47
6.2. Ontogenetický aspekt	52
7. Diskuse a srovnání	57
7.1. Rodové srovnání a zařazení	57
7.2. Srovnání formy A a B s druhy rodu <i>Steneofiber</i>	61
7.2.1. Srovnání formy A s druhy rodu <i>Steneofiber</i>	63
7.2.2. Srovnání formy B s druhy rodu <i>Steneofiber</i>	68
7.3. Systematická paleontologie	74
7.4. Poznámky k předpokládaným fylogenetickým vztahům v rámci rodu <i>Steneofiber</i>	80

8. Závěr.....	83
9. Seznam použité literatury	84
10. Přílohy	

Abstrakt

Bobři patří do čeledi Castoridae – jedná se o velké hlodavce, charakterizovaných robustní lebkou sciuromorfního typu, sciurognátní mandibulou, chrupem s tendencí k hypsodontii a incisivy uniseriální mikrostrukturou. Cílem práce je detailní morfometrická analýza fosilního materiálu bobrů ze spodního miocénu (MN 3a) z lokality Ahníkov I, II v České republice. V rozmanitém materiálu, který obsahuje celkem 388 fragmentárních vzorků, všechny náleží rodu *Steneofiber*, byly rozlišeny dva odlišné taxony, které jsou zde přiřazeny druhům - *Steneofiber eseri* (větší forma) a *Steneofiber aff. dehmi* (menší forma). Byla projednána jejich taxonomie, systematika a předpokládaná pozice v rámci existujících fylogenetických modelů.

Klíčová slova: Castoridae, *Steneofiber*, Česká republika, Ahníkov, MN 3, spodní miocén.

Abstract

Beavers are members of Castoridae – the family of large rodents characterized by a robust skull of sciuromorphic type, a sciurognathous mandible, dentition with a tendency to hypsodony and incisors by uniserial microstructure. The aim of the thesis is a detailed morphometric analysis of the fossil material of beavers coming from the early Miocene (MN 3a) locality Ahníkov I, II in the Czech Republic. In the numerous material comprising 388 fragmentary specimens, all belonging to the genus *Steneofiber*, two distinct species were distinguished, attributed here as – *Steneofiber eseri* (the larger form) and *Steneofiber aff. dehmi* (the smaller form). Their taxonomy, systematics and assumed position within existing phylogenetic models were discussed.

Key words: Castoridae, *Steneofiber*, Czech republic, Ahníkov, MN 3, early Miocene

1. Úvod

Bobří náleží do řádu hlodavců – Rodentia. Patří mezi největší hlodavce a v recentu Evropy jsou největšími zástupci hlodavců, podobně tomu tak bylo i v terciéru.

Jedná se o robustní hlodavce mající nízkou širokou lebku, která vykazuje znaky sciuromorfního typu. Na lebce chybí postorbitální výčnělky, které jsou typickým znakem Sciuridae. Mandibula je sciurognátní. Zubní vzorec je 1/1, 0/0, 1(2)/1, 3(2)/3(2). Chrup má tendenci k hypsondoncii. Okluzální plocha zubů nese lofodontní vzor. Bezkořenné horní i dolní incisivy neustále dorůstají. Na povrchu incisivů nalezneme uniseriální mikrostrukturu. Samci a samice dorůstají obvykle stejné velikosti.

Recentní bobří jsou semiakvaticní hlodavci, i když někteří terciérní zástupci jako rod *Minocastor* nebo rod *Palaeocastor* byly pouze fosoriální hrabavé formy. Skupina semiakvatických bobrů zahrnuje největší počet rodů (*Castoroides*, *Castor*, *Capacikala*, *Dipoides*, *Anchitheriomys*, *Monosaulax*, *Eucastor*, *Nothodipoides*, *Prodipoides*, *Prisaulax*, *Temporocastor*, *Steneofiber*, *Chalicomys*, *Trogontherium*). Dnešní žijící zástupci se vyskytují v okolí vodních toků. Na vodních plochách staví hráze. Uprostřed svého teritoria vystavují z větví a kmenů hnízdo, uvnitř je pouze jedna komora, do které vedou minimálně dva vchody.

Bobří incisivy jsou nepostradatelným nástrojem, který slouží ke zpracování a přeměnění okolní vegetace. Potravu tvoří zejména kořínky, výhonky, kůra a lýko stromů.

První zástupci čeledi Castoridae (rod *Agnotocastor* STIRTON, 1935) se vyskytovali již v eocénu. Největší rozkvět čeleď prodělala během miocénu. Dnes, v minulosti početnou, čeleď zastupuje pouze jeden rod *Castor* dvěma druhy (*Castor fiber* a *Castor canadensis*). Oba žijící druhy jsou geograficky odděleny. Na území Evropy a Asie se vyskytuje druh *Castor fiber*, zatímco *Castor canadensis* se vyskytuje pouze v Severní Americe. Za přežití rodu *Castor* je přičítána schopnost vytvářet a měnit lokalitu.

Fosilní zástupci čeledi Castoridae se vyskytovali i na území České republiky (FEJFAR a KVAČEK, 1993; NEDOMOVÁ 2003a, 2003b, 2003c, 2004). Diplomová práce se zabývá zástupci čeledi Castoridae ze spodno-miocénní lokality Ahníkov I a II. Nálezy ze zmiňovaných lokalit byly provizorně určeny Prof. Fejfarem. Menší formu přiřadil k druhu *Steneofiber depereti* a větší formu druhu *Monosaulax minutus* (FEJFAR a KVAČEK, 1993, FEJFAR ET AL., 2003). V pozdějších zprávách uvádí (MIKULÁŠ ET AL., 2006), že menší forma je druh *Steneofiber eseri* a větší forma *Steneofiber depereti*.

2. Stanovené cíle práce

Hlavním cílem diplomové práce bylo rodové a druhové zařazení studovaného materiálu čeledi Castoridae z lokality Ahníkov I, II z České republiky. Taxonomické zařazení daného materiálu má prohloubit poznání o výskytu čeledi a její rozmanitosti na území střední Evropy. Studovaný materiál se skládá z několika samostatných souborů soukromých sbírek, které byly získány Národním muzeem. Materiál je uložen v depozitáři Národního muzea v Horních Počernicích. Celkový počet fosilního materiálu čeledi Castoridae činí 388 samostatných kusů izolovaných zubů, fragmentů mandibul a maxil. Zkoumaný materiál nebyl nikdy podrobně paleontologicky zpracován a systematicky zařazen. V neposlední řadě je zmíněn vznik a sedimentace mostecké pánve, jelikož paleontologicky významná lokalita Ahníkov I, II je součástí zmíněného sedimentačního prostoru.

Hlavní cíle práce jsou:

- 1) Detailní morfometrická analýza materiálu z lokality Ahníkov I, II: materiál bude podrobně morfologicky popsán a změřen (měřit se bude mandibulární, alveolární a maxilární délka zubních řad, dále budou měřeny veškeré délko-šířkové rozměry okluzální plochy premolárů, molárů a incisivů a v neposlední řadě bude provedeno měření délky strií a striidů); názorné vzorky budou zobrazeny.
- 2) Srovnání daného materiálu se všemi relevantními nálezy sv. oligocénu až miocénu Evropy: na základě výsledků naměřených metrických hodnot a morfologie bude studovaný materiál srovnáván s nálezy podobného stáří, které byly nalezeny na území Evropy (tj. zejména s vybranými taxony rodů *Propalaeocastor*, *Steneofiber*, *Chalicomys*, *Anchitheriomys* a *Trogontherium*).
- 3) Taxonomická determinace daného materiálu: na základě získaných morfo-metrických dat a srovnání budou studované taxony zařazeny do rodu a druhu.
- 4) Kritické zhodnocení systematiky, klasifikace a fylogenetických vztahů miocénních bobrů střední Evropy.

3. Literární přehled současného stavu poznání studované problematiky

3.1. Oligocénní nálezy

Oligocénní nálezy bobrů jsou v Evropě velice vzácné, v důsledku zachování fosilního materiálu. Popis materiálu je často interpretován pouze na základě jediného fragmentu. Z dostupné literatury jsou vybrány nálezy relevantních taxonů, se kterými byl studovaný materiál porovnáván či diskutován.

Mezi evropské oligocénní nálezy přičítané rodu *Steneofiber* GEOFFROY, 1833 patří materiál izolovaných zubů z lokality Gamersheim (Německo) uváděné DEHMEM (1937), který publikoval nález předběžně jako *Steneofiber* n. sp., bez druhového zařazení. Následně FREUDENBERG (1941) materiál přezkoumal a na základě fragmentů nalezených mandibul a morfologie molárů stanovil nový druh *Steneofiber dehmi*. V literatuře na zmiňovaný druh upozorňuje pouze několik málo autorů (ALDANA-CARRASCO, 1992; HUGUENEYOVÁ, 1975, 1999; LIOVÁ et al., 2017; SIERRA et al., 1990; WU et al., 2004).

Francouzský paleontolog LAVOCAT (1951), který se ve své publikaci zaměřil zejména na nálezy miocénní fauny z území Francie, zmiňuje dva odlišné taxony rodu *Steneofiber* GEOFFROY, 1833. Valná část materiálu byla přiřazena spodnomiocénnímu druhu *Steneofiber eseri* VON MEYER, 1846, ale z oligocénních sedimentů z lokality Saint-Martin-De-Castillion (Francie) LAVOCAT odlišil metricky menší materiál dentice a mandibul jako samostatný poddruh *Steneofiber eseri antiquus* LAVOCAT, 1951. LAVOCAT upozorňuje, že morfologie dentice u obou druhů byla shodná (LAVOCAT, 1951).

Další nález ze svrchního oligocénu popsal MISONNE (1957). Materiál pochází z lokality Hoogbutsel-Hoeleden (Belgie) a byl popsán jako nový druh *Steneofiber butselensis* MISONNE, 1957. Autor zmiňuje, že fragmenty mandibul a izolované zuby vykazují složitější struktury dentice, než jsou známy u miocénních nálezů rodu *Steneofiber* (MISONNE, 1957). Tentýž nález později přezkoumala HUGUENEYOVÁ (1975). Druh se dnes řadí mezi zástupce rodu *Propalaeocastor* BORISOGLEBSKAYA, 1967, zároveň se jedná o vůbec geologicky nejstarší nález rodu *Propalaeocastor* na území západní Evropy.

Maďarský paleontolog KRETZOI (1974) ve své publikaci uvádí popis fragmentu mandibuly rodu *Steneofiber*, který byl nalezen při vrtných pracích u Komárna na Slovensku. Autor zmiňuje, že materiál byl nalezen v sedimentech svrchního oligocénu až spodního miocénu. Nález mandibuly s kompletní zubní řadou p4-m3 popisuje jako nový druh

Steneofiber humilidens KRETZOI, 1974. V publikaci se KRETZOI odkazuje na belgický nález druhu *Steneofiber butselensis* MISONNE, 1957, na kterém demonstruje odlišné morfologické znaky dentice. Doporučuje druh *Steneofiber butselensis* řadit do samostatného rodu *Asteneofiber* (KRETZOI, 1974). Rod *Asteneofiber* je v současné době považován za mladší synonymum rodu *Propalaeocastor* (MCKENNA a BELLOVÁ, 1997; LIOVÁ et al., 2017).

HUGUENEYOVÁ (1975) v souborné práci o oligocénních bobrech zmiňuje nálezy druhů *Steneofiber butselensis* MISONNE, 1957 z lokality Hoogbutsel-Hoeleden (Belgie), *Steneofiber dehmi* FREUDENBERG, 1941 z lokality Gamersheim (Německo) a *Steneofiber eseri antiquus* LAVOCAT, 1951 z lokality Saint-Martin-De-Castillion (Francie). Poslední zmíněný nález přezkoumala a taxonomicky určila (na základě morfologických znaků dentice) jako *Steneofiber* aff. *dehmi* FREUDENBERG, 1941. Belgický materiál druhu *Steneofiber butselensis* HUGUENEYOVÁ (1975) porovnála s rody *Agnotocastor*, *Palaeocastor* LEIDY, 1869, *Propalaeocastor* a nález *Trechomys isignis* SCHLOSSER, 1884. Podle morfologie dentice HUGUENEYOVÁ (1975) přisuzovala příbuznost druhu spíše k rodu *Propalaeocastor*. V publikaci porovnává rozměry dentice a zároveň fylogenetické vztahy daných druhů (HUGUENEYOVÁ, 1975).

Obdobně jako HUGUENEYOVÁ (1975) uvažovali i SIERRA et al. (1990), kteří se zabývali myšlenkou, že svrchnooligocénní materiál druhu *Steneofiber eseri antiquus* LAVOCAT, 1951 a *Steneofiber dehmi* FREUDENBERG, 1941 by mohl představovat jeden druh. Zároveň demonstrují na fosilním záznamu z lokality Santa Cilia (Španělsko), že by se mohlo na základě morfologie dentice jednat o tentýž druh, který popsal LAVOCAT (1951). Nález ze španělské lokality popsali SIERRA et al. (1990) jako *Palaeomys dehmi* (*Palaeomys* synonymum pro *Steneofiber*). Dodávají, že na lokalitě St Gérard (Francie) byl nalezen smíšený materiál patřící čeledi Castoridae. Sbíрку ze St Gérard popsal VIRET (1929), který materiál přiřadil pouze miocénnímu druhu *Steneofiber eseri*. Některé vzorky jsou však poměrně malé a nelze vyloučit příslušnost k druhu *Steneofiber dehmi* (SIERRA et al., 1990). Navíc se materiál odlišuje od juvenilního materiálu, který popsal VIRET (1925) jako *Steneofiber julieni* VIRET, 1925 jenž je považován za mladší synonymum druhu *Steneofiber eseri* (VIRET, 1929; SIERRA et al., 1990).

Na HUGUENEYOVOU (1975) podobně jako SIERRA et al. (1990) navázali WU et al. (2004), kteří se zaměřili zejména na asijské oligocénní formy bobrů. V publikaci však zmiňují již výše zmíněné druhy *Steneofiber dehmi*, *Steneofiber humilidens* a *Steneofiber butselensis*.

WU et al. (2004) tvrdí, že podle nalezeného materiálu bobrů z oblasti Aral (Kazachstán) by měly být následující druhy přeřazeny do rodu *Propalaeocastor* (*Propalaeocastor kazachstanicus*, *Propalaeocastor shevyrevae*, *Propalaeocastor* aff. *shevyrevae* a *Propalaeocastor zaissanensis*). Důležitým druhem je *Propalaeocastor irtyschensis*, který na základě morfologických znaků tvoří přechodový článek mezi evropskými druhy *Propalaeocastor butselensis* a "*Steneofiber* aff. *dehmi*", zároveň se podobá asijským formám, nejvíce druhu *Propalaeocastor zaissanensis* (WU et al., 2004).

V nejnovější publikaci se LIOVÁ et al. (2017) zabývali rozšířením primitivních forem bobrů z Asie. Asijské formy bobrů v práci porovnávali i s primitivními formami bobrů z Evropy a Severní Ameriky. Porovnávali velikost a morfologii dentice oligocénních rodů *Agnotocastor* STIRTON, 1935; *Propalaeocastor* BORISOGLEBSKAYA, 1967 a *Steneofiber*. Druh určený HUGUENEYOVOU (1975) jako *Steneofiber* aff. *dehmi* zařadili do rodu *Propalaeocastor* (LIOVÁ et al., 2017).

3.2. Miocénní nálezy

Miocénní fosilní záznam čeledi Castoridae je oproti oligocénním nálezům relativně hojný. Podobně jako u oligocénních zástupců se jedná nejčastěji o nálezy izolovaných zubů nebo fragmenty mandibul či maxil. Vzácností jsou celé lebky s kompletní denticí. V evropském fosilním materiálu ze sedimentárních partií spodního miocénu dominují nálezy rodu *Steneofiber* GEOFFROY, 1833, které zde budou rozebrány.

Z dostupné literatury vyplývá, že Kaup (1832) popsal tři samostatné taxony z miocénních sedimentů. Materiál nalezený na lokalitě Weisenau (Německo) určil jako *Palaeomys castoroides* KAUP, 1832 a nálezy z lokality Eppelsheim (Německo) rozdělil do dvou druhů *Chalicomys jaegeri* a *Chelodus typus* KAUP, 1832. MEYER (1838) upozornil na značnou morfologickou shodu obou druhů a uvedl, že druh *Palaeomys castoroides* je synonymum druhu *Chalicomys jaegeri*. Později MEYER (1846) publikoval nálezy z lokality Örlingen u Ulmu (Německo) jako nový druh *Chalicomys eseri* VON MEYER, 1846 (dnes řazen do rodu *Steneofiber*). MEYER uvádí, že *Chalicomys eseri* se od rodu *Palaeomys castoroides* liší velikostí a morfologií molárů (MEYER, 1846). SCHLOSSER (1884) a VIRET (1929) chybně uvádějí, že MEYER uvedl druhový název *Chalicomys eseri* již v roce 1838 (KUSS, 1960).

GEOFFROY (1833) uvedl vůbec nejstarší popis spodnomiocenního bobra z lokality Saint-Gerand-le-Puy (Francie), avšak bez druhového zařazení (STIRTON, 1935; SIERRA, 1990; STEFENOVÁ, 1997; HUGUENEYOVÁ, 1999). V roce 1833 popsal nález lebky bobra z lokality Allier (Francie). Fosilní materiál přiřadil novému rodu *Steneofiber* (původně publikováno jako *Steneotherium*) (GEOFFROY, 1833).

POMEL (1847) popsal nález spodní čelisti se zubní řadou p4-m3 z lokality Saint-Gernad-le-Puy (MN 2, Francie) jako nový druh *Steneofiber castorinus* POMEL, 1847. Jedná se o velikostně menší druh než *Steneofiber eseri* (POMEL, 1947).

Další spodnomiocenní materiál pochází opět ze západní Evropy. LARTET (1851) popisuje materiál z lokality Sansan (Francie) jako nové druhy *Myopotamus sansaniensis* a *Castor subpyrenaicus*. SCHLOSSER přezkoumal materiál *Myopotamus sansaniensis* a zařadil jej do rodu *Chalicomys* (SCHLOSSER, 1884). Novější vědecká interpretace řadí nález na základě morfologie do podrodu *Euroxeromys* SAMSON A RADULESCO, 1973 dříve rod *Trogontherium* FISCHER DE WALDHEIM, 1809 (MAYTHEW, 1978; HUGUENEYOVÁ a DURANTHON, 2012). Materiál popsáný jako *Castor subpyrenaicus* zahrnul MAYET do rodu *Steneofiber* jako druh *Steneofiber subpyrenaicus* (MAYET, 1908; HUGUENEYOVÁ, 1999; MÖRS a STEFENOVÁ, 2010; STEFENOVÁ, 2011). CASANOVAS-VILAR souhlasí se samostatným druhem, ale domnívá se, že jde spíše o zástupce rodu *Chalicomys* (CASANOVAS-VILAR, 2007).

V druhé polovině 19. století se setkáváme s dalšími miocenními nálezy řazenými do rodu *Steneofiber*. GERVAIS (1852) přiřadil nález spodní čelisti z lokality St. Hilaire (Francie) rodu *Steneofiber* a popsal nový druh *Steneofiber viciacensis*. Další nálezy *Steneofiber castorinus* zmiňuje FILHOL (1879). SCHLOSSER zahrnuje fosilie interpretované jako *Steneofiber viciacensis* pod druh *Chalicomys eseri* (SCHLOSSER, 1884).

Ve Francii na počátku 20. století našli při paleontologických výzkumech další materiál náležící rodu *Steneofiber*. Nalezená forma *Steneofiber* vykazovala větší metrické rozměry než *Steneofiber eseri*. MAYET (1908) zmíněný materiál ze spodnomiocenní lokality Artenay (Francie) popsal a na základě morfologie stanovil nový druh *Steneofiber depereti*. Z lokality kromě holotypu pochází další fragmenty mandibul a izolovaných zubů (STIRTON, 1935).

VIRET (1925) popsal malý fragment mandibuly z lokality St. Gérard (Francie) jako druh *Steneofiber julieni* VIRET, 1925. Většina autorů nepovažuje tento druh za validní, jelikož

ze stejné lokality popsal VIRET (1929) i druh *Steneofiber eseri* (SIERRA, 1990, STIRTON, 1935; STEFENOVÁ, 1997, 2011; HUGUENEYOVÁ, 1999).

Průlomem pro studium čeledi Castoridae se stala publikace STIRTONA (1935). STIRTON (1935) provedl první revizi rodů, druhů a materiálu zaměřenou na severoamerické bobry. Definoval znaky rodu *Monosalax* STIRTON, 1935, kam zařadil nálezy popsané jako *Steneofiber eseri*. Z publikace STIRTONA (1935) vychází většina autorů zabývajících se zmíněnou problematikou, viz např. XU, 1994; HUGUENEYOVÁ, 1999; STEFENOVÁ, 1997; KORTH, 2002 a další.

Francouzský paleontolog GINSBURG se věnoval studiu *Steneofiber depereti* z několika francouzských lokalit (1967). Na základě detailního popisu lebky, chrupu a jednotlivých kostních fragmentů definoval jednotlivé podruhy daného druhu: *Steneofiber depereti janvieri* GINSBURG, 1971 z lokality Deneze (MN 3), *Steneofiber depereti caliodonrensis* GINSBURG, 1971 z lokality Chilleurs-aux-Bois (MN 3) a *Steneofiber depereti* z lokality Artenay (MN 4a) (GINSBURG, 1971). V další publikaci uvádí podruh z lokality Chevillle jako *Steneofiber depereti carnutensis* GINSBURG, 1988 (MN 4b – MN 5) (GINSBURG, 1988).

HUGUENEYOVÁ odlišila oligocénní zástupce Castoridae na základě morfologie chrupu viz výše (HUGUENEYOVÁ, 1975). V návaznosti se už věnovala systematice, adaptaci a stratigrafii evropských bobrů (HUGUENEYOVÁ a ESCUILLIE, 1995 a 1996). Kriticky zhodnotila vývoj druhů a poukázala na odlišné druhově neurčené jedince. V příloze publikace od HUGUENEYOVÉ (1999) je zveřejněn i soupis nálezů z jednotlivých lokalit.

STEFENOVÁ (1997) provedla detailní revizi druhu *Steneofiber eseri* z Ulmu (Německo). Studovaný materiál metricky porovnávala s druhy *Steneofiber viciacensis*, *Steneofiber depereti*, *Steneofiber minutus* a *Trogontherium minutum* (STEFENOVÁ, 1997). V další publikaci materiál druhu *Steneofiber eseri* porovnávala s druhem *Steneofiber castorinus* Saint-Gernad-le-Puy, Francie (STEFENOVÁ, 2001). Posledně zmíněný druh následně revidovala STEFENOVÁ (2005). Dále zpracovala materiál druhu *Trogontherium minutum* z lokality Petersbuch, Německo (STEFENOVÁ a RUMMEL, 2003), materiál rodu *Anchitheriomys* ROGER, 1898 z centrální Evropy (STEFENOVÁ a MÖRS, 2008) a materiál *Steneofiber depereti* z lokality Hambach (Německo), který následně porovnávala s evropskými nálezy (MÖRS a STEFENOVÁ, 2010). Upozornila na variabilitu a opotřebování dentice, která je u každého jedince velice odlišná (STEFENOVÁ, 2009). V roce 2011 publikovala studii věnující se vzájemným fylogenetickým vztahům jednotlivých evropských taxonů bobrů (STEFENOVÁ,

2011). Touto problematikou se zabývá i řada ostatních studií, např. Ünay, 1976, 1977, 1989, XU, 1996; MCKENNA a BELLOVÁ, 1997; KORTH, 2002; KORTH a RYBCZINSKIOVÁ, 2003; WU et al., 2004; KORTH A BAILEY, 2006; RYBCZINSKIOVÁ, 2007; CASANOVAS-VILAR ET AL., 2008; GARCÍA-ALIX et al., 2007; FLYNN a JACOBS, 2008; MAYDA, 2008; SAMUELS A VAN VALKENBURGH, 2008, 2009; B. MÖRS a STEFENOVÁ, 2010; MÖRS et al., 2016; LIOVÁ et al., 2017.

3. 3. Systematika a klasifikace čeledi Castoridae

Čeď Castoridae HEMPRICH, 1820 a vyhynulé čeledi Eutypomyidae MILLER a GIDLEY, 1918 a Rhizospalacidae THALER, 1966 se řadí do nadčeledi Castoroidea GRAY, 1821, která patří společně s nadčeledmi Eomyoidea WINGE, 1887 a Geomyoidea BONAPARTE, 1845 do podřádu Castorimorpha WOOD, 1955, řádu Rodentia BOWDICH, 1821. Přehled klasifikace čeledi Castoridae podle Kortha (2002) je uveden v Tabulce 1.

Jedná se o výhradně holoarktickou čeď hlodavců, která se v geologické minulosti nerozšířila na jižní polokouli. Z dosavadních fosilních nálezů lze říci, že bobří během svého vývoje vytvořili různorodé skupiny. Do studované čeledi je do současnosti řazeno zhruba 30 rodů (LIOVÁ et al., 2017). Nejstarší formy byly doloženy již v eocénu na území Severní Ameriky. Během oligocenních paleogeografických změn došlo k oddělení nejméně tří linií. Kdysi početnou skupinu velkých hlodavců dnes zastupuje pouze jeden rod *Castor* LINNAEUS, 1758, dvěma druhy *Castor canadensis* a *Castor fiber* (KORTH, 1998, 2002; HUGUENEYOVÁ, 1999; CASANOVAS-VILAR, 2007; STEFENOVÁ, 2011).

Nejbližší žijící sesterskou skupinou je čeď Eutypomyidae, která vykazuje brachyodontní chrup se složitou strukturou okluzální plochy zubu. Čeď se nevyskytuje na území Evropy. Příbuznost čeledi Castoridae a Eutypomyidae dokládají primitivní morfologické znaky na dentici u vymřelé podčeledi Agnotocastorinae. Agnotocastoridae reprezentuje primitivní bobry ze svrchního eocénu až svrchního miocénu severní Ameriky a z oligocénu až svrchního miocénu území Euroasie. Rýhy na dentici představují společné simplesiomorfny rysy pro obě čeledi (KORTH, 2002; CASANOVAS-VILAR, 2007).

První souhrnné systematické členění na základě morfologie řezáků provedl STIRTON (1935). První skupina zahrnovala rody se zploštělými řezáky a druhá s konvexními řezáky. Nejednalo se ovšem o vnitřní systematické uspořádání čeledi (STIRTON, 1935).

Později SIMPSON (1945), dělil čeled' Castoridae na podčeledi (Castorinae a Castoroidinae). MARTIN (1987) se zabýval fosilními nálezy ze spodnomiocénní lokality Arikarean v Severní Americe a vyčleňuje novou podčeled' Palaeocastorinae (MARTIN, 1987). Severoamerickými zástupci se později zabýval rovněž i KORTH (1994) a reviduje tehdejší názory na systematické postavení jednotlivých skupin. Kromě podčeledí Castorinae, Castoroidinae a Palaeocastorinae vymezil neurčité zástupce, které nezapadají svými morfologickými do definovaných podčeledí. Do podčeledi Palaeocastorinae MARTIN, 1987 zahrnul čtyři skupiny Palaeocastorini, Capacikalini, Euhapsini (KORTH, 1994). Pozdější práce od MCKENNA a BELLOVÉ (1997) předešlé tvrzení zavrhl. Autoři se navrátili k původní systematice od SIMPSONA, 1945 (MCKENNA a BELLOVÁ, 1997). Nejpoužívanější rozdělení navrhl KORTH v roce 2002, který zavedl čtyři podčeledi Agnotocastorinae, Palaeocastorinae, Castoroidinae a Castorinae. Navázal tak na svou předchozí publikaci z roku 1994 (KORTH, 2002). V roce 2004 povýšil Anchitheriomyini na podčeled' Anchtheriomyinae (KORTH, 2004).

Nejstarší zástupci čeledi Castoridae pocházejí z území dnešní Severní Ameriky, kde se objevili již na hranici eocénu/oligocénu. Jednalo se o podčeled' Palaeocastorinae MARTIN, 1987, která není ve fosilním záznamu na území Evropy zastoupena (KORTH, 1994). Nejstarší nálezy bobrů z Evropy jsou řazeny do rodu *Steneofiber* GEOFFROY, 1833, který se zde rozšířil během spodního oligocénu (HUGUENEYOVÁ, 1975). Nedávné studie tvrdí, že nejstarším zástupcem na území byl rod *Propalaeocastor* (LIOVÁ et al., 2017).

Primitivní podčeled' Agnotocastorinae KORTH a EMRY, 1997 se odlišuje zejména denticí. Agnotocastorini KORTH a EMRY, 1997 se vyznačují paralelními zubními řadami, hladkými řezáky a přítomností třetích premolárů. Do skupiny řadíme tyto rody *Hystriopsis* LEIDY, 1858; *Agnotocastor* STIRTON, 1935; *Neatocastor* KORTH, 1996 (KORTH, 2002). Obecně se předpokládá, že rod *Agnotocastor* STIRTON, 1935 a rod *Propalaeocastor* LEIDY, 1869 jsou blízce spjati (KORTH, 2002, 2004; KORTH & SAMUELS, 2015; MÖRS et al., 2016; LIOVÁ et al., 2017). LIOVÁ et al.(2017) navrhuje na základě fylogeneze, aby některé druhy rodu *Agnotocastor* (*P. galushai*, *P. readingi*, *P. coloradensis* a *P. aubekerovi*) a nález "*Steneofiber* aff. *dehmi*" ze Saint-Martin-de-Castillon ve Francii (HUGUENEYOVÁ, 1975) by měly být znovu přiděleny rodu *Propalaeocastor* BORISSOGLEBSKAYA, 1967 (LIOVÁ et al., 2017).

Druhou primitivní podčeledí je podčeled' Anchtheriomyinae KORTH, 2001(KORTH, 2004; MÖRS et al., 2016). U skupiny Anchtheriomyini nese okluzální plocha zubů více fosset

a záhybů, přítomen je pouze juvenilní třetí premolár. Dalším typickým rysem je anteriorní plocha řezáků, která bývá nerovná. Maxilární zubní řady nejsou zcela paralelní. Nosní kosti jsou zkráceny (KORTH a EMRY, 1997; KORTH, 2001; CASANOVAS-VILAR, 2007). Skupinu zastupují rody *Anchitheriomys* ROGER, 1898; *Propalaeocastor* BORISSOGLEBSKAYA, 1967; *Minocastor* MÖRS et al., 2016 a *Oligotheriomys* KORTH, 1998 (KORTH, 2002; Mörs et al., 2016). LYTSHEV a SHEVYREVA (1994) a LOPATIN (2003, 2004) dokonce naznačují, že *Propalaeocastor* je mladší synonymum rodu *Steneofiber*.

Další podčeleď Palaeocastorinae MARTIN, 1987 se vyznačuje zánikem třetích premolárů. Čtvrtý premolár převyšuje velikostí zbylé moláry. Řezáky mají zploštěný charakter. Chrup je mesodontní. Lebka se postorbitálně zúžuje. Končetiny jsou robustní a ocas krátký. KORTH ve své publikaci upozorňuje na rychlou diverzifikaci podčeledi. Palaeocastorinae zahrnuje pět rodů *Palaeocastor* LEIDY, 1869; *Euhapsis* DOUGLASS, 1905; *Capacikala* MACDONALD, 1963; *Fossorcastor* MARTIN, 1987; *Pseudopalaeocastor* MARTIN, 1987 (KORTH, 2002).

Podčeledi Castoroidinae ALLEN, 1877 a Castorinae HEMPRICH, 1820 mají mnoho společných rysů. Ztratily třetí premoláry, zatímco čtvrté premoláry jsou největšími zuby v zubní řadě. Všechny zuby jsou hypsodontní. Nosní kosti se rozšiřují posteriorně na rostrum jako premaxila. Povrch platiny je drážkovaný (KORTH, 2002). Odlišný znak bychom našli u podčeledi Castoroidinae ALLEN, 1877, kde je apofýza více mediálně orientována (KORTH, 2002; CASANOVAS-VILAR, 2007).

Podčeleď Castoroidinae ALLEN, 1877 zahrnuje skupinu Castoroidini ALLEN, 1877 a Trogontheriini LYSHEV, 1973. Castoroidini ALLEN, 1877 se vyznačují „S“ vzorem na okluzi zubů. Lze zde sledovat tendenci k zvětšování tělesného objemu, zatímco první rody jako *Dipoides* SCHLOSSER, 1902 nebo *Monosaulax* STIRTON, 1935 jsou malé, pleistocénní rod *Castoroides* FOSTER, 1838 dorůstal velikosti medvěda černého. Paleontologicky nejstarší fosilní záznam skupiny nalezneme ve spodním miocénu na území Severní Ameriky. V Evropě se vyskytují zástupci skupiny Castoroidini ALLEN, 1877 od svrchního miocénu a to rod *Dipoides* SCHLOSSER, 1902. Do skupiny castoroidini zařadil KORTH (2002) rody *Monosaulax* STIRTON, 1935; *Eucastor* LEIDY, 1858; *Dipoides* SCHLOSSER, 1902; *Castoroides* FOSTER, 1838; *Procastoroides* BARBOUR a SCHULTZ, 1937. Druhá skupina Trogontheriini LYTSHEV, 1973 se odlišuje nápaditým protažením spodních třetích molárů, delšími flexy a okluzální plocha zubů nemá vzor písmena „S“. Skupina je složena z pěti rodů *Trogontherium* FISCHER

de Waldheim, 1809; *Boreofiber* RADULESCO a SAMSON, 1972; *Euroxenomys* SAMSON a RADULESCO, 1973; *Youngofiber* CHOW a LI, 1978; *Asiacastor* LYTSHEV, 1971 (KORTH, 2002). Velké stratigrafické rozšíření má rod *Trogontherium* FISCHER DE WALDHEIM, 1809, jehož fosilní záznam je znám od miocénu (MN 5) až do plesitocénu (HUGUENEYOVÁ, 1999). Původně do této skupiny zařadila HUGUENEYOVÁ i rod *Shreuderia* ALDANA CARRASCO, 1992 z valleské pánve Vallès-Penedès, jelikož předpokládala, že se jedná o podrod rodu *Eucastor* (ALDANA CARRASCO, 1992; HUGUENEYOVÁ, 1999). KORTH (2002) v poslední publikované práci zabývající se systematickým zařazením rodu *Shreuderia* ALDANA CARRASCO, 1992 usuzuje, že na základě morfologie patří rod do podčeledě Castorinae HEMPRICH, 1820 (KORTH, 2002).

Jedinci z podčeledi Castorinae HEMPRICH, 1820 se vyskytovali na území tehdejší Evropy již od spodního oligocénu. Chrup je hypsodontní s tetralofodontním vzorem. Striae a striidy bývají dlouhé, v závislosti na otevřených flexech a flexidech. Zubní synklinály mohou nést u některých druhů cement. Skelet je masivní. Podle anatomie ocasu a končetin lze soudit, že některé rody byly přizpůsobeny na semiakvatický způsob života. Rozšířený femur a Humerus dokazují, že na ně musely být uchyceny silné svaly. Do podčeledi patří následující rody *Castor* LINNAEUS, 1758; *Palaeomys* KAUP, 1832 a *Chalicomys* KAUP, 1832; *Steneofiber* GEOFFROY, 1833; *Zamolxifiber* RADULESCO a SAMSON, 1967; *Romanofiber* RADULESCO a SAMSON, 1967; *Schreuderia* ALDANA-CARRASCO, 1992 (KORTH, 2002; CASANOVAS-VILAR, 2007). Řazen mezi Castorinae je také rod *Sinocastor* (RYBCZYNSKIOVÁ et al., 2010).

Tabulka 1.-Přehled klasifikace čeledi Castoridae (KORTH, 2002). (*= systematická klasifikace pouze pro americké rody, Korth 1994)

Klasifikace čeledi Castoridae					
Stirton, 1935	Simpson, 1945	Korth, 1994*	Xu, 1935	McKenna a Bell, 1997	Korth, 2002
Polo-zploštělé incisivy	Castorinae	Nejistá podčeleď	Agnotocastorinae	Castorinae	Agnotocastorinae
<i>Agnocastor</i>	<i>Agnotocastor</i>	<i>Agnotocastor</i>	<i>Agnotocastor</i>	<i>Agnotocastor</i>	<i>Agnocastorini</i>
<i>Palaeocastor</i>	<i>Palaeocastor</i>	<i>Hystriopsis</i>	<i>Hystriopsis</i>		
<i>Euhapsis</i>	<i>Euhapsis</i>	Castorinae	Castorinae	<i>Capacikala</i>	<i>Agnotocastor</i>
<i>Palaeomys</i>	<i>Palaeomys</i>	<i>Castor</i>	<i>Palaeocastor</i>	<i>Pseudopalaeocastor</i>	<i>Neotocastor</i>
<i>Castor</i>	<i>Sinocastor</i>	Palaeocastorinae	<i>Steneoiffiber</i>	<i>Castorini</i>	<i>Hystriopsis</i>
	<i>Castor</i>	<i>Palaeocastor</i>	<i>Hystriopsis</i>	<i>Euhapsina</i>	<i>Anchitheriomysini</i>
Konvexní incisivy	Castoroidinae	<i>Capitanka</i>	<i>Castor</i>		<i>Anchitheriomys</i>
<i>Steneoiffiber</i>	<i>Steneoiffiber</i>	<i>Capacikalini</i>	<i>Fossocastorinae</i>	<i>Euhapsis</i>	<i>Propalaeocastor</i>
<i>Monosaulax</i>	<i>Monosaulax</i>	<i>Capacikala</i>	<i>Euhapsis</i>	<i>Castorina</i>	<i>Oligotheriomys</i>
<i>Eucastor</i>	<i>Eucastor</i>	<i>Pseudopalaeocastor</i>	<i>Capatanka</i>		
<i>Dipoides</i>	<i>Dipoides</i>	<i>Euhapsini</i>	<i>Nannasfiber</i>	<i>Propalaeocastor</i>	<i>Palaeocastor</i>
<i>Castoroides</i>	<i>Procastoroides</i>		<i>Fossocastor</i>	<i>Palaeomys</i>	<i>Capacikala</i>
<i>Amblyocastor</i>	<i>Castoroides</i>	Castoroidinae	Asiacastorinae	<i>Palaeocastor</i>	<i>Pseudopalaeocastor</i>
<i>Hystriopsis</i>	<i>Trogontherium</i>	<i>Monosaulax</i>	<i>Asiacastor</i>	<i>Hystriopsis</i>	<i>Euhapsis</i>
<i>Trogontherium</i>	<i>Amblyocastor</i>	<i>Eucastor</i>	<i>Anchitheriomys</i>	<i>Castor</i>	<i>Fossocastor</i>
<i>Conodontes</i>		<i>Dipoides</i>	<i>Youngoiffiber</i>		
		<i>Procastoroides</i>	<i>Trogontherium</i>	Castoroidinae	Castoroidinae
		<i>Castoroides</i>	Castoroidinae	<i>Steneoiffiber</i>	<i>Castoroidini</i>
			<i>Eucastor</i>	<i>Neotocastor</i>	<i>Monosaulax</i>
			<i>Dipoides</i>	<i>Asiacastor</i>	<i>Eucastor</i>
			<i>Procastoroides</i>	<i>Youngoiffiber</i>	<i>Dipoides</i>
			<i>Castoroides</i>	<i>Trogontherium</i>	<i>Castoroides</i>
				<i>Eucastor</i>	<i>Paracastoroides</i>
				<i>Schreuderia</i>	<i>Trogontheriini</i>
				<i>Dipoides</i>	<i>Trogontherium</i>
				<i>Boreoiffiber</i>	<i>Boreoiffiber</i>
				<i>Romanocastor</i>	<i>Euroxeromys</i>
				<i>Zamolxfiber</i>	<i>Youngoiffiber</i>
				<i>Procastoroides</i>	<i>Asiacastor</i>
				<i>Castoroides</i>	Castorinae
				<i>Paradipoides</i>	<i>Castor</i>
					<i>Palaeomys=(Chalicomys)</i>
					<i>Steneoiffiber</i>
					<i>Zamolxfiber</i>
					<i>Romanofiber</i>
					<i>Schreuderia</i>

3. 4. Fylogenetické vztahy svrchnooligocénních až miocénních taxonů Evropy

Jedním z hlavních taxonomických určovacích znaků, kromě morfologie dentice, je do jisté míry i velikost. U bobrů v geologickém čase lze pozorovat tendenci zvětšování objemu těla. Zejména u evropských zástupců se předpokládá, že hlavní miocénní vývojovou linii představoval rod *Steneofiber*. Evoluce evropských bobrů je komplikovaná, jelikož mnoho fosilního záznamu známe pouze z fragmentů (SCHREUDER, 1931; MAYHEW, 1978; SIERRA, 1990; Casanovas-Vilar, 2007; RYBCZYNSKIOVÁ et al., 2010; STEFENOVÁ, 1997, 2011;).

Prvním, kdo se zabíral podrobněji problematikou fosilních bobrů, byl R. A. STIRTON (1935), který sepsal podrobný přehled fosilních druhů. STIRTON ve svém díle poprvé popsal rod *Monosaulax*. Naprostá část je věnována vymřelým zástupcům ze Severní Ameriky. Autor předpokládá, že v Evropě byl svrchnooligocénní a spodnomiocénní zástupce *Steneofiber castorinus* byl klíčovým bodem pro vývoj mladšího druhu *Steneofiber depereti*. Domníval se, že oligocénní a miocénní zástupci bobrů se vyvíjeli přes rod *Steneofiber* k rodu *Palaeomys* až k rodu *Castor* (STIRTON, 1935).

Ve studii zaměřené na oligocénní formy bobrů na území Evropy HUGUENEYOVÁ (1975) přezkoumala tři formy *Steneofiber butselensis* z Hoogbutsel-Hoeleden (MP 21), *Steneofiber aff. dehmi* ze Saint-Martin-de-Castillon (MP 24) a *Steneofiber dehmi* z Gaimersheimu (MP 29). Autorka se snažila utřídit morfologické znaky a diskutovat evoluční tendenci. Podle morfologických struktur dentice usuzovala, že vývojová větev oligocénních zástupců směřovala k druhu *Steneofiber eseri*. Geologicky nejstarším zástupcem linie stanovila druh *Steneofiber butselensis*, který vykazuje primitivní znaky. Shodovala se s KRETZOIEM (1974), který pro jmenovaný druh stanovil nové rodové jméno *Asteneofiber*. Spodnomiocénní druh *Steneofiber eseri* se zřejmě vyvinul ze svrchnooligocénního zástupce *Steneofiber dehmi*. Obě formy totiž mají téměř shodnou morfologii dentice, ale druh *Steneofiber dehmi* je menší (HUGUENEYOVÁ, 1975).

SIERRA et al. (1990) navazují na HUGUENEYOVOU (1975). Tvrdí, že během svrchního oligocénu a spodního miocénu se objevuje druh *Steneofiber dehmi* (FREUDENBERG, 1941), na který evolučně navazuje ve spodním miocénu druh *Steneofiber castorinus* (POMEL, 1847) a *Steneofiber depereti* (MAYET, 1908). *Steneofiber depereti* se vyskytuje ještě během středního miocénu spolu s druhem *Chalicomys jaegeri* (KAUP, 1832), jehož fosilní nálezy byly nalezeny i v sedimentech svrchního miocénu. Dále synonymizuje druh *Steneofiber depereti* a

Steneofiber eseri, jako důvod uvádí podobnou morfologii a rozšíření fosilních nálezů (SIERRA et al., 1990).

Dle HUGUENEYOVÉ (1999) vývoj evropských zástupců vychází z oligocenního zástupce *Asteneofiber butselensis* přes druh *Steneofiber dehmi* a *Steneofiber eseri* až k rodu *Trogontherium* (*Euroxemys*). Druhá linie se vyvíjí od spodnomiocenního druhu *Steneofiber depereti* k rodu *Chalicomys*. Autorka upozorňuje na velký problém příbuznosti druhu *Steneofiber depereti* a *Steneofiber eseri*. Sama dodává, že některé nálezy obou druhů jsou velice rozporuplné. Zastává tentýž názor o dělení na poddruhy druhu *Steneofiber depereti* jako GINSBURG. Domnívá se, že *Steneofiber humilidens* je synonymem druhu *Steneofiber dehmi*. Druhy *Steneofiber castorinus*, *Steneofiber viciacensis* a *Steneofiber antiquus* řadí do druhu *Steneofiber eseri*.

WU et al. (2004) se sice zabývali asijskými formami rodu *Prolaeocastor*, ale zohledňovali příbuznost asijských a evropských oligocenních bobrů. Navázali na HUGUENEYOVOU (1975, 1999), souhlasili s navrhovanou evoluční linií *Steneofiber-Trogontherium*, nicméně druh *Steneofiber butselensis* zařadili podle morfologie dentice do rodu *Propalaeocastor*. Na rozdíl od druhů *Steneofiber dehmi* a *Steneofiber eseri* se zmíněný *Steneofiber butselensis* odlišuje primitivními znaky, jiným tvarem hypoflexu a hypoflexidu, krátkým mesoflexem a přídatnou prometafossetou. Zmíněné znaky jsou typické pro rod *Propalaeocastor*. Rod *Steneofiber* se odlišuje většími rozměry, vyšší korunkou zubů, čtyřmi fossety/fossetidy na okluzální ploše, většinou menším počtem profosset a profossetidů, delším parafossetidem i parafossetou a přítomností proparafossetidu (WU et al., 2004).

CASANOVAS VILAR (2007) odkazuje ve své práci zejména na HUGUENEYOVOU (1999) a jeho názor na jednotlivé evoluční linie se v podstatě od HUGUENEYOVÉ (1999) neliší.

STEFENOVÁ (2011) rozlišuje několik vývojových větví evropských bobrů. Vychází tak z předpokladu, že počátečním předkem byl zřejmě oligocenní rod *Propaleocastor* (označený KRETZOIEM v roce 1974 jako *Asteno-fiber*). Na základě řady nálezů nelze vyloučit, že k vývoji samostatných bobřích linií mohlo dojít již během svrchního oligocénu. Oligocenní materiál se skládá pouze z fragmentů kostí a izolovaných zubů. Podle posledních zpráv lze uvažovat, že rod *Propaleocastor* zřejmě předcházel rod *Steneofiber* (WU et al., 2004).

STEFENOVÁ (2011) předpokládá tři samostatné vývojové linie, jejíž evoluce započala na přelomu svrchního oligocénu a spodního miocénu. Jedna z větví se odštěpila od

neznámého zástupce rodu *Propalaeocastor*. Zatím prvním známým spodnomiocénním představitelem linie je druh *Steneofiber eseri* a vývojově přechází k miocénnímu rodu *Trogontherium* (*Euroxeromys*). Druh *Steneofiber eseri* z lokality Ulm-Westangente v Německu (MN 2a) je doložen pouze z fragmentů kraniálních a poskraniálních částí (STEFENOVÁ, 1997). Rozšíření druhu *Steneofiber eseri* nebylo pouze na území střední Evropy. Nejlépe definován je geologicky mladší druh rodu *Trogontherium*, kterým je pleistocénní druh *Trogontherium cuvieri*. Jde o velkého zástupce se specifickými znaky lebky (FISCHER DE WALDHEIM, 1809; NEWTON, 1882, 1892; SCHREUDER, 1929, 1931; DECHASEUX, 1967; MAYHEW, 1978). Zeměpisné rozšíření v Evropě bylo nedávno přezkoumáno FOSTOWICZ-FRELIKOVOU (2008). První forma rodu *Trogontherium* byla poprvé zaznamenána z německé lokality Oellingen MN 3 (HUGUENEYOVÁ, 1999). Většinu druhů řazených do rodu *Trogontherium* reprezentuje minimální množství fragmentárního materiálu. Mnoho nalezeného materiálu rodu *Trogontherium* není zcela zařazeno. Vývojová linie z rodu *Steneofiber* k rodu *Trogontherium* není dosud přesně definována a jednoznačně pochopena. Znaky odlišující se od rodu *Steneofiber* jsou subhypsodontní chrup s minimálním cementem, velký kuželovitý premolár, protažený horní molár M3 a řezáky se smaltem (MAYHEW, 1978). V rámci Castoridae se smalt na řezácích vyskytuje nezávisle u rodů *Anchitheriomys* a *Castoroides* (také v *Propalaeocastor*) a podlouhlý M3 také u rodu *Castoroides*. Malé formy rodu *Trogontherium* nejsou dobře popsány. Platné zůstávají druhy *Trogontherium minutum* (VON MEYER, 1838) a *Trogontherium minus* (NEWTON, 1890). MAYHEW (1978) uvažuje o evoluční linii *Trogontherium minutum* – *Trogontherium minus*, kterou demonstruje na narůstající velikosti a prodlužování i zvětšování moláru M3. Během miocénu dochází k překrývání výskytu rodů *Steneofiber* a *Trogontherium*, což do značné míry ztěžuje identifikaci. Fosilní materiál ze savčích zón MN 6 – 8 naznačuje, že k odštěpení linií *Steneofiber* – *Trogontherium* a další linie *Steneofiber* – *Chalicomys* muselo proběhnout už v oligocénu. Veškeré znaky evoluce ztěžuje variabilita chrupu (STIRTON, 1935; CRUSAFONT et al., 1948; XU, 1994; STEFENOVÁ, 1997, 2009, 2011).

Druhá vývojová větev vychází, podobně jako první, z neznámého zástupce rodu *Propalaeocastor*. Linie navazuje k druhu *Steneofiber castorinus* a pokračuje přes druh *Steneofiber depereti* k rodu *Chalicomys* (STEFENOVÁ, 1997, 2011). Spodnomiocénní druh *Steneofiber castorinus* z lokality St. Gérard ve Francii (MN 2a) uvádí STEFENOVÁ jako prvního zástupce rodu *Steneofiber*, který byl popsán na základě kraniálního materiálu (POMEL, 1847; STEFENOVÁ, 2005). Dalším zástupcem linie na základě morfologických

podobností dentice je *Steneofiber depereti*. Pro zmíněný druh byly určeny jednotlivé poddruhy GINSBURG (1971, 1988), které mají spíše úzce regionální charakter (MÖRS a STEFENOVÁ, 2010). Vývoj k rodu *Chalicomys* provází řada nejasností. Většina materiálu z Francie z časového intervalu MN 4 až MN 6 je řazena do druhu *Steneofiber depereti*, (HUGUENEYOVÁ, 1999; MÖRS a STEFENOVÁ, 2010). Pravděpodobně materiál obsažený v MN 4 – MN 6 náleží buď druhu *Steneofiber depereti* nebo *Steneofiber subpyrenaicus*. Obecně vzato platí, že evoluční linie *Steneofiber-Chalicomys* je založena pouze na zvětšení velikosti těla a nejbližší podobnosti struktur dentice. STEFENOVÁ (2009) uvádí, znaky odlišující druh *Chalicomys jaegeri*: hypostriid rozšiřující se od báze zubu, tři linguální striae a synklinály s přítomným cementem (KAUP, 1832; STEFENOVÁ, 2009). Druh *Steneofiber depereti* a *Chalicomys jaegeri* mohou představovat zcela odlišné evoluční linie (MÖRS A STEFENOVÁ, 2010; STEFENOVÁ, 2011).

Třetí slepá vývojová linie je velmi sporná. STEFENOVÁ předpokládá, že z rodu *Palaeocastor* se odštěpil neznámý zástupce rodu *Steneofiber*. Na vrcholu vývojové linie stojí sporný druh *Steneofiber minutus* (STEFENOVÁ, 2011).

Poznámky: STEFENOVÁ (2011) uvádí v evolučních liniích mnoho druhů, zároveň některé evropské druhy opomíjí. Například druh *Steneofiber antiquus*, *Steneofiber dehmi* a *Steneofiber humilidens* (LAVOCAT, 1951; FREUDENBERG, 1941; KRETZOI, 1974).

3. 5. Synoptický přehled použitelných jmen ze skupiny druhu (sensu ICZN 1999) relevantních taxonů Castoridae

V předešlých kapitolách byla uvedena historie výzkumu a stručný přehled fosilního záznamu relevantních taxonů Castoridae. Byla kriticky nastíněna systematika, klasifikace a fylogeneze čeledi. Pro přehlednost a srozumitelnost taxonomického srovnání a následného určení studovaného materiálu z lokality Ahníkov I, II je v této kapitole uveden synoptický přehled použitelných jmen ze skupiny druhu (sensu ICZN 1999) relevantních taxonů Castoridae popsáných ze svrchnooligocénních a miocénních lokalit Evropy. U každého použitelného (sensu ICZN 1999) jména je uveden názvový typ na základě kterého byl daný nominální taxon založen a typová lokalita s jejím stářím. Pokud bylo vhodné, jsou u každého jména uvedeny ještě doplňující informace.

Palaeomys castoroides KAUP, 1832

Názvový typ: Syntyp – série fragmentů izolovaných zubů, fragmentu mandibuly a maxily.

Typová lokalita a stáří: Weisenau (Německo), spodní miocén (MN ?1).

Poznámka: KAUP (1832) popsal tři samostatné druhy *Palaeomys castoroides*, *Chalicomys jaegeri* a *Chelodus typus*. Při pozdější revizi materiálu H. VON MEYER (1838, p.144) považoval všechny tři popsání taxony pouze za druh *Chalicomys jaegeri*. Jako typová je uváděna lokalita Weisenau, formálně korelovaná s MN 1, nicméně vzhledem k taxonomickému složení typového materiálu, s přihlédnutím na to, že se jedná o sběry z první poloviny 19. století, je velmi pravděpodobné, že soubor je kontaminován fosiliemi mladšího geologického stáří. Skutečné stáří daných fosilií dnes jednoznačně již nelze stanovit. *Palaeomys* je běžně považován za mladší synonymum rodu starším synonymem pro rod *Steneofiber* (cf. STEFENOVÁ, 1997).

Chelodus typus KAUP, 1832

Názvový typ: Syntyp-série fragmentů mandibul a izolovaných zubů.

Typová lokalita: Mainz Eppelsheim (Germany); MN 9.

Poznámka: Více bylo zmíněno výše. Podle MEYERA (1838), STIRTONA (1935), HUGUENEYOVÉ (1999), STEFENOVÉ (1997), CASANOVAS-VILAR A ALBY (2011) se jedná o druh *Chalicomys jaegeri*.

Chalicomys jaegeri KAUP, 1832

Názvový typ: Syntyp-série fragmentů izolovaných zubů a mandibul.

Typová lokalita: Mainz Eppelsheim (Německo); MN 9.

Poznámka: KAUP (1832) popsal druh na základě izolovaných zubů a fragmentu spodní a horní čelisti. Jak bylo zmíněno výše pozdější revize materiálu, prokázala, že na lokalitě Eppelsheim materiál patří pouze druhu *Chalicomys jaegeri* (MEYER, 1838; SCHLOSSER, 1884).

Chalicomys minutus VON MEYER, 1838

Názvový typ: Syntyp-série fragmentů izolovaných zubů a mandibul.

Typová lokalita: Elgg (Švýcarsko), MN 5.

Poznámka: SCHLOSSER (1884) přeřadil zmíněný druh do rodu *Steneofiber* pod názvem *Steneofiber minutus*. STEFENOVÁ (1997, 2011) druh považovala za samostatný druh spadající do rodu *Steneofiber*. HUGUENEYOVÁ (1999) a PRIETO et al. (2014) druh řadil do rodu *Trogontherium* (*Euroxeromys*).

Chalicomys eseri VON MEYER, 1846

Názvový typ: Holotyp – pravá mandibula.

Typová lokalita a stáří: Oerlinger Thal nedaleko Ulmu (Německo), spodní miocén MN 2a.

Poznámka: Holotyp pravé mandibuly s kompletní denticí popsaný VON MEYEREM byl ztracen (STIRTON, 1935; STEFENOVÁ, 1997). Diagnostické znaky druhu byly podrobně popsány STEFENOVOU (1997) a později HUGUENEVOU (1999).

Steneofiber castorinus POMEL, 1847

Názvový typ: Syntyp – fragmenty lebky a mandibuly (POMEL, 1847).

Typová lokalita a stáří: Saint-Gérard-le-Puy, Alier (Francie); spodní miocén, MN 2.

Poznámky: Druh *Steneofiber castorinus* akceptovali následující autoři: FILHOL (1879); STEHLIN (1914); SCHREUDER (1929); STIRTON (1935); STEHLIN a SCHAUB (1951); CRUSAFONT A PONS (1969); ÜNAY (1976); SIERRA et al. (1990); STEFENOVÁ (1997, 2001, 2005, 2011); MAYDA (2008). Mnozí se však domnívali, že se jedná pouze o mladší synonymum druhu *Steneofiber eseri* (např. SCHLOSSER, 1884; HUGUENEY, 1975, 1999; RYBCZYNSKIOVÁ, 2007).

Castor subpyrenaicus LARTET, 1851

Názvový typ: Syntyp – izolované zuby.

Typová lokalita a stáří: Villefranched'Astarac poblíž Simorre (Francie); stř. miocén MN 7/8.

Poznámka: LARTET (1851) stanovil nový druh *Castor subpyrenaicus* ze středního miocénu z akvitánské pánve, ale bez ilustrace. Druh byl popsán podle 3 nalezených lichoběžníkovitých zubů. GERVAIS (1859: pl. 48: 5) uvedl popis p4 ze středního miocénu z Villefranched'Astarac jako *Steneofiber subpyrenaicus*. MAYET (1908) zařadil nalezený exemplář do druhu *Steneofiber depereti*, zároveň konstatoval, že některý materiál z povodí řeky Loiry patřil druhu *Steneofiber subpyrenaicus*. GINSBURG (1967) veškeré fosilní materiály bobrů z povodí řeky Loiry zařadil do druhu *Steneofiber depereti*. CASANOVAS-VILAR et al. (2008) tvrdil, že *Steneofiber subpyrenaicus* je na základě morfologie samostatný druh, ale spadá spíše do rodu *Chalicomys*. Podobně druh zařadil i SCHLOSSER (1884).

Steneofiber viciacensis Gervais, 1852

Názvový typ: Syntyp – fragmenty mandibul.

Typová lokalita a stáří: Saint-Gérard-le-Puy (Francie); spodní miocén, MN 2.

Poznámka: *Steneofiber viciacensis* GERVAIS, 1852 je podle některých autorů brán jako synonymum druhu *Steneofiber eseri* von MEYER, 1846 (POMEL 1853; VIRET 1929; KUSS

1960; HUGUENEYOVÁ, 1999; STEFENOVÁ, 2011). Jiní autoři považovali druh za validní (MAYET, 1908; FREUDENBERG, 1941; STEFENOVÁ, 1997).

Steneofiber depereti Mayet, 1908

Názvový typ: Holotyp – levá mandibula s kompletní denticí (MAYET, 1908, pl.9, fig.1).

Typová lokalita: Artenay (Francie), spodní miocén MN 4.

Poznámka: Jedná se o jeden z nejrozšířenějších druhů rodu *Steneofiber* na území Evropy, který odborníci akceptují jako validní (STIRTON, 1935; GINSBURG, 1971, 1988; HUGUENEYOVÁ, 1999; STEFENOVÁ, 1997, 2011; CASANOVAS-VILAR, 2007; STEFENOVÁ a MÖRS, 2008).

Steneofiber julieni Viret, 1925

Názvový typ: Syntyp – izolované premoláry a moláry.

Typová lokalita: Saint-Gérard-le-Puy (Francie), spodní miocén, MN 2.

Poznámka: V publikacích se zmiňovaným druhem setkáváme velice zřídka. Autoři zabývající se touto problematikou usuzují, že druh je synonymem druhu *Steneofiber eseri* (SIERRA ET AL., 1990; STIRTON, 1935; STEFENOVÁ, 1997, 2011; HUGUENEYOVÁ, 1999). SIERRA et al. (1990) uvádí, že původní popis je možná samostatný druh. Ve sbírce, kterou VIRET (1925) se stavil, byly vzorky různého geologického stáří (SIERRA et al., 1990).

Steneofiber dehmi Freudenberg, 1941

Názvový typ: Holotyp – spodní čelist s moláry (FREUDENBERG, 1941, 138, Fig. 2; textabb 50).

Typová lokalita a stáří: Gaimersheim (Německo); svrchní oligocén (MP29).

Poznámka k taxonomické validitě: Popsaný fragment spodního řezáku z lokality Chattian (DEHM, 1935) by mohl pravděpodobně patřit druhu *Steneofiber dehmi* (FREUDENBERG, 1941).

V literatuře se o existenci zmiňovaného druhu opírají SIERRA et al. (1990), HUGUENEYOVÁ (1975, 1999), JÁNOS (2000), WU et al. (2004), MENNECART et al. (2012), LIOVÁ et al. (2017).

Steneofiber eseri antiquus Lavocat, 1951

Názvový typ: Syntyp – fragmenty mandibul s kompletní denticí.

Typová lokalita a stáří: Cournon a Chauffour (Francie); svrchní oligocén.

Poznámka: Druh popsal na základě několika fragmentů LAVOCAT (1951), avšak HUGUENEYOVÁ při revizi materiálu došla k názoru, že se spíše jedná o formu *Steneofiber aff. dehmi* FREUDENBERG, 1941, která byla nalezena v Německu. SIERRA et al. (1990), podobně jako HUGUENEYOVÁ (1975), přisuzovali nálezy druhu *Steneofiber antiquus* a *Palaeomys dehmi* druhu *Steneofiber aff. dehmi* FREUDENBERG, 1941.

Steneofiber butselensis Misonne, 1957

Názvový typ: Syntyp – serie fragmentů mandibul.

Typová lokalita a stáří: Hoogbutsel-Hoeleden (Belgie); svrchní oligocén.

Poznámka: *Asteno-fiber butselensis* je mladším synonymem druhu, které stanovil KRETZOI (1975). Určený druh spadá podle morfologických znaků do rodu *Propalaeocastor* (HUGUENEYOVÁ, 1975). LIOVÁ et al. (2017) se přiklání k názoru, že se jedná o zástupce rodu *Propalaeocastor*.

Steneofiber depereti caliodorensis Ginsburg, 1971

Názvový typ: Holotyp – pravá mandibula s ulomeným řezákem, s p4-m2.

Typová lokalita: Chilleurs-aux-Bois (Francie); miocén, MN 3.

Poznámka: Podle GINSBURGA (1971) se jedná o poddruh druhu *Steno-fiber depereti*. Druh je považován za platný pracuje s ním mnoho dnešních odborníků (GINSBURG, 1971; HUGUENEYOVÁ, 1999; STEFENOVÁ a MÖRS, 2008).

Steneofiber depereti carnutensis Ginsburg, 1971

Názvový typ: Holotyp – pravá mandubula s řezákem a zubní řadou p4-m2.

Typová lokalita: Chevilly (Francie); miocén, MN 4b – MN 5.

Poznámky k taxonomické validitě: Podle GINSBURGA se jedná o poddruh druhu *Steneofiber depereti*. Druh je považován za platný pracuje s ním mnoho dnešních odborníků (GINSBURG, 1971; HUGUENEYOVÁ, 1999; STEFENOVÁ a Mörs, 2008).

Steneofiber humilidens Kretzoi, 1974

Názvový typ: Holotyp, Máfi-V. 10 563. Levá dolní čelist s p4 –m3.

Typová lokalita a stáří: Komárno (Slovenská republika), svrchní oligocén/spodní miocén.

Poznámka: Jedná se pouze o jedinou nalezenou čelist, která je nekompletní. Druh zmiňuje pouze HUGUENEYOVÁ (1999).

Steneofiber deperteti janvieri Ginsburg, 1988

Názvový typ: Holotyp – levá mandibula s ulomeným řezákem, s p4-m2, uloženo v Muséum de Paris (Fs 5257).

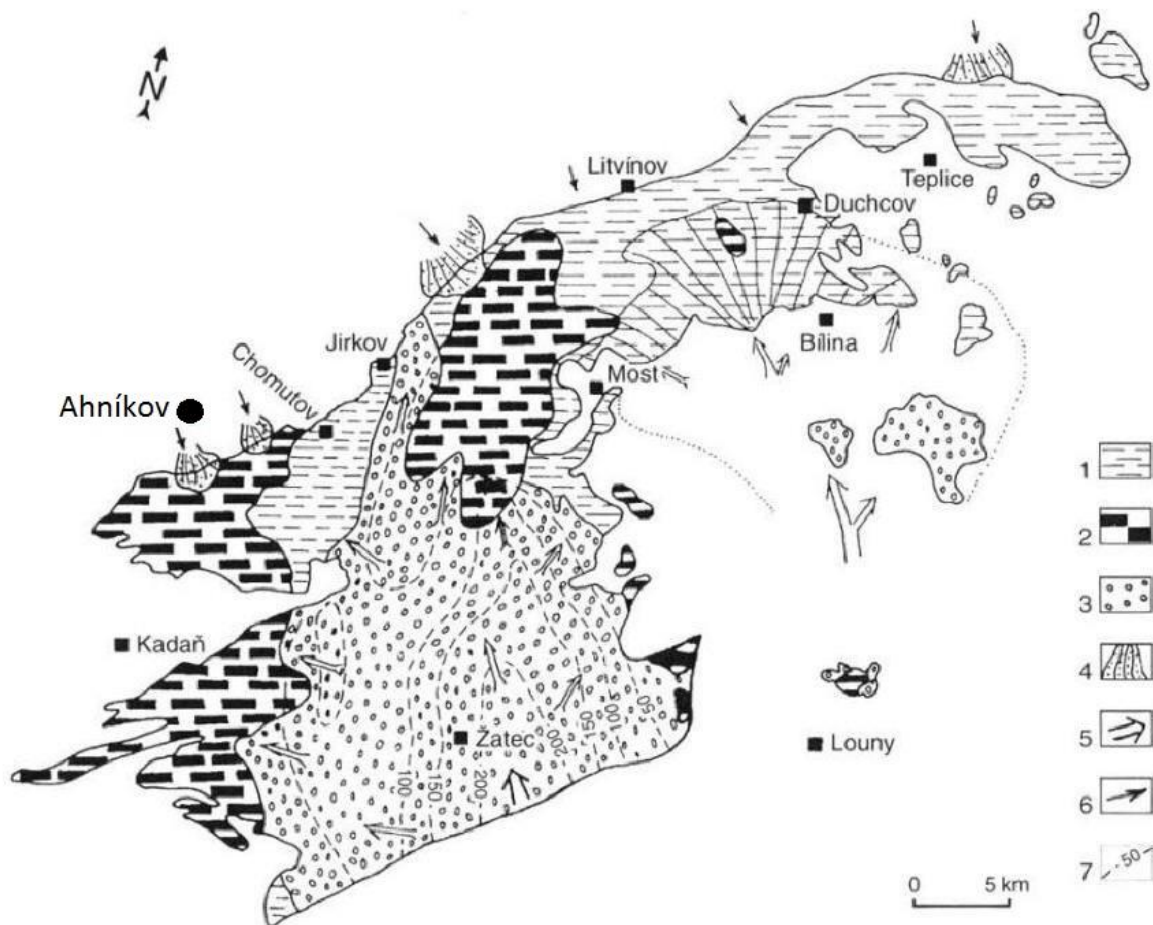
Typová lokalita: Denezé-sous-le-Lude (Francie); spodní miocén, MN 3a.

Poznámka: Podle GINSBURGA (1988) se jedná o poddruh druhu *Steneofiber depereti*. Druh je považován za platný pracuje s ním mnoho dnešních odborníků (GINSBURG, 1988; HUGUENEYOVÁ, 1999; STEFENOVÁ a MÖRS, 2008).

4. Studovaná lokalita a materiál

4. 1. Geologický vývoj lokality v kontextu mostecké pánve

Lokalita Ahníkov nacházející se na okraji severočeské pánve je významným geologickým a paleontologickým místem. Samotná lokalita je situována poblíž hlavní silnice Chomutov – Klášterec nad Ohří cca 5 km od Chomutova. Geologický vývoj významné paleontologické lokality je spjat s depozicí mostecké pánve (Obr. 1).



Obr. 1. Paleogeografická mapa spodního miocénu mostecké pánve (podle ELZNICE et al. 1998) **1** – jezerní pelity svrchní části sledu, **2** – bažinné prostředí a uhlotvorné močály, **3** – říční a jezerní prostředí, **4** – náplavové kužely a delty, **5** – hlavní směry přínosů, **6** – dílčí směry přínosů, **7** – izolinie mocností v žateckém přínosovém kuželu (deltě).

Mostecká pánev bývá často označovaná také jako severočeská pánev. Nachází se mezi Doupovskými horami a Českým středohořím (vulkanické komplexy), severozápadní omezení je zapříčiněno krušnohorským zlomem a s ním souvisí i výzdvih Krušných hor během pliocénu a kvartéru. Jihovýchodní omezení pánve od Žatecka k Litoměřicím tvoří poklesové

zlomy paralelní s hlubinným litoměřickým zlomem (CHLUPÁČ et al., 2002; KACHLÍK, 2003; PEŠEK et al., 2010). Jedná se o jednu ze tří poklesových pánví (chebská pánev, sokolovská pánev). Rozlohou zaujímá 870,3 km². Mocnost pánve dosahuje v některých částech až 700 m (KVAČEK et al., 2004).

Geologický vývoj pánve je velice pestrý. Hlavní část podloží tvoří kaolizované ruly saxothuringika. V okolí měst Teplice a Litvínov jsou přítomné paleoryolity a porfiry. V jihozápadní a jižní části pánve se nachází podél okraje s tepelsko-barrandienskou oblastí paleozoické fylity a svory. Paleozoické horniny překrývají sedimenty kladensko-rakovnické pánve, které sahají do podloží Doupovských hor (PEŠEK et al., 2010).

Křídová pánev tvoří většinu podloží, na ní sedimentovaly terciérní sedimenty. Hlavní sedimentární komplex se ukládal během terciérů. Většina uloženin vznikala v závislosti na říčních tocích, které se několikrát měnily a vznikaly zde různá prostředí řek, delt, jezer, močálů a rašelinišť. Sedimenty terciérního stáří budou podrobněji rozebrány níže. Kvartérní sedimenty jsou velice různorodé a jejich mocnost se velice mění od řádů cm po několik desítek m (PEŠEK et al., 2010).

Vulkanismus ovlivnil tvar a sedimentaci v pánvi od svrchní křídy přes terciér až do kvartéru. Sopečná činnost má alkalický charakter s převahou bazických až ultrabazických hornin. Z dnešního pohledu lze vulkanické projevy rozdělit na starší preriftové a mladší riftové (ULRYCH a PIVEC, 1997). Preriftová činnost trvala od svrchní křídy (campan) do spodního eocénu. Pro tuto fázi jsou typické žilné projevy ultrabazických magmat, které se vyskytují mezi Českým středohořím a Lužicí. Hlavní riftová fáze probíhala od svrchního eocénu až do spodního miocénu, je projevem zejména oherského riftu. Během této fáze vznikly Doupovské hory a České středohoří. Tělesa vulkanického projevu jsou povrchová, žilná i intruzivní a mají ultrabazický až intermediální charakter (tefrity, nefeliny, bazalty, trachyty). Další bazická riftogeneze proběhla během svrchního miocénu, jako projev mladších zlomových poruch. Závěr vulkanických projevů spadá do pliocénu a pleistocénu (PEŠEK et al., 2010).

4. 2. Terciérní listostratigrafické jednotky mostecké pánve

Terciérní uloženiny mají rozmanitý charakter v závislosti na změnách vývoje mostecké pánve. Podloží pánve tvoří sedimenty paleozoického a mezozoického stáří (MÍSAŘ et al., 1983) Výplň pánve zahrnuje tři samostatné etapy se dvěma hiáty.

Bazální sedimenty reprezentuje v podloží vulkanitů starosedelské souvrství. Stáří této jednotky se ukládalo během středního eocénu a plynule pokračovalo do spodního oligocénu. Souvrství zahrnuje zejména písky a štěrky, které mají fluvioakustrinní charakter (MÍSAŘ et al., 1983). Tenké uhelné slojky, psamity a pelity jsou přítomny v podloží neovulkanitů na Mostecku. Největší geologický záznam je na jihozápadním okraji mostecké pánve v okolí Doupovských hor a jedná se o pomořanské písky a pískovce. Jednotka je bohatá na fosilní flóru. V Doupovských horách byly nalezeny fragmenty palmy *Sabal lamanonis* a listnatých vřdyzelených dřevin rodu *Eotrigonobalanus* (CHLUPÁČ et al., 2002; PEŠEK et al., 2010).

Malé sedimentační prostory, které byly vyplňovány sedimenty říčních toků, se začaly postupně propojovat v důsledku postupujících poklesů pánve, které zapříčinily vznik jediného jezerního komplexu. Střezovské souvrství (vulkanodetritické) odděleno od starosedelského souvrství hiátem (MÍSAŘ et al., 1983). Souvrství je oligocenního stáří a odpovídá stupňům priabon a rupel. Bimodální tělesa trachytů a bazaltů pronikala na povrch a ovlivnila sedimentaci jednotky v severočeské pánvi (KACHLÍK, 2003; PEŠEK et al., 2010). Působící poklesy zapříčinily zvětšení jezerní plochy, ovšem uhelné sloje s jíly svědčí o zarůstání jezera a jeho přeměně v močál. Jezerní režim se vždy díky rychlým poklesům obnovil (CHLUPÁČ et al., 2002). Souvrství je v některých lokalitách bohaté na paleontologický materiál flory například: *Pinus hepios* a *Platanus neptuni* (BŮŽEK et al., 1993; CHLUPÁČ et al., 2002; MALKOVSKÝ et al., 1985).

Další část depozice tvoří mostecké souvrství, které sedimentovalo od svrchního oligocénu (stupeň chatt) po odeznění vulkanické činnosti až do miocénu (stupeň burdigal). Přepravené zvětraliny krystalinika, neovulkanitů a křídových sedimentů tvoří nejspodnější část souvrství. Na ně nasedá tenká vrstva jílovitých sedimentů. Během spodního miocénu se hladina jezera snížila, což vedlo k jeho zarůstání (rašeliniště, močály) a vzniku uhlotvorby. Sloj bývá spojena s podložím postupným přechodem s polohami uhelných jílu, horní hranice je většinou ostrá, což svědčí o zvýšení vodní hladiny. Tvorba slojí se v důsledku změny proudění řek omezila pouze na severní okraj pánve. Ve spodním miocénu dominují zejména písčité a jílovité sedimenty různé zrnitosti. Velkým sedimentačním tělesem je žatecká delta a

menším sedimentačním tělesem je bílinská delta s proměnlivou intenzitou toku a s častým překládáním říčního koryta. Toky obou řek přinášely materiál ze středních a západních Čech (CHLUPÁČ et al., 2002; MALKOVSKÝ et al., 1985; MÍSAŘ et al., 1983; PEŠEK et al., 2010).

4. 3. Lokalita Ahníkov I-II

4. 3. 1. Historie výzkumu

Paleontologický výzkum na lokalitách Ahníkov I a II je spjat s výzkumem mostecké pánve za účelem těžby hnědého uhlí.

První výzkumy byly provedeny až po roce 1960. Vrtné práce mezi obcemi Ahníkov, Kralupy u Chomutova a Spořice měly potvrdit předpoklady pro těžbu uhlí. Vrtná jádra však obsahovala fragmentární paleontologický materiál flory a fauny. Pro detailní výzkum byl materiál z vrtných jader přeplavován. Metoda přeplavování umožnila odebrat další vzorky zejména zubů hlodavců a hmyzožravců. PETR ČTYROKÝ se v roce 1964 zabíral zpracováním materiálu z vrtů (ČTYROKÝ et al., 1964; MALKOVSKÝ et al., 1985; HEISSIG a FEJFAR, 2013).

Až díky těžbě v roce 1987 byly odkryty vrstvy, které byly dříve nalezeny ve vrtných jádrech. Odhalená sedimentární vrstva v lokalitě Nástup Tušimice-Ahníkov zaujímala plochu 50 x 300 m. Území bylo vyhlášeno za chráněnou paleontologickou lokalitu. V letech 2000-2004 lokalitu postihly rozsáhlé svahové pohyby a spolu s následnou rekultivací byla oblast zničena (FEJFAR et al., 2003; DVOŘÁK et al. 2010; ERKT et al., 2016).

V roce 2010 necelý 1 km jihovýchodně od původní zaniklé lokality Ahníkov I byla objevena nová lokalita Ahníkov II. Následných výzkumů a sběrů v roce 2011 se účastnilo i Národní muzeum z Prahy. Paleontologický obsah lokalit Ahníkov I a II je velmi podobný. Materiál představuje bohatou faunu suchozemských a vodních měkkýšů (KADLECOVÁ et al., 2013). Nálezy obratlovců jsou rozmanité, nalezneme zde společenstva ryb, plazů, savců či ptáků (DVOŘÁK et al., 2010; ERKT et al., 2016).

4. 3. 2. Geologie

Geologický vývoj je velice složitý. Sedimentární komplex se usazoval v jezerním a bažinném prostředí. Přechodné části jsou velice znatelné v březních liniích. Sled uloženin společně s krystalickým podložím byl ovlivněn přepravou materiálu z břehů nejen místními říčními toky, ale také epizodní činností vody. Podložní část se skládá zejména z biotitických pararul, které podléhaly kaolinizaci zejména v distální části ve směru do pánve. Zvětrávání

pararul probíhalo v proximálních příbřežních liniích, dokazují to přítomné úlomky a vzniklé heterogenní jíly. Jíly mohou obsahovat úlomky kostí. Sopečný materiál, který do pánve napadal, byl metamorfován na šedé a hnědé aleuritické jíly, jejichž mocnost k proximálním částem pánve ubývá a v případě břehů zcela chybí. Šedé jíly typické pro lokalitu Ahníkov I vznikly z vulkanických tufitů, zatímco vápnité jíly přeplavením slínovců. Jak už bylo řečeno v předešlé kapitole, vznik těchto sedimentů je spojen s fluvio-lakustriními procesy. Vápnité jíly mají většinou písčitou nebo uhelnou příměs. Písčítá příměs je přítomná zejména v deltách a kuželech ústích bývalých toků. Naopak uhelná příměs dokazuje zarůstání jezerních ploch (DVOŘÁK et al., 2010; EKRT et al., 2016).

Přítomné uhelné sloje obsahují kořenový horizont a jsou nespojitě s vápencovým horizontem, stejně tak i se slínovcovým horizontem, v němž jsou zachovány zbytky rostlin. Obecně jsou jíly odlišné nejen svou barvou, ale také obsahem uhlíku. Zelené jíly v proximálních částech bývají z pravidla chudé na uhlík, ale obsahují vyšší obsah Fe^{2+} . Nalézáme v nich však želví krunýře a fragmenty savců. Pod hlavní uhelnou slojí jsou uloženy hnědé až černé auleritické jíly vzniklé ze sopečného materiálu. V černých vrstvách je velké množství kosterního materiálu ryb, obojživelníků, plazů, savců a plžů. Kromě těchto příměsí jsou zde i naleziště sádrovce, který vzniká srážením z vodního roztoku. Fosílie pocházející z těchto vrstev mají černé zabarvení a fragmenty obratlovců mohou pyritizovat. Laterální části lokality jsou odkryty šedé a světlé jíly. Fragmenty obratlovců zde mají světlé zabarvení a jsou nejčastěji kalcifikované, silicifikované nebo sideritizované. Vznik těchto fosílií naznačuje, že je muselo jít o teplé vodní prostředí s mineralizovanou vodou (FEJFAR a KVAČEK, 1993; MALKOVSKÝ et al., 1985; VEJVALKA, 1997; EKRT et al., 2016).

Ahníkov II jedná se o lokalitu uhelných lupků, které jsou přítomny u lomů v povrchové části hlavní sloje (lomy: Libouš a Merkur). Jde o 1 až 3 metry mocnou vrstvu jemně slídnatých bitumenozních jílu, které jsou povětšinou tmavě hnědé se sideritovými pásy. Tato vrstva se rozkládá na zhruba ploše 9 x 6 km (DVOŘÁK et al., 2010).

Fosilní záznam plžů je zvláštní tím, že v některých sekvencích zcela chybí. Ovšem v lokalitě Ahníkov II „Kaplička“ jsou plži hojní v hnědých jílech a uhelných jílech (KADLECOVÁ et al., 2013). Fragmenty kostí obratlovců, ulity a mušle jsou v některých místech hojnější. Materiál malých savců je pouze na několika místech (KVAČEK et al., 2004; EKRT et al., 2016). Paleontologicky významné nálezy z této lokality patří zejména vodním organismům (ryby a žáby). Kosterní materiál má tu nevýhodu, že se zde nezachovávají celé

kostry, nýbrž pouze jednotlivé fragmenty nebo větší části ryb či žab. Typickým nacházeným rodem žab je *Eopelobates*. Z plazí říše se tu vyskytují části krokodýlích štítů nebo jednotlivé zuby. Hojně jsou zde však nacházeny i schránky korýšů skořepatců. Fosilní nálezy flory z lupků jsou velice chudé, největší zastoupení tvoří glyptostrobová flora (EKRT et al., 2016).

4. 3. 3. Paleontologie

Lokality Ahníkov I-II jsou bohaté na nálezy malých savců, zejména hlodavců. V daném fosilním záznamu hlodavců dominují Eomyidae (rod *Pseudotheridomys*), Gliridae (rody *Myoglis* a *Microdyromys*), Aplodontidae (převažuje rod *Plesispermophilus*). Bohaté zastoupení křečkovitých v tzv. „dětanské fauně“ (spodní oligocén), v úrovni Merkuru není, je zde přítomný pouze jeden rod *Melissiodon*, zbylí zástupci čeledě se nevyskytují (tzv. cricetidové vakuum) (CICHA et al. 1972; FEJFAR a KVAČEK 1993). Kromě těchto hojně zastoupených zástupců se v této lokalitě našly i ojedinělé nálezy dalších hlodavčích rodů: např. *Heteromyoxus*, *Paracitellus*, *Ameniscomys*, *Apeomys* a *Megapeomys* (detailněji viz. FEJFAR et al, 1998; FEJFAR et al, 2003; PEŠEK et al., 2010).

Velké formy savců jsou na lokalitě zachovány většinou velmi fragmentárně. Z šelem se tam vyskytují zejména představitelé čeledí Amphicyonidae, Hemicyonidae, Ursidae a Mustelidae. Nejčastější jsou malé formy reprezentované rody: Rody *Ursavus*, *Ballusia* a *Palaeogale*. Malé procento tvoří zastoupení vzácných velkých šelem rodů *Cynelos* a *Hemicyon*. Celkem hojně zastoupeni jsou kopytníci čeledí Rhinocerotidae, Cervidae, Chalicotheriidae a Equidae rodem *Anchitherium*. Chalicotheriidae jsou prezentovány na lokalitě rodem *Phyllotillon* (viz HEISSIG a FEJFAR, 2013). Hojně se nacházejí fragmenty lichokopytníka rodu *Propalaeochoerus*, naopak vzácné jsou fragmenty rodu *Tapirus*. Mnoho kostí bývá různě nadrceno a roztříštěno, může to být činností masožravých forem. Dále tu byly nalezeny také fosílie plazů a ryb (FEJFAR a KVAČEK, 1993; FEJFAR et al, 2003; PEŠEK et al., 2010).

Plazí zástupce prezentuje několik želvích čeledí Testudinidae, Chelydridae a Trionychidae. Podřád Lacertilia je zastoupen například taxony *Chamaeleon cf. caroliuardti*, *Ophisaurus* sp., *Pseudopus* sp., *Lazarussuchus dvoraki* a *Merkurosaurus ornatus*. Z lokality pochází i materiál náležící hadům: *Coluber caspiades*, *Coluber suevicus* a *Natrix merkurensis*. Hojně jsou i fosilní pláty nebo zuby krokodýlů rodu *Diplocynodon* (DVOŘÁK et al., 2010; IVANOV, 2002).

Obojživelníci jsou zde zachováni v menším množství, za zmínku stojí např. fragmenty velemloka *Adrias bohemicus* a kosti žab či pulců (DVOŘÁK et al., 2010).

Ichnofosílie z lokality Ahníkov I-II byly nalezeny na rostlinách i kostech živočichů. Jsou známé vrtyby hmyzích larev *Lamniporichnus vulgaris* do *Celtis endocarps* (MIKULÁŠ et al., 1998). Šrámy na kostech byly interpretovány jako stopy po lovu či kousání. Kruhové stopy na kosti *Nihilichnus nihilicus* demonstrují zranění, zatímco nepravidelné uspořádání na kosti *Brutalichnus brutalis* dokazují stopy po žvýkání predátorem (MIKULÁŠ et al., 2006). Další stopy interpretované jako krokodýlí kousání jsou nepatrné, mělké, rovnoběžné nacházející se na kortikální kosti *Machichnus bohemicus* (MIKULÁŠ et al. 2006; MIKULÁŠ a DVOŘÁK, 2010). Mezi další ichnofosílie na kostech patří paralelní podélné škrábance, které byly zprvu přiřazeny bobrům, ale nedávný výzkum ukázal, že se jedná o činnost veverek (EKRT et al., 2016).

Jílové sedimenty obsahují také fosilní záznamy flory. Nížinná bažina byla velice bohatá na přítomnost dubu *Quercus rhenia*. Na vzniku hlavní fáze uhelného močálu se podílely stromovité patisovce rodu *Glyptostrobus*. Méně zastoupeny jsou březní společenstva s nejčastějšími zástupci *Taxodium*, *Acer*, *Alnus*, *Toddalia* či vavřínovitých rostlin. Periferii charakterizuje borový les a zástupci čeledě vavřínovitých, které kořenily na písčitých půdách krystalinika Krušných hor. Rozlehlá povodí malých řek a potoků se později proměnila v rašeliniště, které se díky úrovni hladiny podzemní vody rozšířilo a stabilizovalo na řadu let. Mostecké rašeliniště bylo porostlé tisovcovitými jehličnany druhu *Glyptostrobus europaenus* a splývající vodní rostliny, teplé klima dokazuje i přítomnost palmy *Calamus daemonorhops*. Pestré lesy kolem bažinných oblastí byly podle nalezeného materiálu převážně listnaté: *Salix*, *Nyssa*, *Alnus*, *Acer*, *Fraxinus* a *Taxodium*. Spodní patro vegetace tvořily popínavé rostliny zejména husté liány a vinná réva, které tak utvořily neproniknutelnou džungli (FEJFAR et al., 2003; PEŠEK et al., 2010).

S fosilními materiály flory samozřejmě souvisí i palynologie. Severočeské pánve obsahují bohatý obsah mikrofosílií, mezi něj jsou řazeny nálezy spory rostlin, hub a rostlinné zuhelnatělé pletiva, u kterých není možné určit rodovou či druhovou příslušnost. Nicméně podle mikrofosílií lze stanovit několik odlišných rostlinných skupin (bažinný les, příbřežní rostliny, suchozemské rostliny a rostliny na volné vodní hladině). Největší zastoupení pylových zrn představují krytosemenné rostliny. Poměr mezi gymnospermní a pteridofytní florou kolísal v závislosti na prostředí, kde docházelo k sedimentaci usazenin. Srovnávací

analýzy jednotlivých souvrství mostecké pánve neodhalily žádné stratigrafické rozdíly. Rostlinná společenstva svým složením odpovídají miocénním společenstvům střední Evropy stupni otang (MALKOVSKÝ et al., 1985).

4. 3. 4. Stáří lokality

Indexovými fosiliemi lokality Ahníkov jsou zejména vysoce diverzifikovaní zástupci hlodavců Eomyidae (*Eomys* sp., *Ligerimys lophidens*, *Ligerimys ct.antiguus*, *Pseudotheridomys* aff. *parvulus*), Gliridae (*Heteromyoxus schlosseri*), Aplodontidae (*Plesispermophilus descendens*, *Ameniscomys selenoides*), Sciuridae (*Heteroxerus vireti*, *Sciurus costatus*), Suidae (*Aureliachoreus aurelianensis*) a jeden z velkých savců Equidae (*Anchitherium aurelianense*). Stáří lokality je na základě daného savčího společenstva korelováno se savčí biozónou MN 3a, která odpovídá spodní části savčí zóny orlean. Zóna MN 3a je definována podle MEINA (1979) rozšířením rodů *Anchitherium*, *Brachyodus*, *Amphimoschus*, *Procervulus*, *Lagomeryx*, *Palaeomeryx*, a *Stephanocemas* do Evropy (MEIN, 1979). Báze zóny MN 3 odpovídá stáří 20,5 miliónů let a horní hranice odpovídá stáří 18,0 miliónů let. Celková doba trvání savčí zóny je 2,5 miliónů let (DAAMS A FREUDENTHAL, 1981; STEININGER et al., 1996; STEININGER, 1998; FEJFAR, 1997; AGUILAR et al., 1996; DURANTHON a CAHUZAC, 1997; KEMP et al., 1997; RÖGL, 1996; SEN, 1997; SCHLUNEGGER et al. 1996; DAXNER-HÖCK et al., 1998a, 1998b). Horní hranice MN 3 byla stanovena na lokalitě Beaulieu radiometrickým měřením (AGUILAR et al., 1996).

4. 3. 5 Ahníkov I, II v kontextu českých a evropských lokalit

Z českých lokalit, které navazují svým stářím na studovanou oblast, je nutné zmínit lokality Tuchořice, Dolnice, Mokrý a Ořešovice.

V jižní části mostecké pánve nedaleko vesnice Tuchořice a Lipno se nachází izolované výskyty sladkovodních vápenců. Bloky vápenců lze rozdělit na travertiny a jezerní vývoj. Lokality jsou bohaté na nálezy miocénní flóry a fauny. Z bezobratlých organismů je nutné zmínit hojné nálezy měkkýšů (Gastropoda, Bivalvia). Stáří bylo stanoveno převážně na základě nálezů malých savců z traverinové facie. Opět zcela chybějí moderní křečkovití (tzv cricedové vakuum). Stáří lokality odpovídá spodnímu miocénu (Eggenburgian), spodní Orlean, MN 3b (FEJFAR a KVAČEK, 1993).

Lokalita Dolnice se nachází v západních Čechách v chebské pánvi. Savčí společenstva byla nalezena v cyprisových vrstvách chebské pánve ve třech úrovních. Přítomné nálezy

fauny naznačují, že se zde vyskytovaly archaické druhy společně s příchozími progresivními druhy. Na lokalitě byli nalezeni i vyhynulí chobotnatci. Stáří odpovídá spodnímu miocénu (Otnang), střední Orlean, MN 4b (FEJFAR a KVAČEK, 1993). NEDOMOVÁ (2004) uvádí v předběžné zprávě geologických výzkumů, že na lokalitě Dolnice byl nalezen materiál patřící čeledi Castoridae¹.

Z chebské pánve je dále nutné zmínit lokalitu Františkovy Lázně. Podobně jako na lokalitě Dolnice byl savčí materiál nalezen v cyprisovém souvrství. Stáří lokality bylo stanoveno na základě savčích indexových fosilií a spadá do spodního miocénu (Karpát), svrchní Orlean, MN 5 (FEJFAR a KVAČEK, 1993).

Moravská lokalita Mokrý (MN 4) je podobného stáří jako lokalita Dolnice. Nalézá se v jižní části Drahanské vrchoviny. Oproti lokalitě Dolnice se jedná z části o krasovou oblast. Na lokalitě byl nalezen materiál zástupců řádů Rodentia: Sciuridae, Melissiodontidae, Cricetidae; Lagomorpha: Prolagidae (*Prolagus schnaitheimensis* TOBIEN, 1975; *Prolagus cf. vasconiensis*); Erinaceomorpha: Erinaceidae (*Galerix sp.*); Chiroptera: Rhinolophidae (*Rhinolophus sp. I.*, ?*Rhinolophus sp. II.*) (SABOL et al., 2007).

Jihomoravská lokalita Ořechov se nachází na opuštěném lomu. Jedná se litorální marinní facii. Na lokalitě byly nalezeny fragmenty avi-fauny. Stáří lokality bylo stanoveno na základě savčích zón. Jedná se o spodní miocén (Otnang), MN 4 (MLÍKOVSKÝ, 1996a, 1996b).

Pro nastínění širšího nálezového kontextu studovaného materiálu je potřeba zmínit několik zahraničních srovnatelně starých, či stářím blízkých, lokalit. Mezi starší lokality, než je lokalita Ahníkov, patří lokalita Saint-Gerand-le-Puy (MN 2a) a Ulm Westtangente (MN 2a). První lokalita má vápencový charakter s častými vložkami písků a jílu. Hojné fosilní nálezy vodních ptáků, savců a ryb (CHENEVAL, 1984; HUGUENEYOVÁ, 1999; MLÍKOVSKÝ, 2000). V druhém případě jde o sled písků, jílu a břidlic (STEFENOVÁ, 1997).

Stejně jako lokality Ahníkov I a II jsou s biozónou MN 3 korelovány Wintershof-West (Německo), Chilleurs-aux-Bois (Francie) a Bouches-du-Rhône (Francie). Lokalita Wintershof-West spadá do předpolí severoalpské předhlubně (krasová oblast). Z lokality je znám materiál savců, hadů (colubridní hadi) a ptáků (MLÍKOVSKÝ, 1998; IVANOV, 2002).

¹ Nalezený materiál NEDOMOVÁ (2004) zařadila do rodu *Steneofiber*. Dále rozdělila materiál z lokality Dolnice do dvou ontogenetických stádií – juvenilní a adultní. Rozměry spodní dentice dosahují u menších vzorků následujících rozměrů (L=2,55-3,75 mm; W= 2,8-4,24 mm) a u větších vzorků (L=3,61-5,92 mm; W=3,48- 4,99 mm). Horní dentice se u menšího materiálu dosahuje rozměrů (L=3,15-3,49 mm; W=3-3,9 mm) u většího materiálu (L=3,82-4,75 mm; W=3,5-5,52 mm) (NEDOMOVÁ, 2004).

V říčních a jezerních sedimentech lokality Chilleurs-aux-Bois byl nalezen fosilní materiál savců, vzácně pak čeleď Rhinocerotidae (ANTOINE et al.; 2000). Lokalita Bouches-du-Rhône má podobný sedimentární charakter jako mostecká pánev. Jedná se o jezerní uloženiny se sopečnou příměsí (AGUILAR et al., 2003; VAN DER MEULEN et al., 2011).

Mladší lokality, korelované s biozónou MN4, jsou Artenay, Cheville, La Romieu, Pellecahus, Polastron, Pontigne (Francie). Lokality se složením savčí fauny výrazně neliší. Byl zde nalezen materiál hlodavců, chobotnatců, koňovitých a jiných savčích skupin (SCHLOSSER, 1884; BERGOUNIOUX A CROUZEL, 1962). Německé lokality Petersbuch (MN 4), Lagenau (MN 4), Forsthart (MN 4b), Rembach (MN 4b) a Rauscheröd (MN 4b) se složením fauny podobají lokalitě Dolnice. Rakouský uhelný lom Oberdorf MN 4 obsahuje kromě savčích společenstev fragmenty ptáků (MLÍKOVSKÝ, 1998).

4. 4. Studovaný a srovnávací materiál

Zpracovaný materiál je součástí sbírek Národního muzea v Praze. Na lokalitě Ahníkov I, II byly nalezeny pozůstatky spodnomiocénních bobrů.

Fosilní materiál se skládá převážně z dentálních fragmentů (incisivů, premolárů, molárů), části celých či rozdrcených maxil a mandibul. Soubor zahrnuje několik samostatných sbírek, které nashromáždilo několik sběratelů nezávisle na sobě: Prof. RNDr. O. FEJFAR, DrSc., ZDENĚK DVOŘÁK, OLDŘICH JANEČEK, PAVEL COUFAL a Paleontologické odd. Národního muzea pod vedením Dr. B.EKRTA.

Soubor zahrnuje celkem 388 vzorků z toho: 112 fragmentů mandibul, 34 fragmentů maxil, 67 horních incisivů, 42 spodních incisivů, 40 horních premolárů, 39 spodních premolárů, 40 horních molárů, 14 spodních molárů. Veškerý výčet materiálu je uveden v Příloze 1.

Studovaný materiál z lokality Ahníkov I a II byl porovnáván s evropskými fosilními nálezy následujících rodů *Steneofiber*, *Propalaeocastor*, *Chalicomys*, *Trogotherium* (*Euroxeromys*) a *Anchitheriomys*. Morfologie dentice byla porovnávána s následujícími druhy: *Steneofiber castorinus*, *Steneofiber dehmi*, *Steneofiber depereti*, *Steneofiber eseri*, *Steneofiber humilidens* a *Steneofiber viciacensis*.

Byly použity následující metrické rozměry materiálů a jejich popisy:

- 1) *Steneofiber antiquus*: Francie, lokalita Saint-Martin-de-Castillon; LAVOCAT (1951).
- 2) *Steneofiber castorinus*: Španělsko, lokality Santa de Cilia a Paridera del Cura; ALDANA-CARRASCO, 1992; Francie, lokalita Saint-Gérard-le Puy; STEFENOVÁ (2005).
- 3) *Steneofiber dehmi*: Francie, lokalita St. Martin du Castillon (ALDANA-CARRASCO, 1992); Německo, lokalita Gamersheim (FREUDENBERG, 1941); Španělsko, lokalita San Juan (SIERRA et al., 1990).
- 4) Pro druh *Steneofiber depereti*: *Steneofiber depereti* (Francie, lokalita Aquitaine, BERGOUNIOUX a CROUZEL, 1964); *Steneofiber depereti* (Španělsko, lokality Can Feliu a San Quirze; ALDANA-CARRASCO, 1992); *Steneofiber depereti caliodorensis* (Francie, lokalita Chilleurs; GINSBURG, 1971); *Steneofiber depereti carnutense* (Francie, lokalita Baigneaux, Chevilly a Pontlevoy; GINSBURG, 1971); *Steneofiber depereti* (Francie, lokality Artenay, Saint-Gérard-le Puy a Chauffours-Cournon ;

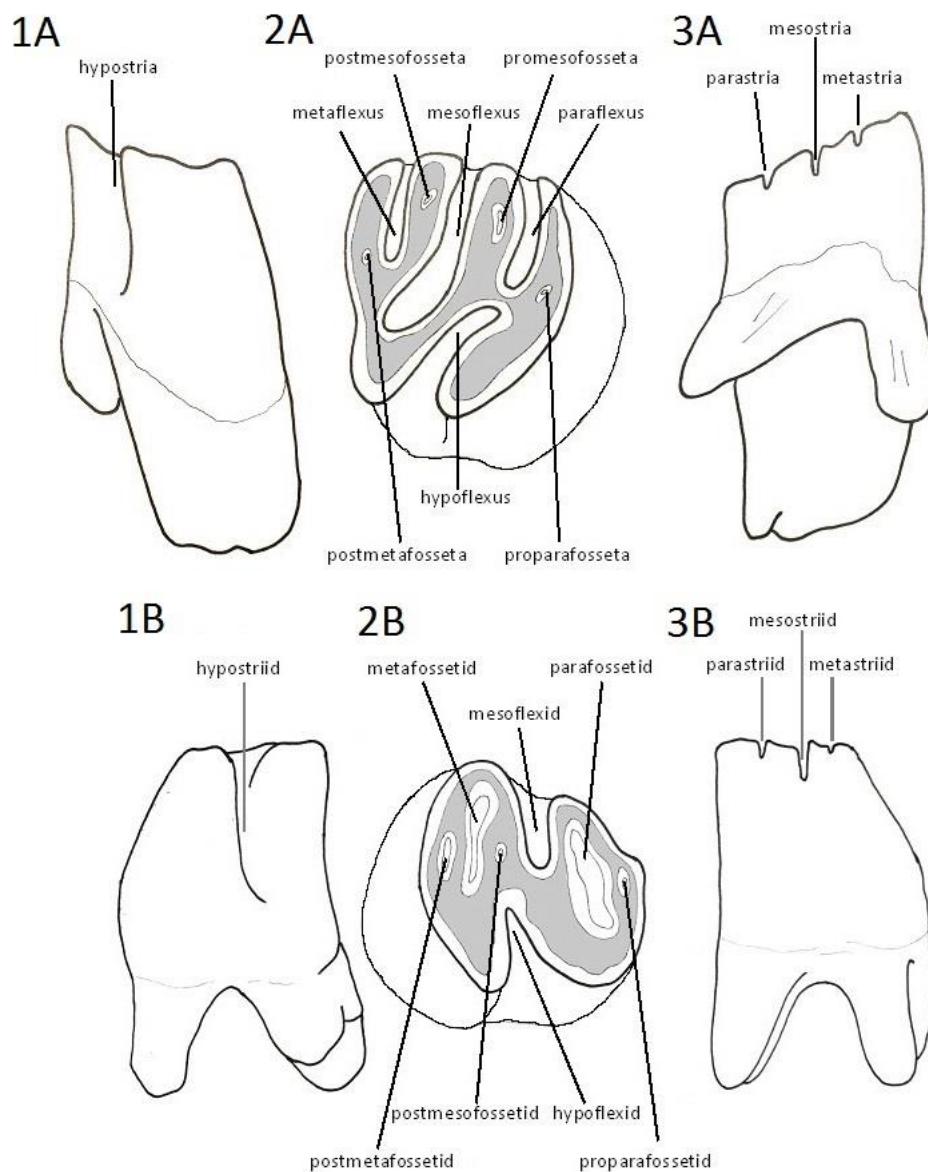
- Německo, lokalita Eppelsheim; GINSBURG, 1971); *Steneofiber depereti janvieri* (Francie, lokalita La Brosse; GINSBURG, 1988); *Steneofiber depereti* (Francie, lokalita La Brosse, Chitenay; GINSBURG, 2001); *Steneofiber depereti* (Maďarsko, lokalita Zagyvapálfalván; JÁNOS, 2000); *Steneofiber depereti* (Německo, lokalita Hambach; MÖRS a STEFENOVÁ, 2010); *Steneofiber depereti* (Německo, lokalita Umgenbung; SACH, 2001); *Steneofiber depereti* (Německo, lokalita Burg-Balzhausen, Derndorf, Eppishausen, Kirrberg-Tongrube a Mörgen; SEEHUBER, 2008)
- 5) *Steneofiber eseri*: Polsko, lokalita Opole (KOWALSKI, 1967); Francie, lokalita Saint-Gérand-le Puy (LAVOCAT, 1951); Turecko, lokalita Kavakdere (ŮNAYOVÁ, 1989); Německo, lokalita Ulm Westtangente a Weisenau (STEFENOVÁ, 1997); Turecko, lokalita Sabuncubelo (DE BRUIJN et al., 2006); Turecko, lokalita Harami, (MAYDA, 2008).
 - 6) *Steneofiber humilidens*: Slovensko, lokalita Komárno (KRETZOI, 1974).
 - 7) *Steneofiber minutus*: Německo, lokalita Reisenburg u Günzburgu (MEYER, 1858); Švýcarsko, lokalita Elgg (SCHLOSSER, 1884); Rakousko, lokalita Göriach (HOFMANN, 1893); Francie, lokalita Sansan (BERGOUNIOUX a CROUZEL, 1964).
 - 8) *Steneofiber viciacensis*: Francie, oblast Aquitaine (FREUDENBER, 1941); Francie, lokalita Lyon (MAYET, 1908); Francie, lokality Saint-Gérand-le Puy, Saulcet a Montaignu (STEFENOVÁ, 1997).
 - 9) *Propalaeocastor butselensis*: Belgie, lokalita Hoogbutsel-Hoeleden (MISONNE, 1957).
 - 10) *Propalaeocastor kumbulakensis*: Kazachstán, lokalita Kumbulak (LOPATIN, 2003); Kazachstán, lokalita Altyn Schokysu (BENDUKIDZE et al., 2009).
 - 11) *Propalaeocastor schokensis*: Kazachstán, lokalita Altyn Schokysu; LOPATIN, 2003; Kazachstán, lokalita Altyn Schokysu (BENDUKIDZE et al., 2009).
 - 12) *Propalaeocastor kazachstanicus*; Kazachstán, lokalita Kyzylkak (WU et al., 2004).
 - 13) Pro rod *Trogontherium* (*Euroxeromys*): *Trogontherium* (*E.*) *rhenanum* (Německo, lokalita Dorn-Dürkheim; FRAZEN a STORCH, 1975); *Trogontherium* (*E.*) *minutum* (Německo, lokalita Petersburch 50; STEFENOVÁ a RUMMEL, 2003); *Trogontherium* (*E.*) *minutum* (Německo, lokalita Höwenegg; GIERSCH et al., 2010); *Euroxeromys minutus minutus* (Francie, lokalita Sansan; HUGUENEYOVÁ a DURANTHON, 2012); *Euroxeromys minutus minutus* (Rakousko, lokalita Gratkorn; PRIETO et al., 2014)

- 14) Pro druh *Chalicomys jaegeri*: Německo, lokalita Eppelsheim (KAUP, 1832); Švýcarsko, lokalita Käpfnach (SCHLOSSER, 1884); Turecko, lokalita Çanakkale (ŮNAYOVÁ, 1976); Francie, lokalita Soblay (HUGUENEYOVÁ, 1999); Španělsko, lokalita Abocador de Can Mata (CASANOVAS-VILAR, 2007); Turecko, lokalita Küçükçekmece (SEN, 2016).
- 15) Pro druh *Anchitheriomys suevicus*: Německo, lokalita Hambach, MN 5-6, (STEFENOVÁ A MÖRS, 2008).

Poznámka: Při taxonomickém srovnání (délky p4-m3 a P4-M3) byly brány poddruhy druhu *Steneofiber depereti* (*S. d. caliodorensis*, *S. d. carnutense* a *S. d. janvieri*) jako jeden druh.

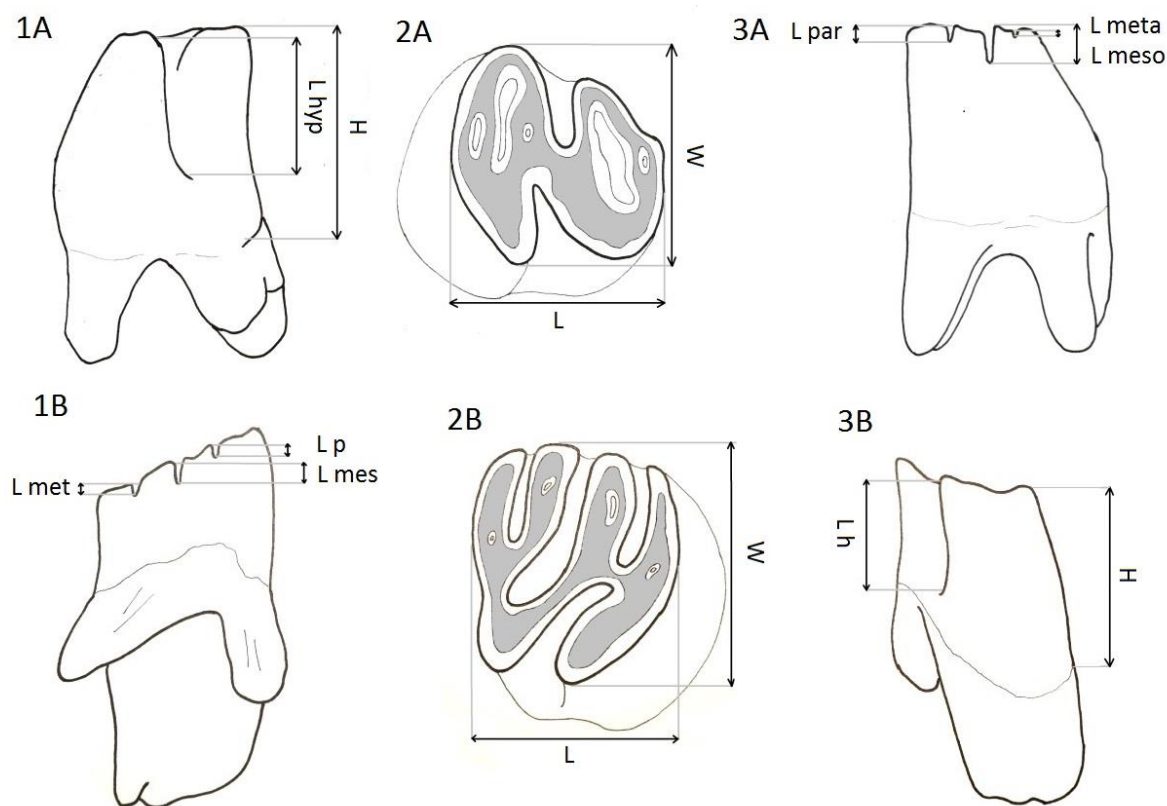
5. Metodika zpracování

Terminologie morfologických struktur u Castoridae je v dnešní době téměř jednotná. V diplomové práci vycházím zejména z těchto literárních zdrojů: STIRTON (1935), GINSBURG (1967, 1971, 1988, 2000, 2001.), ŮNAYOVÁ (1976), HUGUENEYOVÁ (1975, 1999), STEFENOVÁ (1997, 2001, 2005, 2009, 2014), LOPATIN (2003, 2004), STEFENOVÁ a RUMMEL (2003), CASANOVAS-VILAR (2007), STEFENOVÁ a MÖRS (2008), MÖRS a STEFENOVÁ (2010), HUGUENEYOVÁ a DURATHON (2012), MÖRS et al. (2016), LIOVI, LU a NI (2017). Na obrázku (Obr. 2.) je uveden přehled terminologie morfologických struktur na P4 a p4 používaná v diplomové práci je převzata terminologie od HUGUENEYOVÉ (1999).

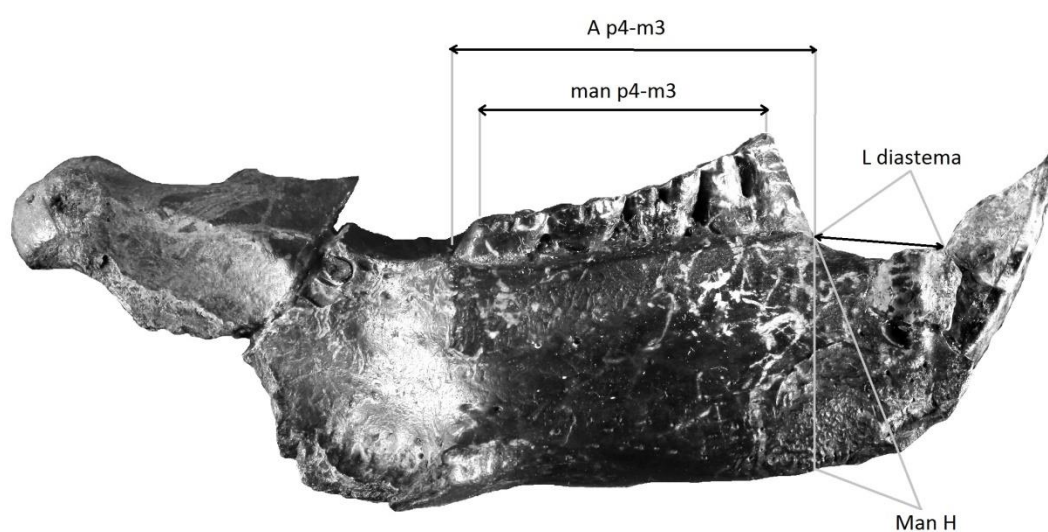


Obr. 2. Terminologie dentálních struktur. **1A-3A** – P4, **1A** – linguální, **2A** – okluzální, **3A** – bulkální pohled; **1B-3B** – p4, **1B** – linguální, **2B** – okluzální, **3B** – bulkální pohled.

Metriku jednotlivých měření struktur dentice (Obr. 3.) jsem převzal z těchto zdrojů: GINSBURG (1971, 1988), HUGUENEYOVÁ (1975, 1999), STEFENOVÁ (1997, 2001, 2005) a Lopatin (2003).



Obr. 3. Metrika zubů. **1A-3A** p4, **A1** – bukální, **2A** – okluzální, **3A** – linguální pohled, **1B-3B** – P4, **1B** – linguální, **2B** – okluzální, **3B** – bukální pohled.



Obr. 4. Metrika mandibuly. Linguální pohled.

Pro měření mandibuly (Obr. 4.) a dentice jsem použil digitální posuvné měřítko Digital Caliper s přesností 0,01. Všechny rozměry jsou uváděny v milimetrech. Pro přesný popis dentice jsem materiál nafotil digitálním fotoaparátem.

V textu jsou použity mezinárodní zkratky pro savčí biozóny (European Land Mammal Mega Zones). Biochronologický systém MN byl definován MEINEM (1975) jako pokus o systematizaci změn palaeofauny neogenetických fosilních savců v západní Evropě a ve východním středomoří. Koncept jednotek MN je předmětem debaty. MN zóny jsou brány jako biochronologické jednotky, které mají podle definice volné nebo časově neurčité hranice (DE BRUIJN et al., 1992).

Pro označení jednotlivých MN biozón jsem vycházel z následujících prací: MEIN, 1975; AGUSTÍ a MOYA-SOLA, 1991; DE BRUIJN et al., 1992; STEININGER et al., 1999; AGUSTÍ et al., 2001.

FAD- (First Appearance Date) první výskyt

MN-(European Land Mammal Mega Zones)

Použité zkratky:

- 1) L – délka
- 2) W – šířka
- 3) H – výška
- 4) N – počet
- 5) L h – hypostria (délka)
- 6) L p – parastria (délka)
- 7) L mes – mesostria (délka)
- 8) L met – metastria délka
- 9) L hyp – hypostriid (délka)
- 10) L par – parastriid (délka)
- 11) L meso – mesostriid (délka)
- 12) L meta – metastriid (délka)
- 13) max – maximum
- 14) min – minimum
- 15) VC – variační koeficient
- 16) X – průměr

- 17) p4 – spodní premolár
- 18) P4 – horní premolár
- 19) m (1,2,3) – spodní molár
- 20) M (1,2,3) – horní molár
- 21) i – spodní incisiv
- 22) I – horní incisiv
- 23) Man – mandibula
- 24) Man p4-m3 – délka mandibulární zubní řady
- 25) A p4-m3 – délka alveolární zubní řady
- 26) Ma – maxila
- 27) Ma P4-M3 – délka maxilární zubní řady
- 28) S – sinistrální
- 29) D – dextrální

Studovaný materiál Národního muzea nebyl zatím popsán ani interpretován. Jednotlivé sbírky nebyly označeny, proto jsem je pro snadnější vyhledávání očísloval podle jednotlivých zkratk sbírek.

6. Výsledky

6. 1. Popis studovaného materiálu

Fosilní materiál pocházející z lokalit Ahníkov I a II je ve většině případů černě zabarven. Barva je dána chemickým prostředím vzniku (viz. Kapitola o lokalitě).

Z lokality se zachovávají pouze výjimečně celé kosti. Dohromady zde zatím bylo nalezeno 388 fragmentů: 112 fragmentů mandibul, 34 fragmentů maxil, 67 horních incisivů, 42 spodních incisivů, 40 horních premolárů, 39 spodních premolárů, 40 horních molárů, 14 spodních molárů.

Na základě níže uvedených odlišností lze materiál jednoznačně rozdělit do dvou fenotypových skupin reprezentující samostatné fosilní druhy (viz. kapitola Systematická paleontologie) lišící se těmito znaky.

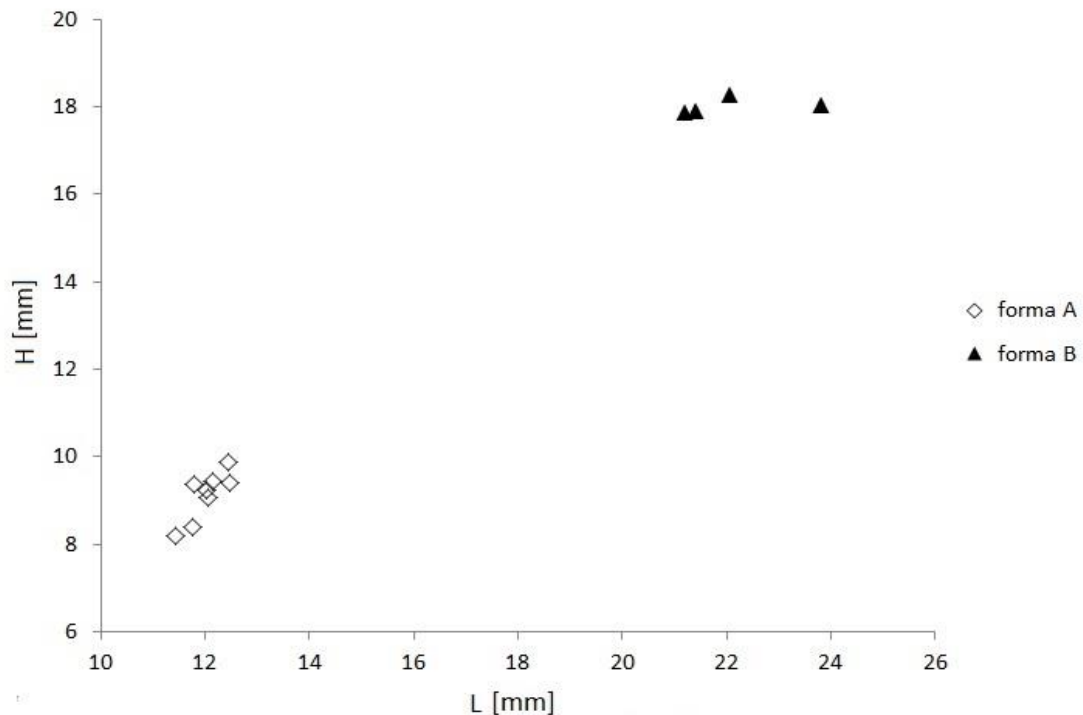
Jedním z hlavních znaků je velikost. Na základě velikosti lze materiál rozdělit na malou formu A a velkou formu B, lišící se rozměry. Mandibuly formy A jsou o 48% menší než u formy B. Mandibulární délka zubní řady u formy A dosahuje v průměru 12,01 mm a u formy B 22,14 mm (Obr. 5). Hodnoty délek diastemy se pohybují u formy A v průměru 7,3 mm a u formy B 9,39 mm. Forma B se vyznačuje kratší a masivnější *os mandibulare* a *ramus mandibulae*. Fragменты mandibuly formy B jsou robustnější. Všechny měřené hodnoty dentice mandibul jsou uvedeny v Příloze 2.

Změna v morfologii okluzální plochy a míry abraze zubů dokládá přítomnost jednotlivých ontogenetických stádií u obou forem (viz. 6.2. Ontogenetický aspekt). Ve studovaném souboru malé formy byly doloženy výrazně senilní jedinci. V rámci daných ontogenetických stádií, zuby malé formy se signifikantně odlišují svou velikostí formy velké. Tyto skutečnosti vyvrací hypotézu, že by malá forma A reprezentovala juvenilní jedince velké formy B.

Kromě metrických rozdílů se dané formy se vzájemně liší i řadou morfologických znaků.

U formy A se na bukální straně mandibuly vyskytuje nepatrná fossa. Bukální fossa vystupuje v distální části pod premolárem a mírně se svažuje na *foramen mentale*. Zhruba ve středu výšky *os mandibulare* se obloukovitě stáčí distálním směrem. Pod *foramen mentale*

nalezneme nepatrný *foramen*. *Foramen superior masseter* se vyvyšuje strměji od anteriorní části nebo středu m1 v distální části ústí v *tuberculum mandibulae*. Zatímco u formy B superior masser vystupuje už od distální části p4. Proximální strana premoláru se u obou forem směrem k okluzi zaobljuje. U formy B je sklon více zaoblen. Labiální strana mandibuly je hladká u obou forem.



Obr. 5. Srovnání výšky mandibuly (H) s délkou mandibulární zubní řady p4-m3 (L) formy A a formy B z lokality Ahníkov I, II.

Průřez spodními řezáky má u obou forem téměř trojúhelníkovitý tvar. U formy A jsou incisivy více zaobleny, zatímco u formy B je zaoblena více labiální strana. Spodní i horní incisivy u formy A mají jemnější podélné pruhování. Horní incisivy mají v průřezu trojúhelníkovitý tvar.

Horní premoláry se značně liší. Zatímco forma B má vzorec na okluzální ploše jednoduchý u formy A jsou ve valné většině ještě přídavné fossety. Obě formy však mají na okluzi typický esovitý vzor písmena „S“. Fossety jsou shodné svým tvarem a směrem. Okluzální plocha P4 u formy B nabývá obdélníkovitého tvaru, zatímco u formy A je tvar kosodélníkovitý. Přítomná hypostria, parastria, mesostria na P4 u formy A jsou kolmé k základu zubu. Parastria u formy B není kolmá základu zubu. Dolní premoláry a moláry mají podobný tvar i orientaci struktur. U formy B lze sledovat více neobroušené spodní premoláry.

U formy B se u spodních i horních molárů a premolárů vyskytuje více mesostriid a mesostriid. Lze vyvodit, že u formy B jsou zuby více hypsodontní.

Horní moláry u neabradovaných jedinců mají esovitý vzor na okluzi. U formy A jsou přítomny přídavné fossety více než u formy B. Mesofosseta je hákovitá. Hypoflex je užší než u premolárů a směřuje do středu zubu. Forma A vykazuje užší moláry než forma B.

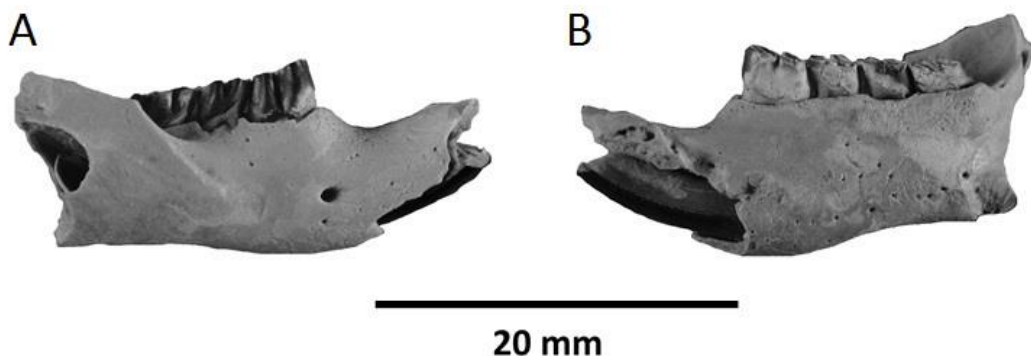
Spodní premolár má v obou případech obdélníkovitý tvar z okluzální plochy. Hypoflexid je u obou forem široce otevřen. Mesoflexid je velmi úzký. Metafossetid má charakter úzké oválné struktury, v některých případech může být delší než parafossetid. To platí, jak pro formu A i B.

Spodní moláry jsou téměř shodné. U obou forem jsou přítomny proparafossetidy. Hypoflexid je úzký a zařezává se do zubu. Mesoflexid nebo mesofossetid jsou úzké a krátké. Parafossetid bývá nejdelší ze všech fossetidů, pak dle velikosti následuje metafossetid, který je většinou oválný.

6. 1. 1. Fenotypová entita A (malá forma)

Bylo nalezeno 106 mandibul. Fragmentů s kompletní denticí p4-m3 je 16. Mandibulární fragmenty s neúplnou denticí tvoří 83 kusů. Fragmentů mandibul bez dentice je 7. Veškeré naměřené hodnoty mandibul a dentice jsou uvedeny v Příloze 2.

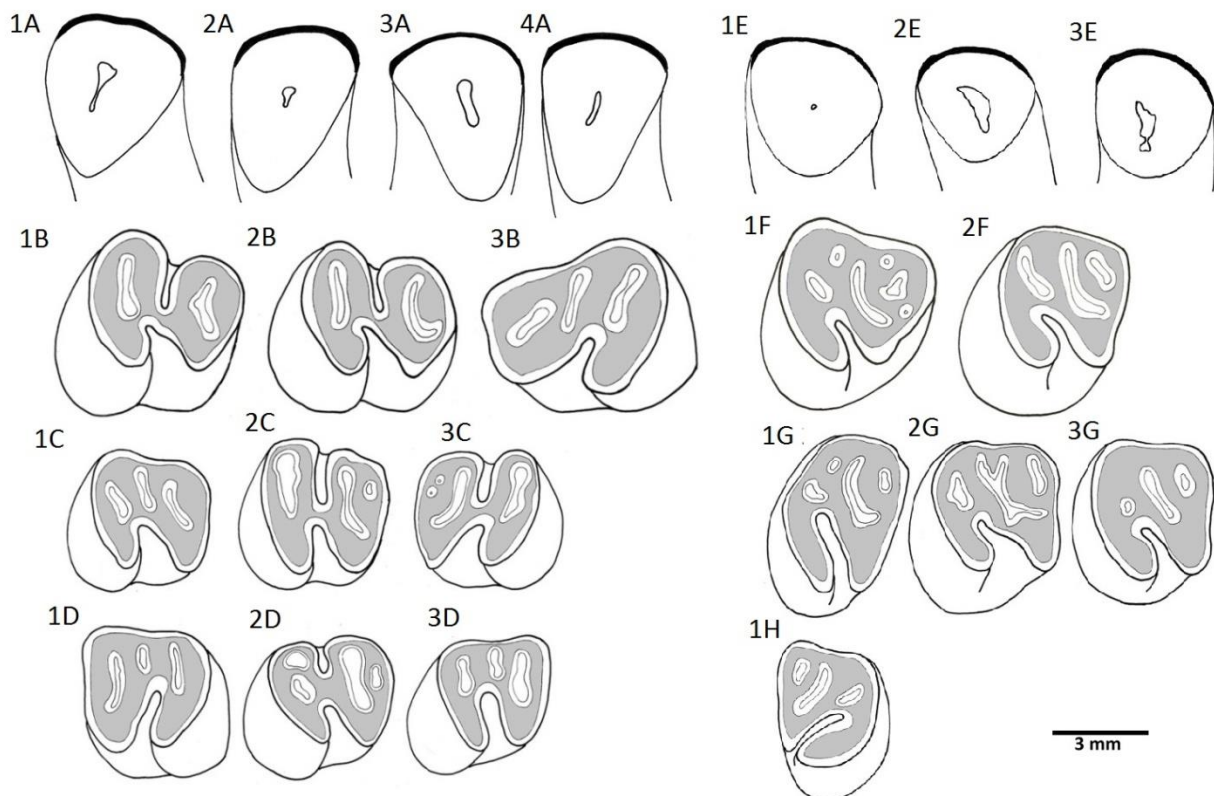
Mandibula (Obr. 6) je robustní. Zuby se uklánějí ventrálně k linguální straně. Výška špičky incisivu leží ve stejné linii jako okluzální plocha zubní řady. Diastema vytváří nesymetrické údolí mezi incisivem a premolárem. Mírný sklon směřuje k incisivu a ostřejší úhel k premoláru. Šikmo v proximálním směru na bukální straně se nachází *foramen mentale*. Kolmo pod p4 na linguální straně se nachází *foramen lingual*. V distální části mandibuly se nachází *foramen mandibulae*. V proximální části je vždy jeden kořen zubu a dva v distální části. Premolár sedí uprostřed mandibulární kosti, zatímco moláry jsou posazeny více distálně.



Obr. 6. Mandibula malé formy. A-B – levá mandibula (Pv 11383), A – bukální pohled, B – linguální pohled.

Proximální vrcholy molárů jsou vyvýšeny a směřují k premoláru. Mandibulární kost se bukálně rozšiřuje od prvního moláru, vytváří se tak *margo inferior processus angularis*, který směřuje ventrálně. Processus se táhne až k *processus coronoid*, který směřuje ostře k distální části kosti. Kost je plochá. Základna mandibuly se rozšiřuje k m3. Kloubní plocha vyčnívá ventrálně přes kost. Kondylus je široký. Linguální *foramen mandibulare* je výrazný.

Spodní incisivy vyrůstají z mandibuly pod tupým úhlem. Od zubní řady p4-m3 jsou oděleny diastémou. Anteriorní stranu kryje silná černě zbarvená sklovina. Sklovina distální plochy je velice slabá. Průřez incisivem má trojúhelníkový tvar (Obr. 7., 1A-4A). U některých jedinců má průřez zakulacený tvar. Anteriorní vrchol je ostrý. Na ventrálních plochách lze sledovat podélné jemné pruhy.

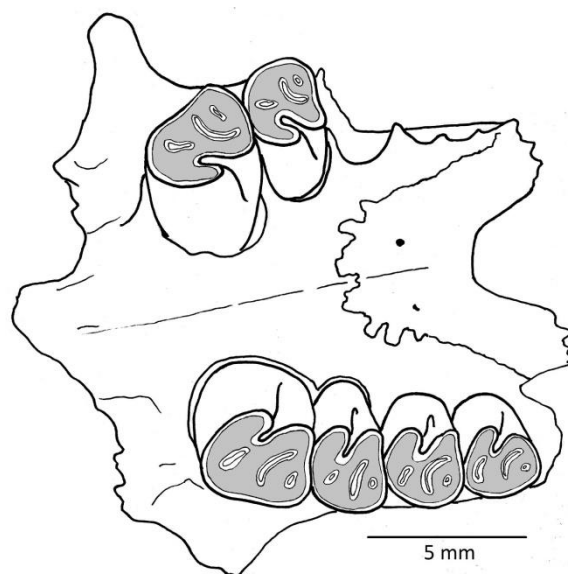


Obr. 7. Morfologie okluzálních ploch spodních zubů. **1A** – levý i (Pv 11233), **2A** – levý i (Pv 11425), **3A** – levý i (Pv 11440), **4A** – levý i (Pv 11452), **1B** – levý p4 (Pv 11423), **2B** – levý p4 (Pv 11245), **3B** – pravý p4 (Pv 11349), **1C** – levý m1 (Pv 11424), **2C** – levý m1 (Pv 11474), **3C** – levý m1 (Pv 11272), **1D** – pravý m3 (Pv 11465), **2D** – levý m3 (Pv 11474), **3D** – levý m3 (Pv 11384), **1E** – pravý I (Pv 11441), **2E** – pravý I (Pv 11491), **3E** – levý I (Pv 11576), **1F** – levý P4 (Pv 11486), **2F** – levý P4 (Pv 11348), **1G** – pravý M1 (Pv 11379), **2G** – pravý M1 (Pv 11577), **3G** – pravý M1 (Pv 11486), **1H** – levý M3 (Pv 11269).

Spodní premolár p4 má subhypsodontní korunku, která převyšuje moláry. Anteriorní část zubu je užší a nejvyšší. Zub se v distálním směru rozšiřuje (Obr. 6, 1B-3B). Na bukální straně se vyskytuje dlouhý hypostriid. Hypostriid sahá téměř k bázi zubu. V proximální části p4 na linguální straně zubu se nachází parastriid. Parastriid je krátký a kolmý k ploše zubu. Mesostriid se uklání distálně a nachází se za parastriidou. Metastriid na zkoumaném materiálu z Ahníkova nebyl pozorován. Okluzální plochu zubu brázdí flexidy a fossetidy. Hypoflexid ohraničuje protokonid a hypokonid, rozevívá se do široka. Abrází hypoflexidu vzniká hypofossetida, která u materiálu nebyla pozorovatelná. V proximální části mezi protokonem a metakonem se může vyskytovat proparafossetid. Struktura je oválná nebo kulatá. Za metakonem se otevírá protáhlý paraflexid, který směřuje k labiální straně. Pokud se paraflexidové údolí uzavře, vzniká parafossetid. Mesoflexid se nachází mezi mesostylidem a entoconidem. Je to krátká struktura. Směřuje přímo nebo s mírným uklonem k labiální straně. Mesoflexid po uzavření nahrazuje mesofossetid. Metafossetid je dlouhý hákovitý, stáčí se k parakonidu. Koncové části flexidů a fossetidů jsou zakulaceny.

Spodní moláry (m1, m2, m3) jsou menší než premolár. Moláry m1-m2 mají téměř shodný tvar (Obr. 7, 1C-3C). Okluzální plocha nabývá obdélníkovitého nebo kosodelníkovitého tvaru. Hrany zubů jsou zaobleny. Labiální stranu brázdí hypostriid, který směřuje kolmo, ale nedosahuje základu zubu. Linguální striidy jsou krátké. Parastriid a metastriid směřuje kolmo k základně zubu. Mesostriid směřuje k základu zubu posteriorně. Na okluzální ploše se nachází straně hypoflexid, který je široce rozevřen a koncovou částí se stáčí k distální straně. Po abrazi hypoflexidu vzniká hypofossetid. Paraflexid je dlouhý hákovitý. Častěji se setkáváme s uzavřenou strukturou (parafossetid). Konec parafossetidu protíná protokonid a směřuje proximálně. V proximální části zubu se může vyskytovat proparafossetid. Úzký mesoflexid směřuje kolmo nebo se mírně uklání do středu zubu. Za mesoflexidem se nachází metaflexid. Metaflexid je úzký. Směřuje mírně proximálně k labiální straně do středu zubu. Metafossetid se opotřebením zkracuje. Třetí molár je užší. V některých případech dosahuje délkový rozměr větších metrických hodnot než šířkový rozměr (Obr. 6, 1D-3D). Zub se posteriorně zúžuje. Hypoflexid má podobnou strukturu jako u prvních dvou molárů. Zbývající flexidy nebo fossetidy se v pořadí paraflexid (parafossetid), mesoflexid (mesofossetid) a metaflexid (metafossetid) zmenšují. Flexidy i fossetidy jsou hlavicovitě zakončeny.

Celkem bylo nalezeno 26 fragmentárních maxil. Fragmentsy s kompletní zubní řadou jsou pouze 3 (Obr. 8.). Nekompletní dentice je přítomna na 19 fragmentech. Dále byly nalezeny 4 úlomky maxily. *Incisiv formen* není zachován. Není zachována kompletní zubní řada s diastémou a incisivem. Linie zubní řady se distálně rozšiřuje. Zuby mají tři kořeny, první dominantní je přítomný na linguální straně, zbylé dva se orientují na bukální stranu. Palatine je hladká. V distální části za třetím molárem se nachází na linguální straně *foramen palatino major*. Uprostřed palatiny se mezi linie druhými moláry nachází dva forameny (*palatine foramen*).



Obr. 8. Morfologie maxil a horních zubů maxily formy A (Pv 11382), levá zubní řada P4-M1, pravá zubní řada P4-M3.

Horní Incisivy I jsou odděleny od zubní řady diastemou. Úhel růstu incisivů je mnohem ostřejší než u i. Proximální stranu pokrývá silná černá vrstva sklonivý. Distální část kryje slabší vrstva skloviny. Na vnitřní ventrální straně lze pozorovat podélné jemné prouškování. Průřez incisivy má trojúhelníkovitý nebo zakulacený tvar (Obr. 8., 1E-3E).

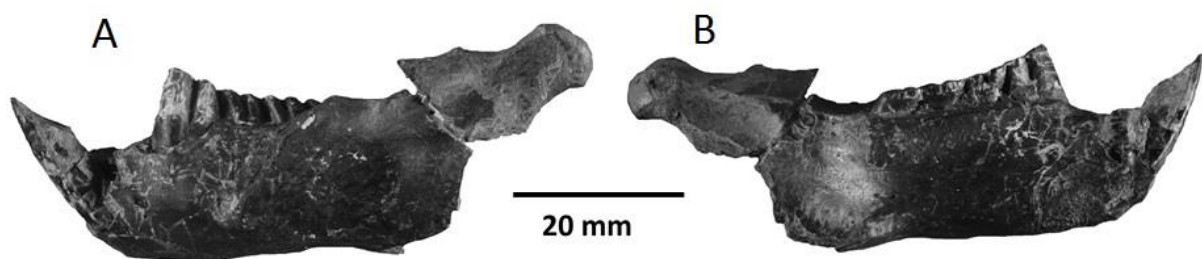
Horní premolár P4 je největší zub maxilární zubní řady. Okluzální plocha má tvar obdélníku nebo kosočtverce (Obr. 8, 1F-2F), po abrazi se mění na tvar trojúhelníku. Hypostria směřuje kolmo k základu zubu. Parastria je kolmá s mírným vychýlením. Mesostriie je svislá. Metastria směřuje k základu. Z linguální strany se otvírá hypoflexus, který se stáčí k proximální části zubu. Z bukální strany se otevírají tři struktury. V anteriorní části zubu se nachází protáhlý paraflexus. Paraflexus nebo parafosseta směřuje naproti hypoflexusu. Koncová část struktury se mírně stáčí do středu zubu. Mesoflexus je dlouhý, úzký, hákovitý útvar. Sahá od bukální strany téměř k hypokonidu. Mesofosseta svým tvarem připomíná otevřené písmeno "C". Metaflexus (metafosseta) je nejkratší flexus. Směřuje kolmo na linguální stranu. Koncová část flexů a fosset je zakulace.

Horní moláry (M1, M2, M3) se zmenšují v distálním směru (Obr. 8, 1G-2G, 1H). První dva moláry mají téměř obdélníkovitý obrys. M3 je drobný a široký. Se snižováním korunky se tvar okluzální plochy mění na trojúhelník. Na linguální straně se táhne hypostria k základu zubu. Parastria bývá nepatrná. Mesostria směřuje kolmo nebo je mírně vychýlena k

bázi zubu. *Metastria* není přítomna. Pokud jsou flexy otevřené, vytváří S vzor. Hypoflexus (hypofosseta) se stáčí proximálně a nezasahuje do středu zubu. Paraflexus směřuje k linguální straně. Na vzorcích se setkáváme s krátkou proparafossetou. U M3 se abradovaná struktura jeví jako úzká nebo nitkovitá. Druhou otevřenou synklinální strukturou na labiální straně hákovitý mesoflexus, který se stáčí opačným směrem než hypoflexus. Mesoflexus se může vidličnatě rozbíhat. Zasahuje svou délkou téměř na hranu linguální strany. U M3 nemusí mít hákovitý tvar. U opotřebovaného chrupu nelazneme metafossetu. Metafosseta nemá jednotný tvar a směřuje k linguální straně.

6. 1. 2. Fenotypová entita B (velká forma)

Mandibula Materiál obsahuje 7 mandibul velké formy. Z celkového počtu dvě mandibuly mají kompletní zubní řadu i s řezákem. Tři fragmenty obsahují zubní řadu p4-m3. Zbylé dva úlomky nemají kompletní dentici.



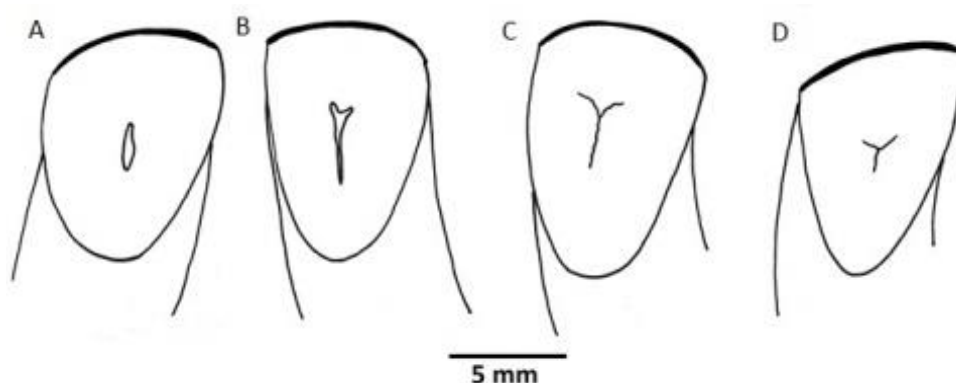
Obr. 9. Mandibula velká forma, **A** – pravá mandibula bukální strana (Pv - 11298), **B** – pravá mandibula linguální strana (Pv - 11298).

Os dentale je robustní (Obr. 9). Směřuje ventrálně v úseku mezi bradou a *crista asserterica*. Úroveň zubní řady je ve stejné úrovni jako špička incisivu, tvoří tak téměř jednu linii. Zuby se uklánějí na linguální stranu. Povrch zubní řady je konvexní a uklánějí se na linguální stranu. V labiálním pohledu směřuje bradový výběžek ventrálně a mírně posteriorně. *Foramen mentale* se nachází před alveolem premoláru p4 uprostřed ramu. U *foramen mentale* nalezneme dvě foraminy. Třetí molár je skryt anteriorní částí okraje *processus coronoid*. Hřeben *superior masseter* se vyvyšuje od distální části (třetiny) p4 a v distální části ústí v *tuberculum mandibulae*. Na dorzální straně posteriorní plochy řezáku je vytvořena výrazná deprese při bázi *processus coronoid* a *processus condilare*. *Crista pterygoide* je plochá a na labiální straně rozšířena v *crista masseterica*. Hluboká fossa slouží pro úpon pterigoidního svalu. *Processus articulare* směřuje lingválně. Symfýza má oválný tvar a mírně se rozšiřuje v dorzálním směru. Ve ventrálním pohledu vykazuje tato úhlová poloha sigmoidální formu s

prominentním jazykovým prodloužením na anteriorním konci a labiální zakřivení ve středu. Ventrální povrch je plochý.

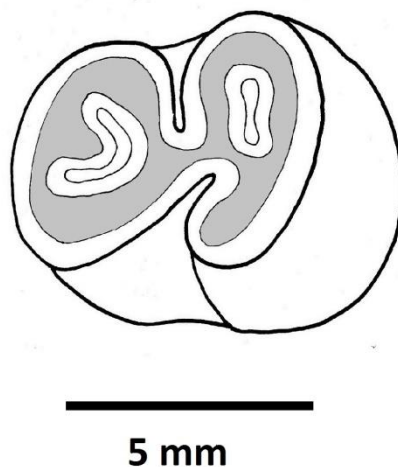
Dentice

Spodní incisivy jsou dlouhé a vyrůstají z mandibuly pod tupým úhlem. Frontální a distální stranu kryje sklovina, v anteriorní části je vrstva silnější. Fazety spodních řezáků jsou delší a probíhají v konstantním úhlu od špičky řezáku až k lingvální straně. Průřez řezáků má téměř trojúhelníkovitý tvar (Obr. 10), který je v labiální části mírně zaoblena. Mediální špička trojúhelníku směřuje do středu čelisti. Labiální hladký smalt je mírně konvexní. Styčné plochy sousedících incisivů jsou vroubkované.



Obr. 10. Morfologie okluzálních ploch spodních imcisivů. **A** – levý i (Pv 113239), **B** – pravý i (Pv 11248), **C** – levý i (Pv 11421), **D** – pravý i (Pv 11537).

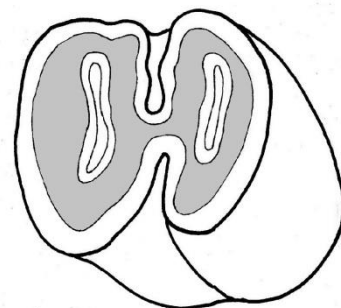
Spodní premolár p4 je největší zub v zubní řadě (Obr. 11). Abraze zároveň přispívá k zúžení anteriorní části a rozšíření posteriorní části zubu. Premoláry mají nižší stupeň opotřebení, než vykazují moláry. Anteriorní část premoláru směřuje anterolaterálně a zároveň podléhá nejméně abrazi, o čem svědčí i nejvyšší plocha konvexního povrchu. Hypostriid směřuje k bázi zubu. Krátký kolmý parastriid se nachází na lingvální ploše v anteriorní části zubu. Mesostriid směřuje distálně. Metastriid směřuje kolmo k bázi zubu. Na okluzální ploše lze pozorovat flexidy a fossetidy. Hypoflexid se zaklíňuje mezi vrcholy protokonidu a hypokonidu. Distální část synklinály pokračuje strmě od středu k hypokonidu. Mezi protokonem a metakonem se vyskytuje oválný nebo kulatý proparafossettid, který směřuje k labiální straně. Paraflexid se nachází za metakonem a směřuje k



Obr. 11. Mofologie okluzální plochy pravého p4 (Pv 11296).

labiální straně a stáčí k protokonu. Paraffossettid má charakter hákovité struktury. Mesoflexid je mezi mesostyloidem a entoconidem. Mesoflexid směřuje téměř přímo k protější labiální straně. Mesofossettid je krátký. Metaflexid (metafossetid) se může mírně stáčet anteriorně, nebo může pokračovat přímo či šikmo k labiální straně.

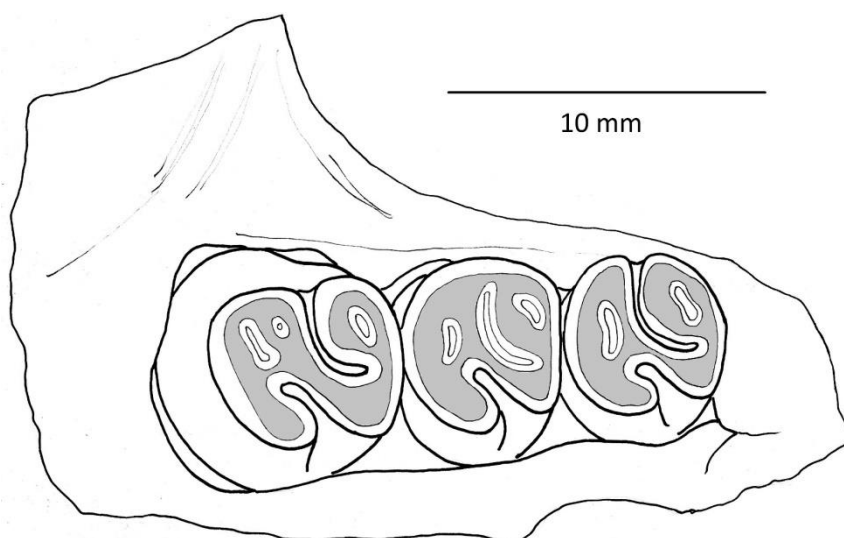
Spodní moláry m1 (Obr. 12) a m2 mají z okluzálního pohledu kosodélníkovitý tvar. Třetí molár m3 je kratší než m1 a m2. Labiální vrcholy protokonid a hypokonid jsou posazeny více anteriorně, než vrcholy na linguální straně. Oproti p4 dochází u molárů k většímu obroušování korunky. Hypostriid nedosahuje základu zubu. Parastriid a metastriid se u zkoumaného materiálu nevyskytují. Mesostriid směřuje posteriorně. Okluzální povrch charakterizují synklinální flexidy a fossettidy. Hypoflexid je hluboký a proniká šikmo posteriorně do vnitřní plochy zubu. Hypofossettid je dlouhý hákovitý. Dlouhý parafossettid se zahlubuje šikmo k anteriornímu okraji až labiální straně, v některých případech může vytvářet tvar písmena J. Mesoflexid vytváří úzké otevřené údolí a anteriorně stáčí k labiální straně. Mesofossettid je přítomný zejména u m2 a m3. Metafossetid je úzký a krátký.



5 mm

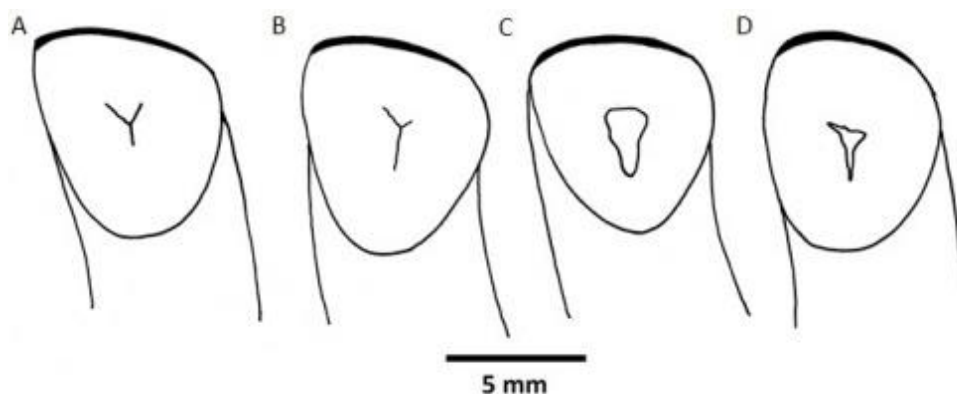
Obr. 12. Morfologie okluzální plochy pravého m1 (Pv 11296).

Kompletní maxila nebyla nalezena. Z lokality Ahníkov I, II pochází pouze materiál s neúplnou maxilární denticí (Obr. 13) a jeden úlomek maxily. Zuby z maxily vyrůstají pod sklonem k bukální straně. Kořenové jamky jsou shodné s kořenovými jamkami fenotypové formy A.



Obr. 13. Morfologie fragmentu maxily (s P4-M2) formy B (Pv 11403).

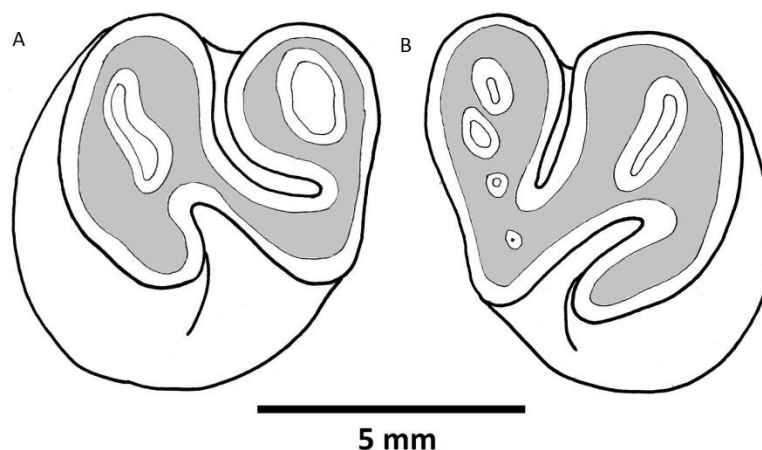
Horní incisivy I (Obr. 14) se stáčí pod mnohem ostřejším úhlem než spodní incisivy. Černá anteriorní sklovina je silná. Distální stranu pokrývá slabá vrstva skloviny. Plochá ventrální strana mezi incisivy lemují světlé pruhy podélného směru. Fazety horních řezáků jsou mnohem kratší. Anteriorní strmou část tvoří smaltový pásek a na distální ploše dochází lingválnímu zešikmení. Z okluzální plochy mají incisivy trojúhelníkovitý tvar nebo více zakulacen. Chemické prostředí zapříčinilo zbarvení vnitřní ventrální strany zubů.



Obr. 14. Morfologie okluzálních ploch horních incisivů. **A** – pravý i (Pv 11521), **B** – pravý i (Pv 11523), **C** – pravý i (11232), **D** – pravý i (Pv 11522).

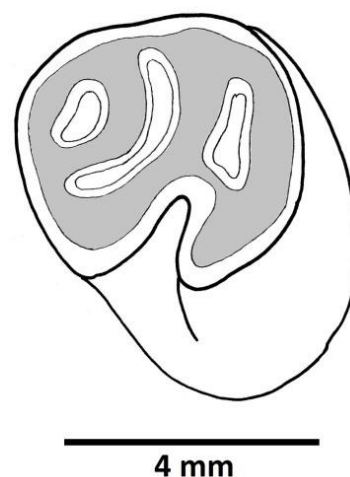
Stejně jako u spodní dentice tvoří maxilární zubní řadu jeden premolár a tři moláry. Zkoumaný materiál se skládá zejména z fragmentárních částí maxily a izolovaných zubů.

Čtvrtý premolár P4 (Obr. 15) představuje největší zub maxilární zubní řady. Délka a šířka zubu jsou téměř shodné, okluzální obrys vytváří tvar obdélníku ne čtverce. Po abrazi obrys zubu může mít trojúhelníkovitý tvar. Na okluzi lze vidět esovitou strukturu, kterou vytváří otevřený hypoflexus a metaflexus. Hypostria sahá až k bázi zubu. Mesostria je delší než parastria a metastria. Na okluzální ploše lze pozorovat až pět synklinálních záhybů. Úzký hypoflexus směřuje za protokonem šikmo anteriorním směrem. V proximální části P4 se může vyskytovat oválná proparafosseta. Paraflexus se táhne téměř k lingvální straně, u protokonu se rozšiřuje. Parafosseta je zachovalá u 14 vzorků. Mesoflexus se nachází mezi mesostylem a metacokem, směřuje k lingvální straně. Mesoflexus se může lehce posteriorně zakřivovat. Mezi parafossettou a mesofossettou se může u některých jedinců vytvořit malá oválná, kulatá či protažená tenká struktura nazývaná jako promesofosseta. Metafosseta se zakřivuje mírně anteriorním směrem.



Obr. 15. Morfologie okluzální plochy P4, **A** – levý P4 (Pv 11477), **B** – pravý (Pv 11392).

Okluzální plocha horních molárů M1, M2, M3 má obdélníkový tvar (Obr. 16), postupné abraze plochu mění na pravoúhlý trojúhelník. Na okluzální ploše se vytváří esovitý obrys. Hypostria nesahá k bázi zubu. Na labiální straně nalezneme pouze mesostrii. Parastria a metastria nejsou na materiálu přítomny. Bukální stranu lemují hypoflexus, který se zahlubuje do anteriorní části zubu. Parafosseta se nachází v anteriorní části zubu a otevírá se na labiální stěnu. Je přítomna u všech vzorků. Delší fossetu nalezneme u druhým molárů, kde směřuje přímo k bukální straně. Mesoflexus je hákovitý a stáčí se posteriorně. U M2 je mesoflexus méně ostrý. Metafosseta je úzká zvlněná uzavřená struktura. Může být zvlněná, směřovat přímo, stáčet se posteriorně nebo se částí nejbližší k bukální straně stáčí mírně anteriorně.



Obr. 16. Morfologie okluzální plochy M (Pv 11460).

6. 2. Ontogenetický aspekt

Na základě zjištěných odlišností morfologických struktur, které lze sledovat u obou taxonů, jsem vytyčil hlavní znaky na základě, kterých daný materiál rozdělují do čtyř věkových skupin.

- a) Pro horní premoláry a moláry přítomnost bukálních struktur (parastria, mesostria, metastria) a na linguální straně je přítomna hypostria; na okluzální ploše otevřenost jednotlivých flexů a později velikost fosset.
- b) Pro dolní premoláry a moláry na bukální straně přítomnost hypostriidu; na linguální straně přítomnost parastriidu, mesostriidu, metastriidu; na okluzální ploše otevřenost jednotlivých flexidů a později velikost fossetidů.
- c) Doprovodným znakem byla výška korunky zubu, ovšem pouze u volných zubů, u kterých je měřitelná.

Podle stanovených odchylek jsem jednotlivé zuby rozdělil na základě opotřebení okluzální plochy do čtyř skupin A, B, C a D.

Skupina A zahrnuje jednotlivce mladšího ontogenetického stáří. Vyznačují se vysokou korunou. Na okluzální ploše lze pozorovat přítomnost otevřených flexů nebo flexidů. Bukální i linguální strana má přítomné strie nebo striidy. Kromě mladých jedinců jsou sem řazeni také jedinci pouze s přítomnou hypostrií/hypostriidem a parastrií/parastriidem. Mají podobně jako mladí jedinci otevření flexy/flexidy nebo jsou zaškrnceny. Fossety jsou zpravidla dlouhé a tvar bývá variabilní.

Druhá skupina B se odlišuje opotřebením a absencí parastrie/parastriidu a metastrie/metastriidu. Na bukální straně u horních zubů nalezneme pouze zanikající mesostriid a u spodních dlouhý hypostriid. Na linguální straně se nachází u horních zubů pouze delší hypostria a u dolních krátký mesostriid. Hypoflexus/hypoflexid a mesoflexus/mesoflexid jsou otevřené. Zbylé struktury jsou již uzavřeny a daly vznik uzavřeným fossetám, které bývají delší. Výška a sklon korunky se snižují.

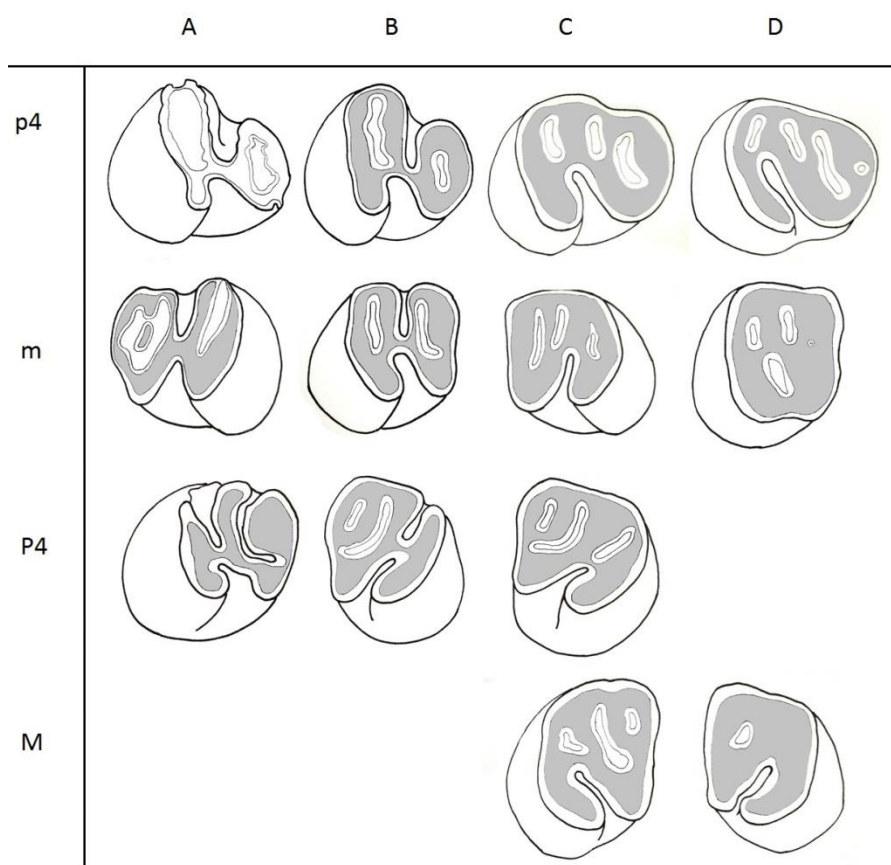
Do skupiny C jsem zařadil zuby, na kterých se vyskytuje pouze jediná ventrální struktura: hypostria či hypostriidu. Na okluzální ploše jsou zpravidla tři uzavřené struktury, otevřenou strukturou je pouze hypoflexus nebo hypoflexid. Zbylé flexy a flexidy nahradily u horních zubů fossety (parafosseta, mesofosseta a metafosseta) a u spodních fossetidy

(parafossetid, mesofossetid a metafossetid). Tvar lophů a lohidů je variabilní. Výška zubu se snižuje a sklon zubu se téměř zarovnává.

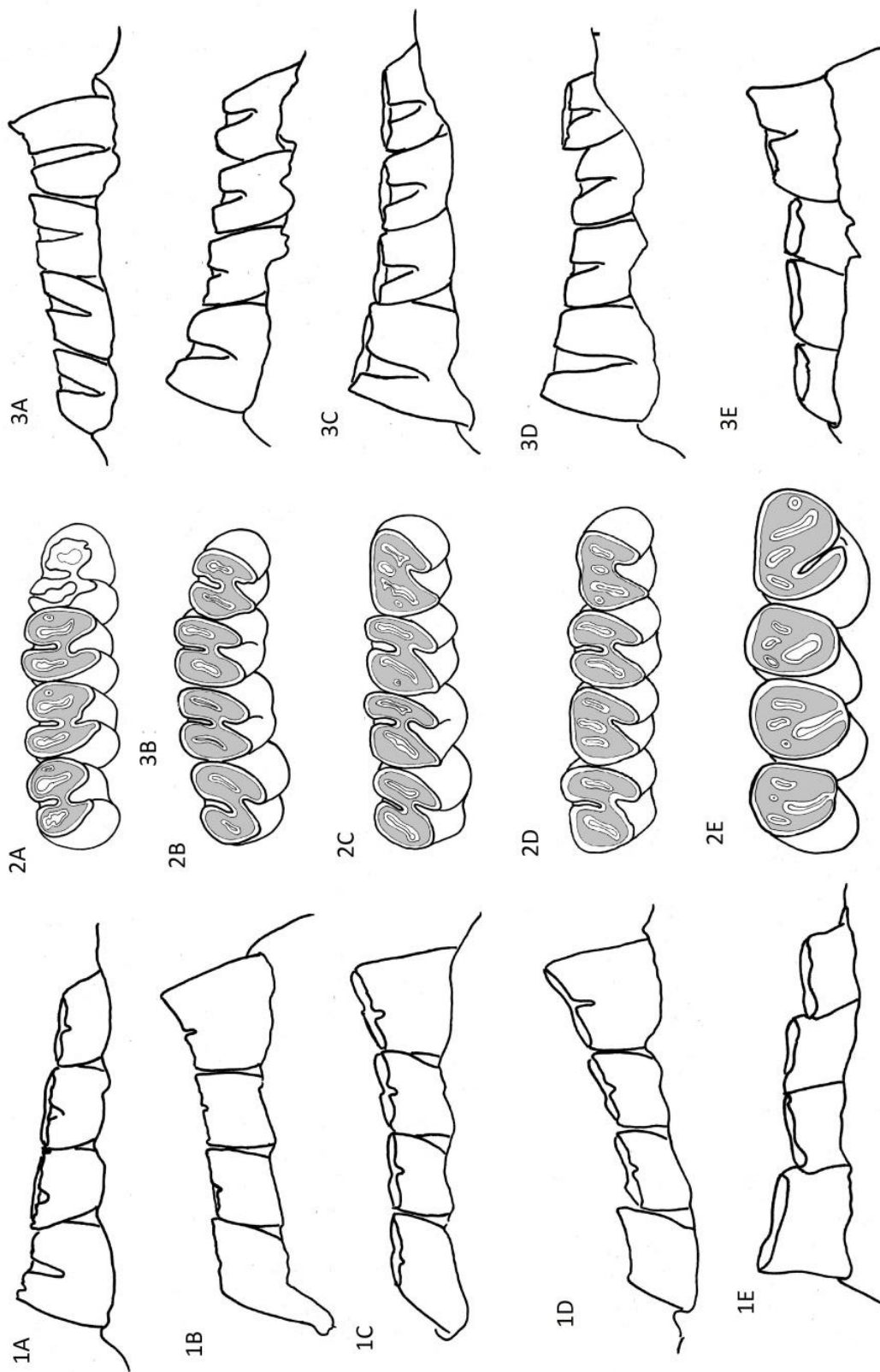
Poslední skupina D zahrnuje veškeré zástupce, jejichž okluzální plocha podlehla rozsáhlé abrazi. U všech premolárů a molárů zcela chybí veškeré bukální a linguální struktury strii a striidů. Okluzální plocha je uzavřená. Lofy a lofidy se zkracují nebo mohou zcela chybět. Výška je výrazně nižší než u skupiny A, sklon zubu je zarovnan.

Pro formu A lze konstatovat, že na základě stanovených kritérií byl materiál horních premolárů a molárů rozdělen pouze do určitých ontogenetických skupin (Obr. 17.). Na zubních řadách p4-m3, lze vidět abrazní změny, kdy lze sledovat větší abrazi na m1-m3 než p4 (Obr. 18.). Zkoumané vzorky náležící spodním molárům však splnily kritéria pro všechny vytyčené ontogenetické skupiny.

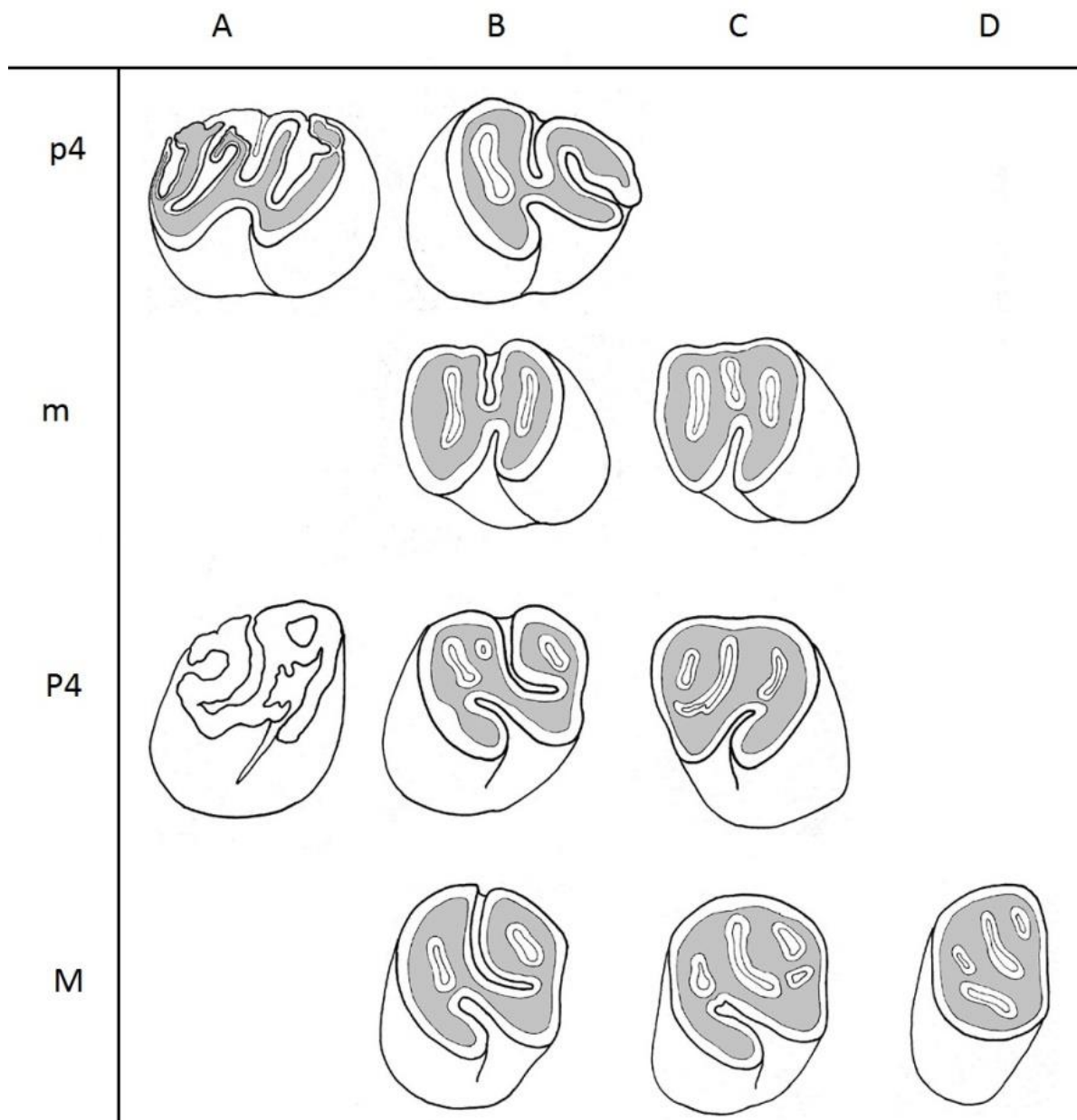
Materiál patřící formě B je výrazně chudší. Spodní premoláry p4 nevykazují tak velký stupeň abraze, proto byly rozděleny pouze do skupiny A a B (Obr. 19). Podobně je tomu i u spodních molárů a horních premolárů i molárů. Rozdílné stupně abraze zubů v rámci zubní řady tj. p4 vs m1-m3 jsou znázorněny na Obr. 20.



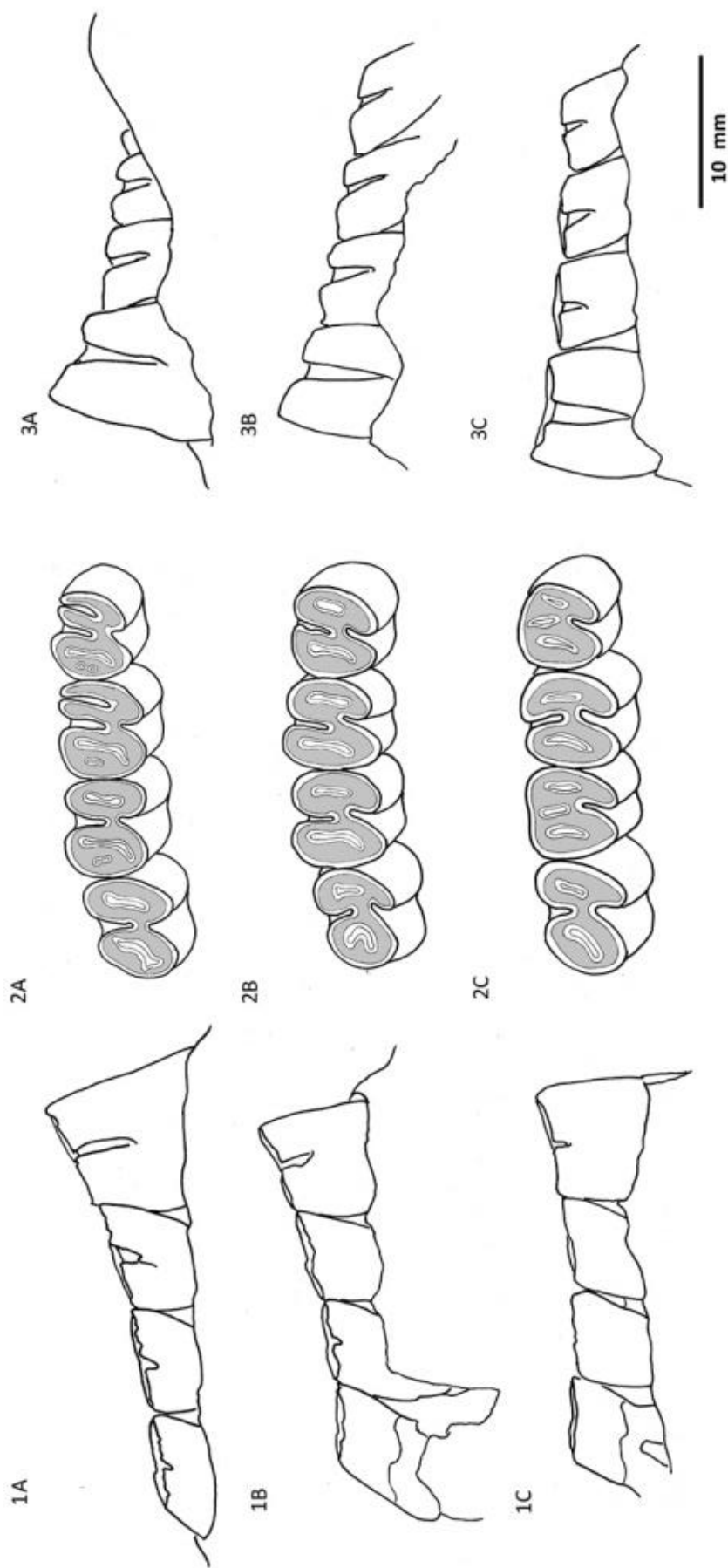
Obr. 17. Zařazení do relativních ontogenetických stupňů na základě změn morfologie okluzální plochy v průběhu abraze (forma A). p4 (Pv 11474, Pv 11515, Pv 11436, Pv 11311), m (Pv 11472, Pv 11350, Pv 11259, Pv 11346), P4 (Pv 11353, Pv 11379, Pv 11382), M (Pv 11431, Pv 11264).



Obr. 18. Zařazení do relativních ontogenetických stupňů na základě změn morfologie okluzální plochy v průběhu abrade mandibulární zubní řady p4-m3 (formy A). **1A-1E** - lingvální pohled p4-m3, **2A-2E** - okluzální plochy p4-m3, **3A-3E** - bukální pohled, **1A-3A** levá zubní řada p4-m3 (Pv 11474), **1B-3B** - pravá zubní řada p4-m3 (Pv 11536), **1C-3C** - pravá zubní řada p4-m3 (Pv 11317), **1D-3D** - pravá zubní řada p4-m3 (Pv 11471), **1E-3E** - levá zubní řada (Pv 11309).



Obr. 19. Zařazení do relativních ontogenetických stupňů na základě změn morfologie okluzální plochy v průběhu abraze (forma B). p4 (Pv 11225, Pv 11390), m (Pv 11294, Pv 11413), P4 (Pv 11221, Pv 11403, Pv 11416), M (Pv 11403, Pv 11402, Pv 11399).



Obr. 20. Zařazení do relativních ontogenetických stupňů na základě změn morfologie okluzální plochy v průběhu abraze mandibulární zubní řady p4-m3 (formy B). **1A-1C** - lingvální pohled p4-m3, **2A-2C** - okluzální plochy dentice, **3A-3C** - bukální pohled p4-m3 (**Pv 11298**), **1B-1C** - pravá zubní řada p4-m3 (**Pv 11296**), **1C-3C** - pravá zubní řada p4-m3 (**Pv 11413**).

7. Diskuse a srovnání

7. 1. Rodové srovnání a zařazení

Pro určení rodu bylo potřeba se zaměřit na morfologii dentice (incisivů, alveolární a maxilárních zubů), metrické rozměry materiálu a stáří nalezených fosilií. Studovaný materiál obou forem vykazuje stejné morfologické znaky (suphypsodontní chrup; dentice bez přítomnosti cementu; téměř shodný průřez incisivy; morfologie premolárů a molárů), tudíž oba taxony řadím do stejného rodu.

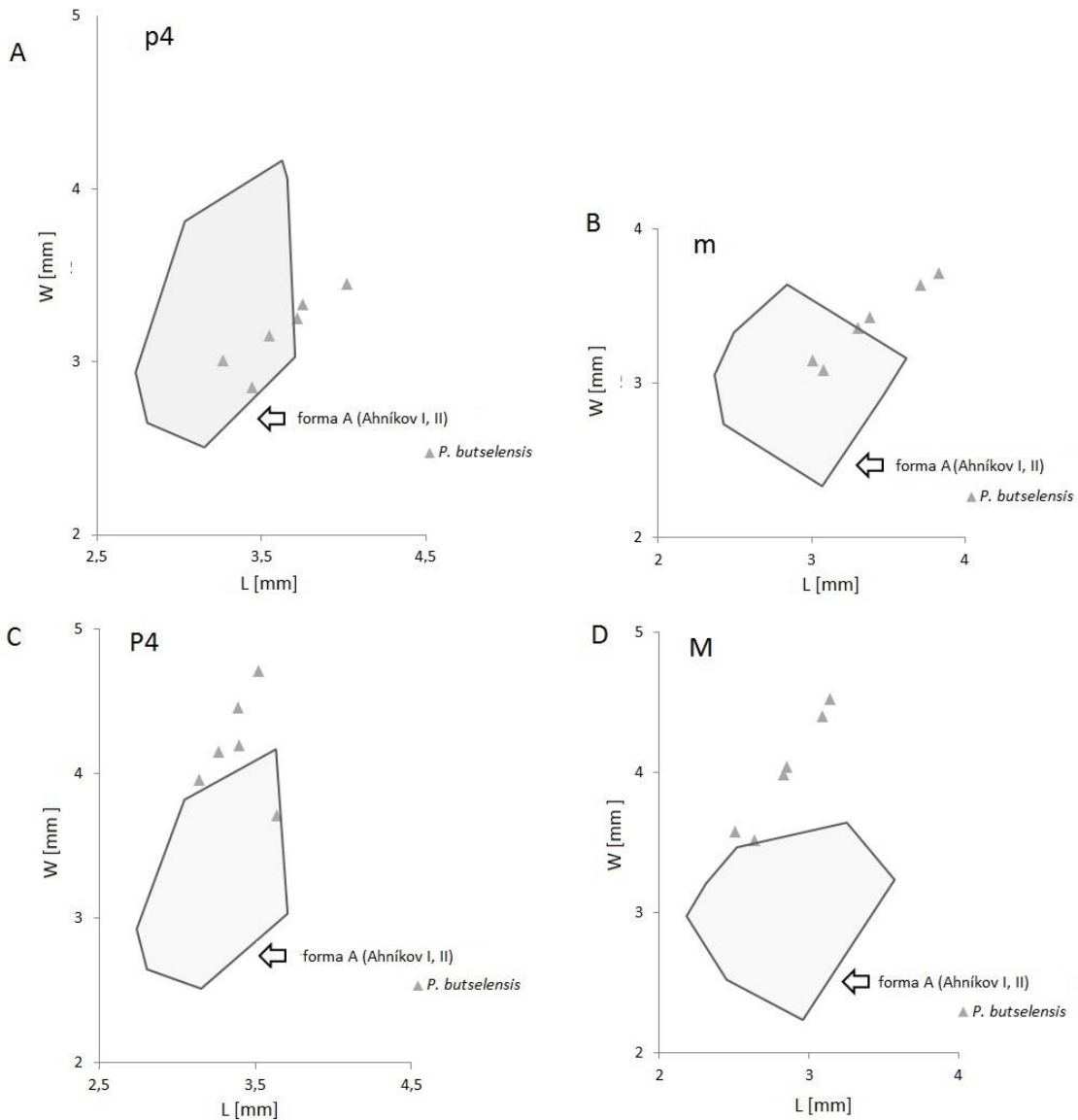
Obě formy A i B jsem srovnal s následujícími nálezy/taxony rodů *Propalaeocastor* (Evropa: Belgie, Kazachstán; Asie: Kazachstán a Čína, spodní oligocén až spodní miocén; BENDUKIDZE et al., 2009; HUGUENEYOVÁ, 1975; LIOVÁ et al., 2017; LOPATIN, 2003; MISONNE, 1957; WU et al., 2004); *Steneofiber* (západní i střední Evropa a Turecko, MP 24 až MN 9; ALDANA, 1992; BERGOUNIOUX a CROUZEL, 1964; BRUIJN et al., 2006; ALDANA-CARRASCO, 1992; FREUDENBERG, 1941; GINSBURG, 1971, 1988, 2000, 2001; HOFMANN, 1893; JÁNOS, 2000; KOWALSKI, 1967; KRETZOI, 1974; MAYET, 1908; LAVOCAT, 1951; MAYDA, 2008; MÖRS a STEFENOVÁ, 2010; BERGOUNIOUX a CROUZEL, 1964; SACH, 2001; SCHLOSSER, 1884; SEEHUBER, 2008; SIERRA et al., 1990; STEFENOVÁ, 1997, 2005; 2011; ŮNAYOVÁ, 1989); *Euroxeromys* (střední Evropa, MN 4 až MN 11, FRAZEN a STORCH, 1975; GIRSCH et al., 2010; HUGUENEYOVÁ, 1999; HUGUENEYOVÁ a DURANTHON, 2012; PRIETO et al., 2014; STEFENOVÁ a RUMMEL, 2003); *Chalicomys* (Evropa, MN 7/8 až MN 11; CASANOVAS-VILAR, 2007; CASANOVAS-VILAR et al., 2008; HUGUENEYOVÁ, 1999; KAUP, 1832; SEN, 2016; SCHLOSSER, 1884; MÖRS a STEFENOVÁ, 2010; STEFENOVÁ, 2011; ŮNAYOVÁ, 1976); a *Anchitheriomys* (Euroasie, MN 5 až MN 7; KORTH a EMRY, 1997; HUGUENEYOVÁ, 1999; STEFENOVÁ a MÖRS, 2008)

Studované nálezy z Ahníkova I, II vs *Propalaeocastor*

Naměřené hodnoty mandibulární a maxilární zubní řady se u formy A a rodu *Propalaeocastor* shodují. Zatímco forma B dorůstá o polovinu větších rozměrů než rod *Propalaeocastor*.

U formy A i B nalezneme jistou shodu s rodem *Propalaeocastor*: suphypsodontní chrup; okluzální plochy horních i spodních molárů mají čtvercovitý tvar; na okluzních plochách molárů jsou přítomny proparafosseta, proparafossetid, promesofosseta, promesofossetid, postmetafosseta a postmesofossetid.

Forma A i B se odlišují od rodu *Propalaeocastor* následujícími znaky: na okluzální ploše premolárů i molárů nalezneme menší počet flexů/flexidů a fosset/fossetidů; okluzální struktury jsou většinou čtyři hypoflexus/id, paraflexus/id, mesoflexus/id a metaflexus/id; většina struktur na okluzi není tolik úzká; okluzální plocha spodních premolárů nabývá obdélníkovitého tvaru; mesoflexid na p4 je kratší; m3 dosahuje větších délkových rozměrů.



Obr. 21. Srovnání délky (L) a šířky (W) zubů formy A z lokality Ahníkov I, II a druhu *Propalaeocastor butselensis* z lokality Hoogbutsel, Belgie (HUGUENEYOVÁ, 1975). **A** – spodní premoláry; **B** – spodní moláry; **C** – horní premoláry; **D** – horní moláry.

Poznámka: Oligocénní nálezy z Belgie patřící druhu *Propalaeocastor butselensis* mají shodné morfologické znaky na okluzální ploše s formou A, ale jejich uspořádání struktur je jednak chaotické a za druhé mají vyšší počet fosset a fossetidů (HUGUENEYOVÁ, 1975). Vyčtené

znaky jsou typické pro rod *Propalaeocastor*. Zaměříme-li se na metrické rozměry dentice, jednoznačně druh *Propalaeocastor butselensis* dosahuje větších šířkových rozměrů (Obr. 21).

Studované nálezy z Ahníkova I, II vs *Steneofiber*

Metrické hodnoty mandibulární a maxilární dentice spadají do rozpětí hodnot rodu *Steneofiber*. Menší forma A se metricky podobá raným zástupcům ze svrchního oligocénu. Forma B dosahuje mandibulárních délek větším druhům rodu *Steneofiber* ze spodního miocénu (HUGUNEOVÁ, 1975, 1999; STEFENOVÁ, 1997, 2011).

Formy A a B mají následující shodné znaky s rodem *Steneofiber*: incisivy mají trojúhelníkový průřez; zuby jsou mesodontní; okluzální plocha chrupu je penthalophodontní; cement chybí; hypostria a hypostriid končí nad základem korunky; mesostria i mesostriid jsou krátké; tvar a morfologie spodní i horní dentice jsou shodné.

Forma A se odlišuje pouze velikostí nikoli morfologií.

Studované nálezy z Ahníkova I, II vs *Euroxeromys*

Obě formy z Ahníkova jsou mnohem menší než zástupci podrodu *Euroxeromys*. Naměřené mandibulární rozměry dentice formy A představují jednu třetinu naměřených hodnot u podrodu *Euroxeromys*. Rozměry u formy B dosahují v průměru o 10 mm menších hodnot než hodnoty podrodu *Euroxeromys*. Forma B však velikostně převyšuje zhruba o 5 mm rozměry nálezu druhu *Euroxeromys minutum* z německé lokality Petersbuch 50, MN 8 (STEFENOVÁ, 2011).

Formy A a B mají následující shodné znaky s podrodem *Euroxeromys*: chrup hypsodontní; tvar a stavba spodních i horních premolárů; metafossetid na P4 a metafossetid na p4 je krátký; parafossetid u p4 je dlouhý; spodní moláry nesou proparafossetid.

Forma A i B se odlišují od podrodu *Euroxeromys*: průřez horních i spodních incisivů má trojúhelníkový tvar, nikoli oválný; na okluzální ploše premolárů i molárů je esovitá struktura ve tvaru písmena „S“; absence proparafossetidu u p4; parafossetid na okluzální ploše p4 i molárů je nejdelší struktura; mesofossetid u p4 je krátký; spodní i horní moláry jsou tvarově a strukturně velmi shodné; délko-šířkové hodnoty molárů jsou téměř shodné; mesoflexus u horní dentice je hákovitý a nejvýraznější strukturou; na okluzální ploše horní dentice je vždy hypoflexus, paraflexus, mesoflexus a metaflexus; metrické hodnoty M3 nepřevyšují hodnoty M1 nebo M2.

Studované nálezy z Ahníkova I, II vs *Chalicomys*

Naměřené hodnoty dentice forem z Ahníkova nedosahují velikosti rodu *Chalicomys*. Mandibulární dentice formy A je menší téměř o 16 mm a formy B je menší v průměru o 6 mm.

Formy A a B mají následující shodné znaky s rodem *Chalicomys*: chrup hypsodontní; morfologie dentice velice podobná; okluzální plocha p4 je obdélníkovitá; struktury na okluzi vykazují stejné postavení i tvar; parafossetid u p4 a molárů je nejdelší z fossetidů; proparafossetid přítomen u spodních molárů; okluzální plocha P4 vytváří typickou esovitou strukturu tvaru písmena „S“; M3 a m3 nedosahují delších rozměrů než zbylé moláry.

Forma A i B se odlišují od rodu *Chalicomys*: distální část incisivů není tolik zakulacená; tmel v synklinálních strukturách zcela chybí; chrup je méně subhypsodontní; okluzální plocha molárů je spíše čtvercovitá; flexy a flexidy jsou kratší; parafossetid na p4 u spodních molárů je přítomen proparafossetid; striidy a striae jsou kratší.

Studované nálezy z Ahníkova I, II vs *Anchitheriomys*

Formy A i B jsou menší než rod *Anchitheriomys* (MÖRS a STEFENOVÁ, 2008). Měřená délka mandibulární dentice u formy A je v průměru o 15 mm menší, forma B je v průměru menší o 5 mm.

Formy A a B mají následující shodné znaky s rodem *Anchitheriomys*: morfologie premolárů a molárů se shoduje; okluzální plocha má typický esovitý vzor; mesoflexus je hákovitý; přítomný proparaflexid u molárů; přítomnost proparaflexus u horních premolárů.

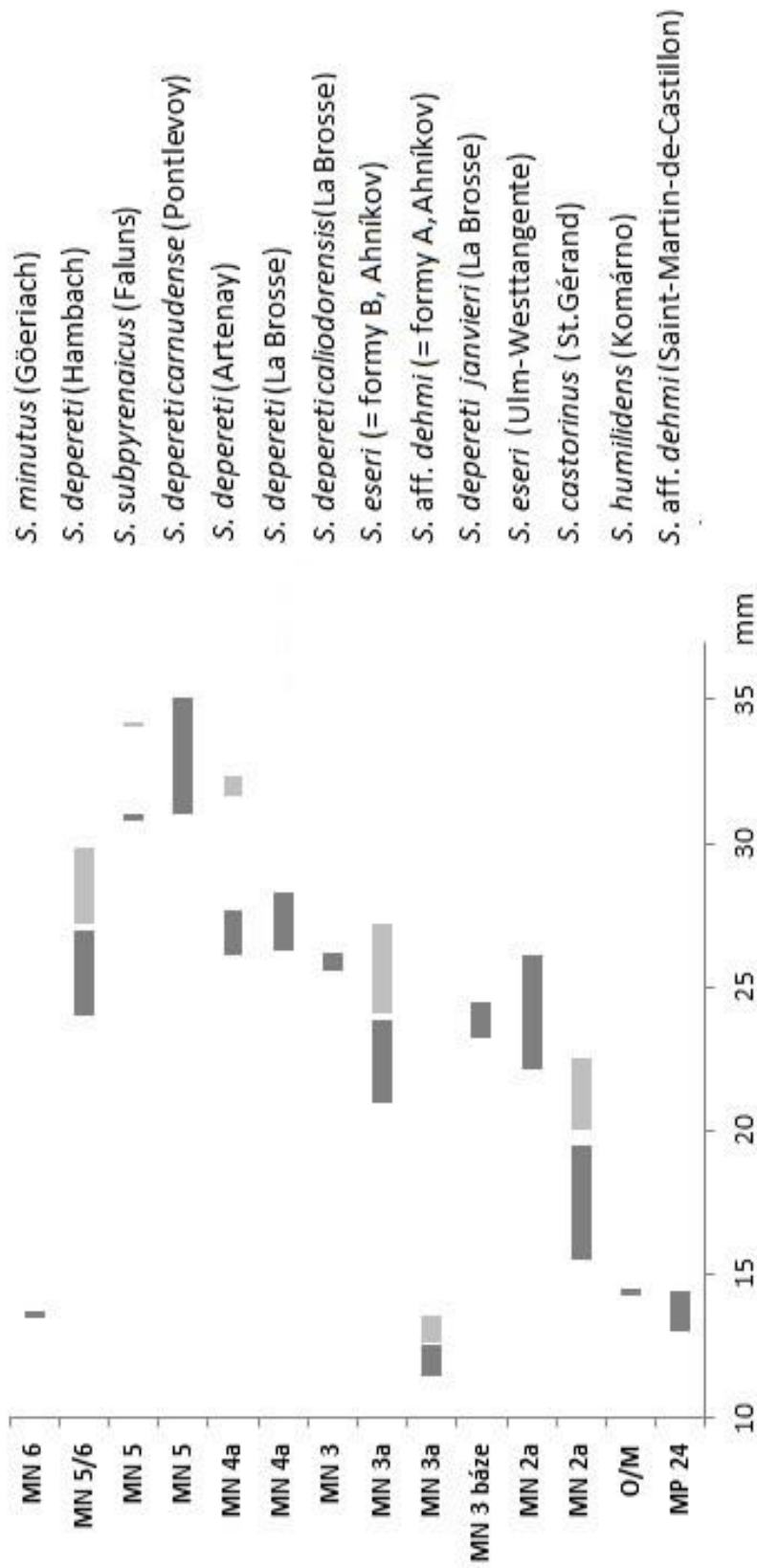
Formy A i B se odlišují od rodu *Anchitheriomys*: průřez incisivy není oválný; okluzální plocha dentice má jednodušší strukturní vzorec; moláry dosahují menších délko-šířkových rozměrů než premolár; výraznější hypoflexid a hypoflexus; absence prometafossetidu; paraflexid je dlouhý a nevětvený.

Shrnutí: Studované formy z Ahníkova se výrazně odlišují od rodů *Eroxeromys*, *Chalicomys* a *Anchitheriomys* menšími rozměry zubů a zubních řad. Danými parametry studované nálezy spadají do variačního rozptylu rodů *Steneofiber* a *Propaleocastor*. Nicméně od rodu *Propaleocastor* se bobří z Ahníkova výrazně liší v odlišném počtu vedlejších morfostruktur jednotlivých zubů (zmnožení proparafosseta, proparafossetid, promesofosseta, promesofossetid, postmetafossetid), jejich odlišným tvarem okluzálních obrysů a větším m3.

Kromě větších rozměrů se *Euroxeromys* dále liší od studovaných nálezů rozdílným tvarem průřezu incisivů a užšími moláry, m3 je delší; *Chalicomys* se liší vyšší mírou hypsodontie zubu, výhradní přítomností cementu v synklinálních strukturách zubů; *Anchitheriomys* se liší oválným průřezem incisivů, celkově užšími moláry a delšími přídatnými strukturami na okluzální ploše zubů. Kromě metrické podobnosti se studované nálezy shodují i s řadou morfologických znaků typických pro rod *Steneofiber*, jako jsou: subhypsodontní chrup, trojúhelníkový průřez incisivy, přítomnost přídatných okluzálních struktur (proparafosseta, proparafossetid, promesofosseta, promesofossetid, prometafosseta, prometafossetid, postmetafossetid) a absence cementu v synklinálních strukturách. Je tedy evidentní, že studované nálezy jsou plně kompatibilní s rodem *Steneofiber* a zařazení těchto nálezů do tohoto rodu je plně odůvodněné.

7. 2. Srovnání formy A a B s druhy rodu *Steneofiber*

Pro druhové srovnání rodu *Steneofiber* byl použit fosilní materiál ze svrchního miocénu a spodního miocénu následujících evropských druhů: *Steneofiber castorinus* (Francie, MN 2a; Španělsko, ALDANA-CARRASCO, 1992; STEFENOVÁ, 2005); *Steneofiber dehmi* (Francie, Německo, Španělsko, MP 24, MP 29; ALDANA-CARRASCO, 1992; FREUDENBERG, 1941; SIERRA, 1990); *Steneofiber depereti*: (Francie, Německo, Maďarsko, Španělsko, MN 3 – MN 4/6; BERGOUNIOUX a CROUZEL, 1964; ALDANA-CARRASCO, 1992; GINSBURG, 1971, 1988; HUGUENEYOVÁ, 1999; JÁNOS, 2000; MÖRS a STEFENOVÁ, 2010; SACH, 2001; SEEHUBER, 2008; STEFENOVÁ, 1997, 2011); *Steneofiber eseri* (Francie, Německo, Polsko, MN 2a; KOWALSKI, 1967; LAVOCAT, 1951; STEFENOVÁ, 1997; HUGUENEYOVÁ, 1999); *Steneofiber humilidens* (Slovensko, svrchní oligocén – spodní miocén; KRETZOI, 1974); *Steneofiber minutus* (Německo, Švýcarsko, Rakousko, Francie, MN 9; MEYER, 1858; SCHLOSSER, 1884, HOFMANN, 1893, BERGOUNIOUX a CROUZEL, 1964; HUGUENEYOVÁ, 1999); *Steneofiber viciacensis* (Francie, MN 2; FREUDENBERG, 1941; MAYET, 1908; STEFENOVÁ, 1997). Naměřené délky mandibulární a alveolární zubní řady p4-m3 byly vzájemně porovnávány STEFENOVOU v roce 2011 (Obr. 22).



Obr. 22. Srovnání délek okluzálních (tmavě šedě) a alveolárních (světle šedě) zubních řad svrchno-oligocénních a miocénních evropských zástupců rodu *Steneofiber*. Data byla převzata od: GINSBURG, 1977, 1981; HOFMANN, 1893; HUGUENYOVÁ, 1999; KRETZOL, 1974; LAVOCAT, 1951; MÖRS a STEFENOVÁ, 2010; STEFENOVÁ, 1997, 2005, 2011; SULIMSKI, 1964) (podle Stefenové 2011; upraveno a doplněno).

7. 2. 1. Srovnání formy A s druhy rodu *Steneofiber*

Forma A vs *Steneofiber dehmi*

Spodní dentice: Premolár u obou forem vykazuje shodné metrické hodnoty (Obr. 22, 23, 24, 25, 26). Polohy všech fossetidů se shodují s rozmístěním fossetidů u druhu *Steneofiber dehmi*. U formy A nenalezneme tolik přídatných proparafossetid. Premolár formy A vykazuje více hákovitý parafossetid. Moláry dosahují shodných metrických hodnot jako u druhu *Steneofiber dehmi*. U molárů obou forem se shoduje poloha proparafossetidu. Paraflexid se hákovitě stáčí k anteriorní části zubu, u některého materiálu je však krátký. Délky a tvary mesoflexidu a metaflexidu u obou forem jsou shodné. Parafossetid jev některých případech větší než metafossetid. Hypoflexid u m3 je hluboký.

Horní dentice: Premoláry formy A se morfologicky i strukturně s premoláry druhu *Steneofiber dehmi* shodují. U formy A lze sledovat více zahloubené hypoflexus. U obou forem je mesoflexus dlouhý hákovitý, metafosseta i parafosseta jsou nepatrné oválné struktury. U některých exemplářů jsou přítomny také proparafosseta a postmetafosseta. Horní moláry u formy A jsou užší. Proparafosseta není u všech zachovalá.

Forma A vs *Steneofiber humilidens*

Spodní dentice: Chrup je výrazně menší než u druhu *Steneofiber humilidens* (Obr. 22, 23, 24, 25, 26). Spodní premoláry se tvarem u obou forem shodují. Úzký parafossetid nabývá hákovitého tvaru. Mesoflexid se u obou forem tvarově shoduje. Protážený metafossetid u formy A je oválný, nikoli kulatý. Na molárech formy A lze sledovat dlouhý, hákovitý parafossetid, který směřuje více anteriorně. V okolí parafossetidu lze u některých jedinců spatřit malý kulatý proparafossetid nebo promesofossetidu. Mesofossetid je krátký a oválný. Metafossetid se tvarem shoduje s mesofossetidem, ale v některých případech je delší. Třetí molár má ve výjimečných případech proparafossetid nebo postmetafossetid.

Forma A vs *Steneofiber castorinus*

Spodní dentice: Nalezená forma A dosahuje o něco menších metrických rozměrů než druh *Steneofiber castorinus* (Obr. 22, 23, 24, 25, 26). Forma A se odlišuje tvarem premoláru, jehož okluzální plocha je spíše obdélníková nikoli čtvercovitá. Morfologie okluzálních struktur je shodná. Moláry obou forem dosahují podobných velikostí. U molárů je výraznější parafossetid, v jeho předpolí se může nacházet proparafossetid. Třetí molár má vždy dlouhý

parafossetid. V některých případech nalezneme na okluzální ploše m3 proparafossetid či postmetafossetid.

Horní dentice: Premolár u obou forem dosahuje největší velikosti ze zubní řady. Morfologie zubu obou forem je velmi shodná. U Formy A převládají přídavné fossety zejména u premoláru. Parafosseta a metafosseta jsou podobně velké jako u *Steneofiber castorinus*. Mesoflexus nabývá hákovitého tvaru a v méně případech je přímý. Moláry se tvarově shodují jako u druhu *Steneofiber castorinus*, některé M1 jsou však užší než M2. Proparafosseta, protomesofosseta se u molárů formy A nevyskytují v takové četnosti. Třetí molár je úzký s hákovitou metafossetou.

Forma A vs *Steneofiber eseri*

Spodní dentice: Forma A dosahuje zhruba poloviční velikosti, které dosahoval druh *Steneofiber eseri* (Obr. 22, 23, 24, 25, 26). Obě formy se shodují ve tvaru a morfologii premolárů. Premoláry náležící formě A nemají na okluzální ploše přídavné fossetidy jako je proparafossetid nebo promesofossetid. Moláry se u obou forem shodují, jak svým tvarově tak rozmístěním a tvarem fossetid. Parafossetid u formy A je výraznější. Třetí molár dosahuje podobně jako u druhu *Steneofiber eseri* také delších rozměrů.

Horní dentice: Forma A i druh *Steneofiber eseri* na okluzální ploše horních premolárů a molárů vytváří typický esovitý tvar. Morfologické znaky maxilární dentice obou forem se do značné míry shodují. Forma A se tvarem premolárů a molárů shoduje, liší se však menší velikostí. Parafosseta u P4 je oválná nebo kulatá. Moláry jsou výrazně užší než u druhu *Steneofiber eseri*. Přídavné fossety (promesofosseta, postmesofosseta a postmetafosseta) na okluzální ploše molárů formy A se vyskytují spíše vyjimečně.

Forma A vs *Steneofiber viciacensis*

Spodní dentice u formy A nedosahuje takových rozměrů jako druh *Steneofiber viciacensis*. Velikost je zhruba o polovinu menší (Obr. 22, 23, 24, 25, 26). Morfologické znaky premoláru a molárů se u obou forem shodují. Formu A odlišují zejména přítomnost proparafossetidu a postmetafossetidu u molárů.

Horní dentice se morfologicky se u obou forem do značné míry shoduje. U formy A se na okluzální ploše premoláru i molárů vyskytují přídavné fossety (proparafosseta, promesofosseta, postmetafosseta). Mesofosseta je dlouhá hákovitá. Třetí molár má v některých případech dlouhou metafossetu.

Forma A vs *Steneofiber depereti*

Spodní dentice: Geologicky starší forma A metricky dosahuje maximálně poloviční velikosti co druh *Steneofiber depereti* (Obr. 22, 23, 24, 25, 26). Premolár u formy A nemívá vždy nejdelší parafossetid. Mesoflexid je poměrně delší než u druhé formy, bývá úzký a směřuje většinou k proximální části zubu. Metafossetid není vždy nejkratší fossetid. Moláry mají podobnou morfologii jako u druhu *Steneofiber depereti*, ale mají přítomný proparafossetid nebo promesofossetid.

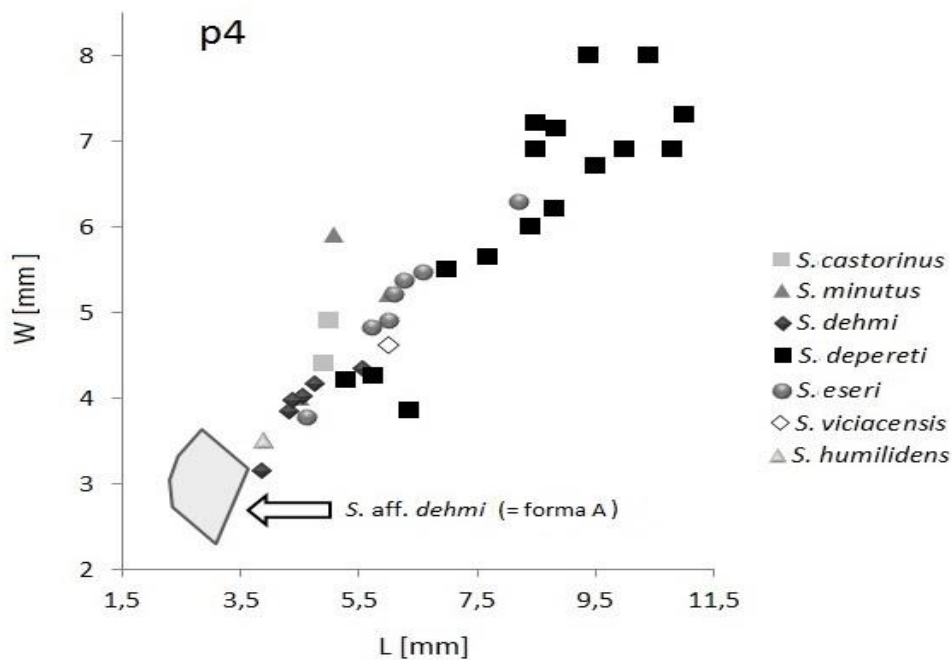
Maxilární dentice formy A je výrazně menší. Morfologické znaky jsou u obou forem shodné. Premolár i moláry nesou na okluzních plochách přídatné profossety, které u druhu *Steneofiber depereti* nejsou časté.

Forma A vs *Steneofiber minutus*

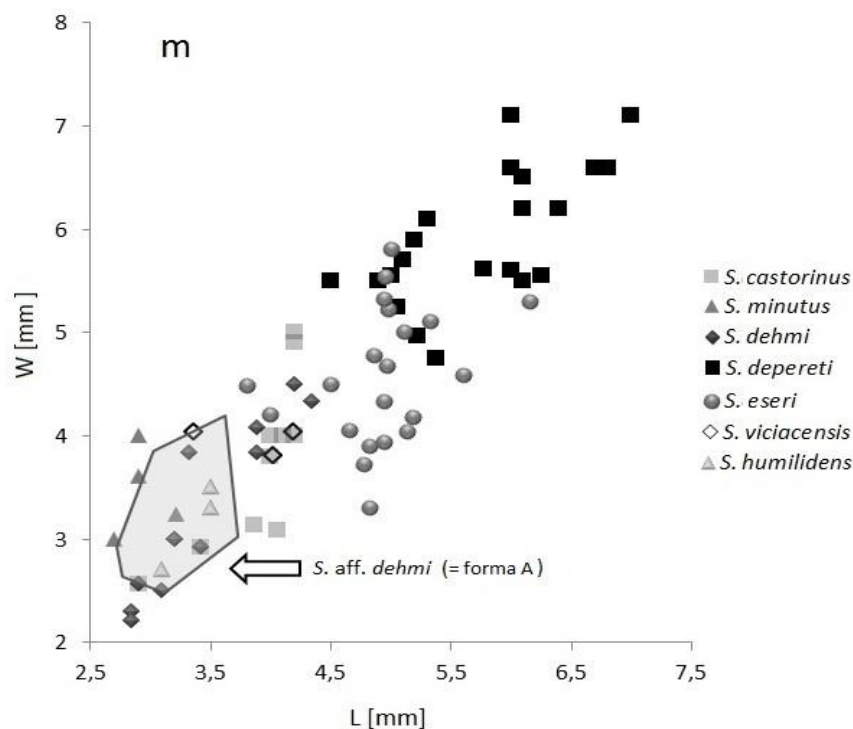
Forma A nedosahuje takových metrických rozměrů jako druh *Steneofiber minutus*. Morfologie mandibulární i maxilární dentice je velmi podobná. Fossety a fossetidy jsou výrazně užší. Forma A se odlišuje postavením a směřováním fossetid (Obr. 22, 23, 24, 25, 26). U horních premolárů a molárů jsou patrné přídatné fossety (proparafossety, promesofossety). Fossety u premolárů jsou zmnožené, mají vyšší počet než u *Steneofiber minutus*.

Shrnutí: Studovaný materiál formy A se liší cca poloviční velikostí (Obr. 22, 23, 24, 25, 26) od druhů *Steneofiber eseri*, *Steneofiber viciacensis* a *Steneofiber depereti*. Velikostně blíže formě A jsou druhy *Steneofiber castorinus* a *Steneofiber humilidens*, které vykazují délku mandibulární zubní řady cca o 15 % větší než u formy A. Velikostní shoda je nejvíce s druhem *Steneofiber dehmi* a *Steneofiber minutus*, ovšem oba druhy vykazují o 5 % větší rozměry než forma A. V morfologii dentice lze vysledovat následující odlišnosti od formy A z Ahníkova: *Steneofiber humilidens* se liší absencí proparafossetidu a postmetafossetidu u mandibulární dentice, na okluzální ploše p4 je kulatý parafossetid; *Steneofiber castorinus* vykazuje více čtvercovitý okluzální obrys p4, u horní dentice více přídatných fosset (proparafosseta, promesofosseta a postmetafosseta), shodné znaky jsou morfologie dentice a naměřené hodnoty molárů; *Steneofiber eseri* se liší výrazně širšími moláry, přídatné fossetidy a fossety mají odlišné tvary; *Steneofiber viciacensis* nemá tolik přídatných fosset a fossetid (proparafosseta, proparafossetid, promesofosseta, promesofossetid, postmetafosseta,

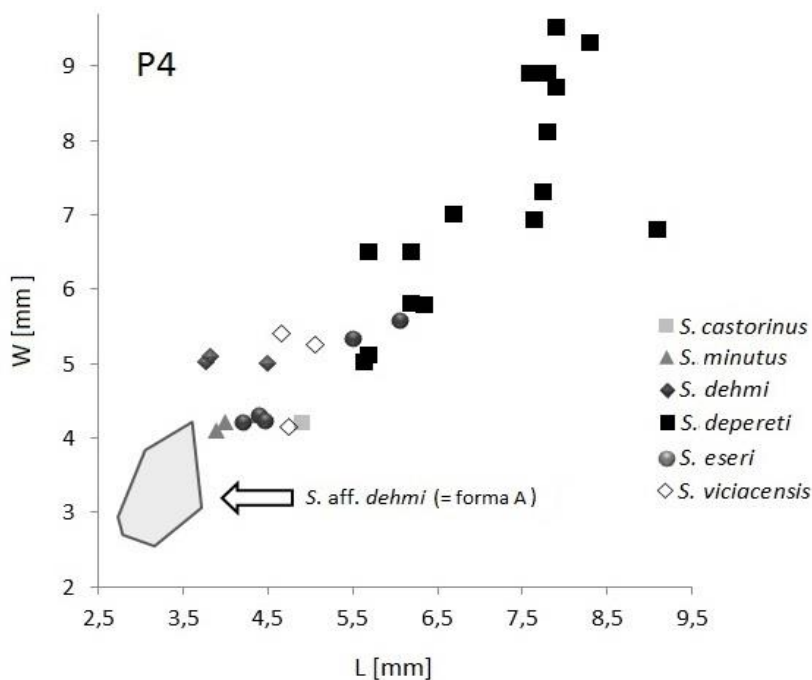
postmetafossetid) na okluzální ploše dentice; *Steneofiber depereti* nese na okluzální ploše u p4 dlouhý parafossetid, ale na okluzální ploše molárů nejsou četné přídatné struktury (proparafosseta, proparafossetid, promesofosseta, promesofossetid, posmetafosseta, postmetafossetid); *Steneofiber minutus* morfologická stavba dentice je shodná, ale liší v počtu přídatných fosset a fossetid (proparafosseta, proparafossetid; promesofosseta, promesofossetid; postmesofosseta, postmesofossetid). Na základě výše určených znaků se druh nejvíce shoduje morfologicky i metricky nejvíce s druhem *Steneofiber dehmi*. Koidentifikace formy A se zmíněným druhem je není jednoznačná mimo jiné i kvůli stratigrafickému rozšíření obou forem, jelikož nálezy druhu *Steneofiber dehmi* pocházejí z oligocénních sedimentů (MP 24, MP 29) a studovaný materiál formy A pochází ze spodního miocénu (MN 3a). Dalším úskalím je malé množství fosilního materiálu druhu *Steneofiber dehmi*, které tvoří pouze několik izolovaných zubů a fragmentů mandibul. Z těchto důvodů není taxonomické zařazení daného materiálu definitivní, určí jej jako *Steneofiber aff. dehmi*.



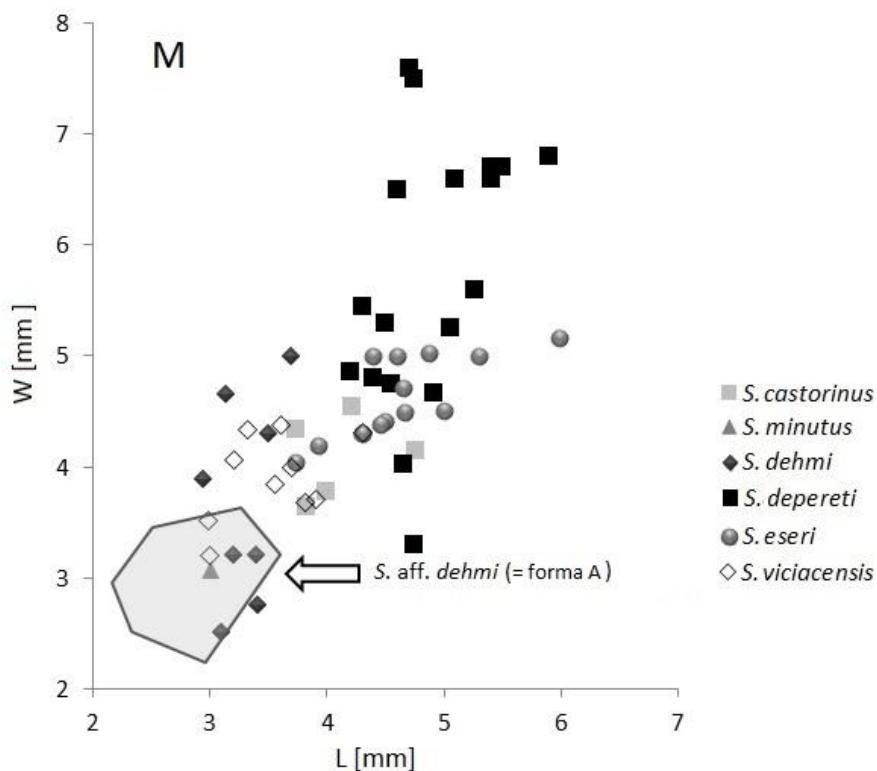
Obr. 23. Srovnání délky (L) a šířky (W) okluzální plochy p4 *Steneofiber aff. dehmi* (= forma A) z lokality Ahníkov I, II s relevantními druhy rodu *Steneofiber* Evropy (Data byla získána z následujících zdrojů: ALDANA-CARRASCO, 1992; BERGOUNIOUX A CROUZEL, 1964; BRUIJN et al., 2006; FREUDENBERG, 1941; GINSBURG, 1971, 1988, 2000; HOFMANN, 1893; JÁNOS, 2000; KRETZOI, 1974; MAYDA, 2008; MAYET, 1908; MÖRS a STEFENOVÁ, 2010; SACH, 2001; SEEHUBER, 2008; SIERRA et al., 1990; STEFENOVÁ, 1997, 2005).



Obr. 24. Srovnání délky (L) a šířky (W) okluzální plochy spodních molárů (m) *Steneofiber* aff. *dehmi* (= forma A) z lokality Ahníkov I, II s relevantními druhy rodu *Steneofiber* Evropy (Data byla získána z následujících zdrojů: ALDANA-CARRASCO, 1992; BERGOUNIOUX a CROUZEL, 1964; BRUIJN et al., 2006; FREUDENBERG, 1941; GINSBURG, 1971, 1988, 2000; HOFMANN, 1893; JÁNOS, 2000; KRETZOI, 1974; MAYDA, 2008; MÖRS a STEFENOVÁ, 2010; MURELAGA et al., 2004; SACH, 2001; SEEHUBER, 2008; SIERRA et al., 1990; STEFENOVÁ, 1997, 2005).



Obr. 25. Srovnání délky (L) a šířky (W) okluzální plochy P4 *Steneofiber* aff. *dehmi* (= forma A) z lokality Ahníkov I, II s relevantními druhy rodu *Steneofiber* Evropy (Data byla získána z následujících zdrojů: ALDANA-CARRASCO, 1992; BERGOUNIOUX a CROUZEL, 1964; BRUIJN et al., 2006; GINSBURG, 1971, 1988, 2000; MAYDA, 2008; MÖRS a STEFENOVÁ, 2010; SACH, 2001; SEEHUBER, 2008; SIERRA et al., 1990; STEFENOVÁ, 1997).



Obr. 26. Srovnání délky (L) a šířky (W) okluzální plochy svrchních molárů (M) *Steneofiber* aff. *dehmi* (= forma A) z lokality Ahníkov I, II s relevantními druhy rodu *Steneofiber* Evropy (Data byla získána z následujících zdrojů: ALDANA-CARRASCO, 1992; BRUIJN et al., 2006; FREUDENBERG, 1941; GINSBURG, 2000; JÁNOS, 2000; KOWALSKI, 1967; MAYDA, 2008; MÖRS a STEFENOVÁ, 2010; MURELAGA et al., 2004; SEEHUBER, 2008; SIERRA et al., 1990; STEFENOVÁ, 1997).

7. 2. 2. Srovnání formy B s druhy rodu *Steneofiber*

Forma B vs *Steneofiber dehmi*

Spodní dentice: Forma B vykazuje značně větší rozměry (Obr. 22, 27, 28, 29, 30). Okluzální plocha premoláru se odlišuje. U formy B nemáme žádné fossetidy navíc v okolí parafossetidu a ani metafossetidu. Parafossetid je delší. Moláry formy B vykazují značnou shodu struktur s druhem *Steneofiber dehmi*. Hlavním shodným znakem je přítomnost malého proparafossetidu před parafossetidem. U formy B není metafossetid větší než parafossetid jako u *Steneofiber dehmi*.

Horní dentice: Premolár formy B nese větší počet proparafosset než druh *Steneofiber dehmi*. Mesoflexus se shoduje u obou forem, nabývá hákovitého tvaru. Parafosseta u formy B je druhou výraznou fossetou. Důležitým znakem zubu je okluzální vzorec u formy B, kde je jasně vidět esovitá struktura písmena „S“. Na okluzální ploše molárů formy lze sledovat pouze postmetafossetu. Parafosseta má oválný tvar stejně jako metafosseta. Mesofosseta vytváří hákovitou strukturu u obou forem.

Forma B vs *Steneofiber humilidens*

Spodní dentice: morfologie dentice se do značné míry shoduje s denticí druhu *Steneofiber humilidens* (Obr. 22, 27, 28, 29, 30). Na spodním premoláru lze sledovat mělký doširoka rozevřený hypoflexid. U druhu *Steneofiber humilidens* jsou parafossetid i metafossetid nepatrné. U formy B vytváří parafossetid tvar písmena „C“ a mírně se uklání k anteriorní části zubu. Spodní moláry obou forem jsou až na rozdílnou velikost velmi shodné. Na molárech formy B lze jasně rozlišit proparafossetid a úzký parafossetid ve tvaru písmena „J“.

Forma B vs *Steneofiber castorinus*

Spodní dentice: Forma B dosahuje větších metrických rozměrů než druh *Steneofiber castorinus* (Obr. 22, 27, 28, 29, 30). Okluzální plocha premoláru má výhradně obdélníkový tvar nikoli čtvercovitý. Hypoflexid se široce rozevívá a do středu zubu zasahuje pouze mesoflexid. Parafossetid je dominantní strukturou. Spodní moláry vykazují podobné poměry délek u obou forem. U formy B se nachází na okluzální ploše malý oválný proparafossetid. Parafossetid je dlouhý a hákovitý. Metafossetid je spíše přímý.

Horní dentice: Okluzální plocha premolárů je odlišná. Forma B má přítomné pouze proparafossety nikoli postmetafossetu. Parafossetid u formy B se stáčí mírně distálním směrem. Metafosseta u formy B má kulatý nebo oválný tvar. Moláry jsou tvarem i strukturami téměř shodné. V oblasti metafossety se nachází v obou případech postmetafosseta. Mesofosseta je hákovitá a směřuje přes střed zubu k distální části zubu.

Forma B vs *Steneofiber eseri*

Spodní dentice: Okluzální plocha obou forem se shoduje (Obr. 22, 27, 28, 29, 30). Tvar okluzální plochy je téměř shodný, vytváří obdélníkový tvar. Mesofossetid a metafossetid u obou forem mají téměř shodnou strukturu. Dalším shodným znakem je parafossetid, který u obou forem připomíná v některých případech tvar písmena „C“. Zaměříme-li se na spodní moláry najdeme největší shodu v morfologii chrupu. Parafossetid, mesofossetid a metafossetid se strukturně shodují u obou forem. Proparafossetid vykazuje další shodný znak.

Horní dentice: Stavba a morfologie okluzních ploch premolárů je u obou forem shodná. Obě formy se shodují tvarem veškerých struktur na okluzální ploše. Forma B má u některého materiálu vidět přídatné proparafossety. Moláry se rozměrově, tvarově i

morfologicky shodují. Obě formy nesou na okluzální ploše postmetafossetu. Metrické hodnoty obou forem jsou téměř totožné.

Forma B vs *Steneofiber viciacensis*

Spodní dentice: Porovnávané formy se metricky i morfologicky shodují (Obr. 22, 27, 28, 29, 30). Premolár forma B se odlišuje zejména tvarem a velikostí parafossetid, který je nejdelší, zároveň se stáčí do tvaru písmena „C“. Obě formy se shodují absencí proparafossetidu. Spodní moláry vykazují téměř stejný tvar. U formy B jsou patrné propafossetidy v proximální části zubu.

Horní dentice: stejně jako spodní chrup i horní dentice má téměř shodné metrické rozměry jako *Steneofiber viciacensis*. Morfologie a postavení fosset je v obou případech velmi podobné. Forma B nese na okluzální ploše premolárů proparafossety. Moláry formy B mají přítomnou postmetafosseta.

Formy B vs *Steneofiber depereti*

Spodní dentice: Forma B je o něco menší než druh *Steneofiber depereti* (Obr. 22, 27, 28, 29, 30). Premoláry jsou kratší než u druhu *Steneofiber depereti*. Na okluzální ploše premoláru se může vyskytovat zmnožený proparafossetid. Parafossetid je u obou forem téměř shodná, podobně tomu je i s dalšími fossetidy. Moláry obou forem mají podobný okluzální obrys. Naopak u formy B moláry nesou na okluzální ploše proparafossetid. Třetí moláry, vykazují shodný znak, dosahují u obou forem delších metrických rozměrů.

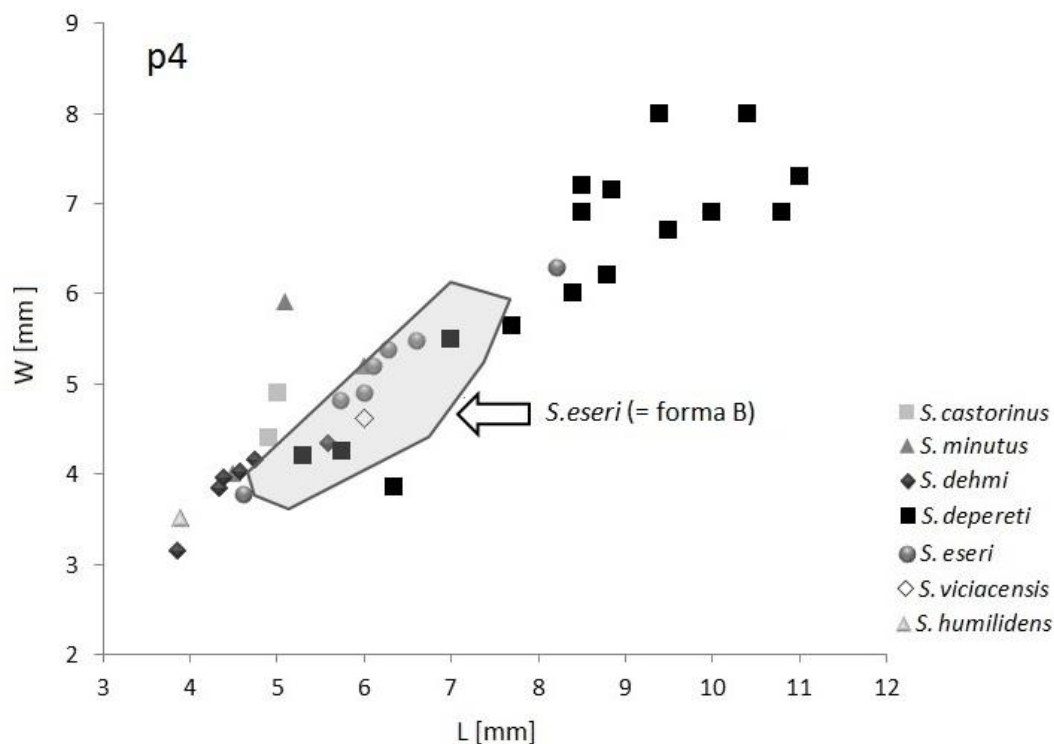
Horní dentice: Premoláry i moláry se u obou forem velice shodují tvarem i morfologií. Struktury na okluzální ploše tvoří esovitou strukturu písmena „S“ u obou forem. Na okluzální ploše premoláru formy B je úzká parafosseta i mesofosseta a širší metafosseta je dlouhá hákovitá struktura. Okluzální plocha molárů je užší u formy B.

Forma B vs *Steneofiber minutus*

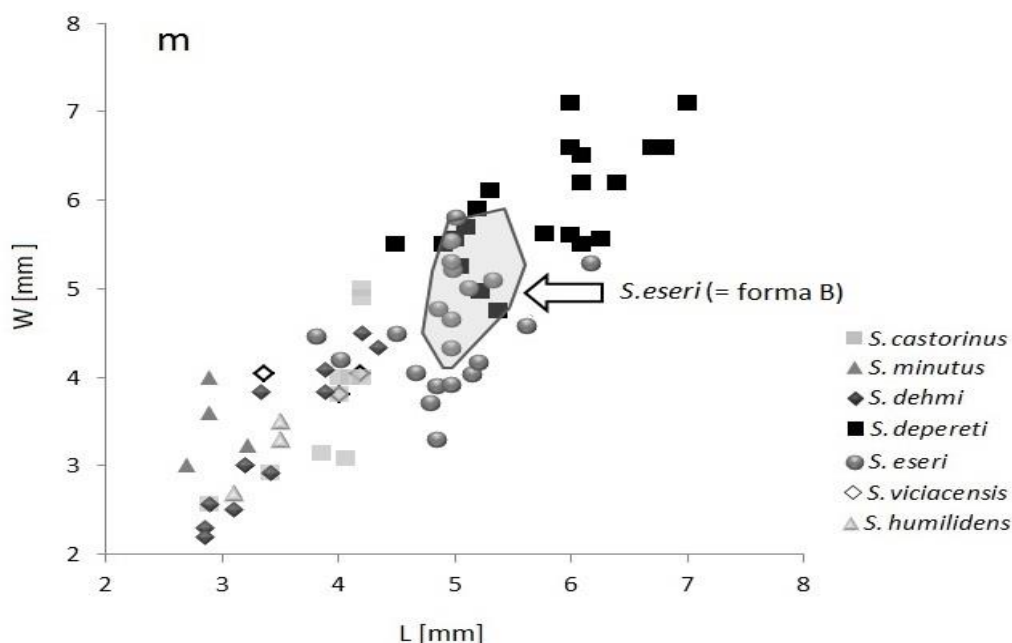
Spodní dentice: Morfologie premoláru a moláru je do značné míry shodná. Proparafossetid u premolárů zcela chybí (Obr. 22, 27, 28, 29, 30). Dále se forma B odlišuje tvarem parafossetidu zejména u premoláru. Metafossetid se výjimečně stáčí k distální straně zubu. Na rozdíl od druhu *Steneofiber minutus* má forma B přítomné proparafossetid u molárů. Třetí molár formy B nedosahuje takových rozměrů jako druhý druh.

Horní dentice: Maxilární dentice se do jisté míry podobá. S hodným znakem je mesofosseta, která u obou forem patří k nejdelší struktuře a vytváří hákovitý tvar. Parafosseta i metafosseta mají v obou případech shodný tvar, jsou krátké a spíše oválné. U obou forem jsou přítomny fossety navíc v oblasti parafossety i metafossety. Forma B vykazuje u premoláru více proparafosset. Struktura okluzální plochy premoláru a moláru je jednodušší u formy B. Hypoflexus je kratší.

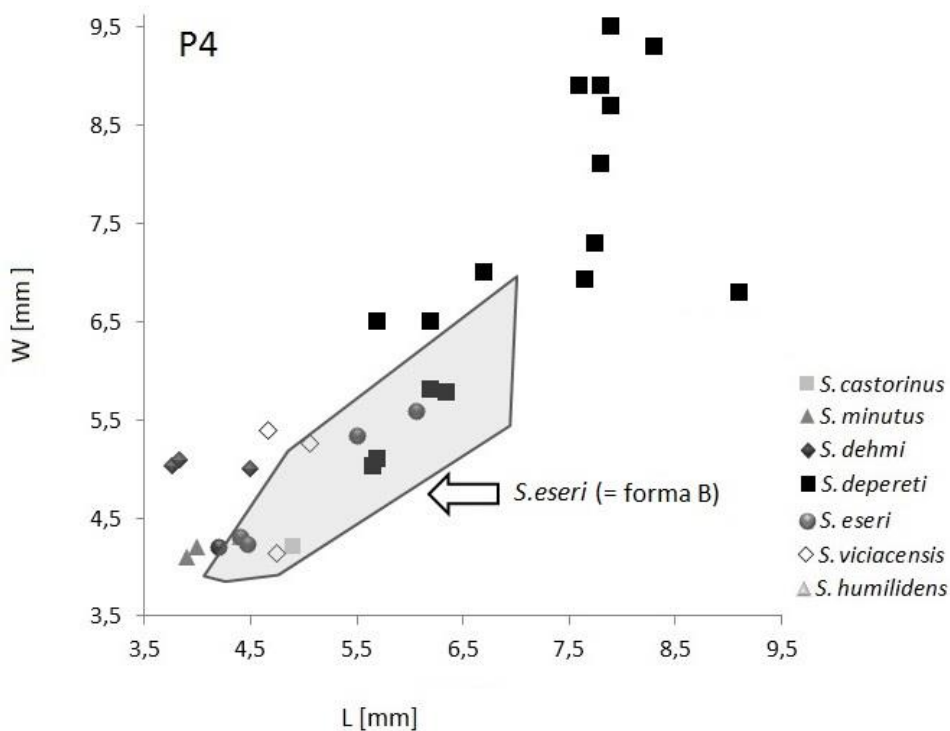
Shrnutí: Studovaný materiál formy B se naměřenými metrickými hodnotami liší od *Steneofiber dehmi*, *Steneofiber humilidens*, *Steneofiber castorinus* a *Steneofiber minutus* většími rozměry (Obr. 22, 27, 28, 29, 30). Velikostní shoda formy B je s druhy *Steneofiber eseri* a *Steneofiber viciacensis*, zatímco druh *Steneofiber depereti* dosahuje až o 10 mm větších metrických hodnot než forma B z Ahníkova (Obr. 22, 27, 28, 29, 30). Menší druhy se morfologicky liší nebo shodují: *Steneofiber dehmi* se liší okluzálním obrysem p4 a větším počtem přídavných struktur (proparafossetid, promesofossetid, postmesofossetid), moláry vykazují shodné znaky; *Steneofiber humilidens* má na okluzální ploše jiné strukturní tvary parafossetidu a metafossetidu, které jsou menší, zcela chybí proparafossetid; *Steneofiber castorinus* má okluzální obrys p4 spíše čtvercovitý, parafossetid u spodní dentice není dominantní okluzální strukturou, na okluzální ploše P4 i M bývá přítomna proparafosseta a postmetafosseta; *Steneofiber viciacensis* se tvary okluzálních ploch dentice shoduje; *Steneofiber depereti* se odlišuje velikostí premolárů, které dosahují větších okluzálních délek, moláry nemají na okluzální ploše proparafosseta/proparafossetid, synklinální struktury (flexy a fossety) na maxilární dentici jsou širší; *Steneofiber minutus* nese značnou shodu morfologických znaků dentice, ale odlišuje se jiným tvarem parafossetidu u p4, proparafossetid u molárů chybí, P4 nemá tolik přídavných proparafosset. Forma B vykazuje největší podobnost s druhem *Steneofiber eseri* se kterým se nejen velikostně shodují, ale zároveň mají stejné morfologické znaky: tvary okluzálních ploch horní a dolní dentice jsou téměř identické, incisivy mají trojúhelníkovitý průřez; parafossetid u p4 nabývá stejných tvarů, mesofossetid a metafossetid jsou tvarově shodné u obou forem, u dentice jsou přítomny přídavné struktury (proparafosseta, proparafossetid, promesofosseta, prometafossetid, postmetafossetid). Na základě výše zmíněných znaků a na základě geografického a stratigrafického rozšíření druhu *Steneofiber eseri* jsem zařadil formu B do zmíněného druhu. S tímto druhem synonymizuji i druh *Steneofiber viciacensis*.



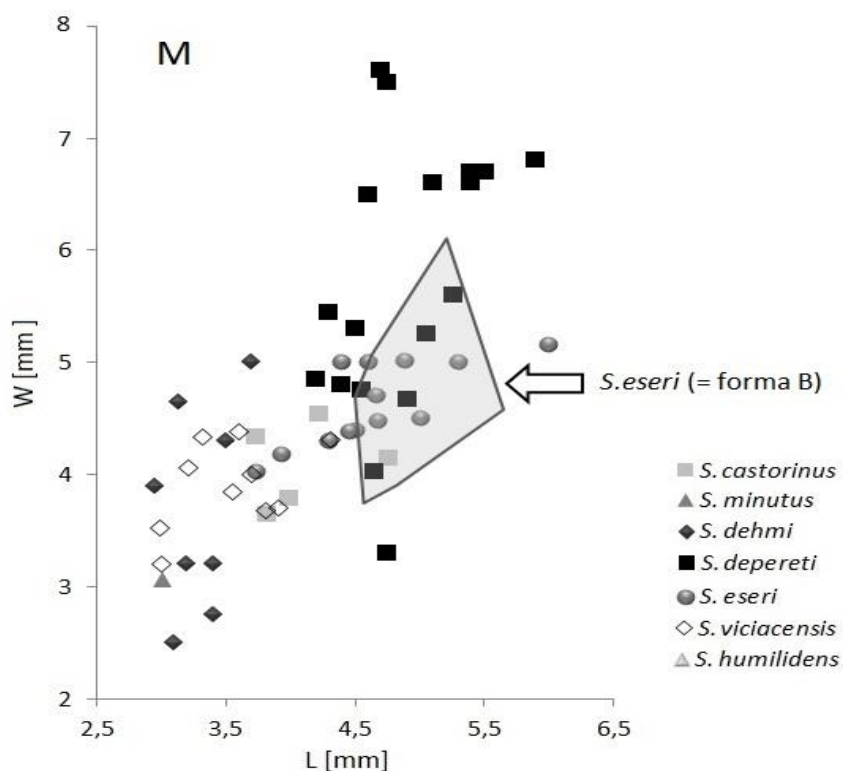
Obr. 27. Srovnání délky (L) a šířky (W) okluzální plochy p4 druhu *Steneofiber eseri* (= forma B) z lokality Ahníkov I, II s relevantními druhy rodu *Steneofiber* Evropy (Data byla získána z následujících zdrojů: ALDANA-CARRASCO, 1992; BERGOUNIOUX A CROUZEL, 1964; BRUIJN et al., 2006; FREUDENBERG, 1941; GINSBURG, 1971, 1988, 2000; HOFMANN, 1893; JÁNOS, 2000; KRETZOI, 1974; MAYDA, 2008; MAYET, 1908; MÖRS A STEFENOVÁ, 2010; SACH, 2001; SEEHUBER, 2008; SIERRA et al., 1990; STEFENOVÁ, 1997, 2005).



Obr. 28. Srovnání délky (L) a šířky (W) okluzální plochy spodních molárů (m) druhu *Steneofiber eseri* (= forma B) z lokality Ahníkov I, II s relevantními zástupci druhu rodu *Steneofiber* Evropy (Data byla získána z následujících zdrojů: ALDANA-CARRASCO, 1992; BERGOUNIOUX A CROUZEL, 1964; BRUIJN et al., 2006; FREUDENBERG, 1941; GINSBURG, 1971, 1988, 2000; HOFMANN, 1893; JÁNOS, 2000; KRETZOI, 1974; MAYDA, 2008; MÖRS A STEFENOVÁ, 2010; MURELAGA et al., 2004; SACH, 2001; SEEHUBER, 2008; SIERRA et al., 1990; STEFENOVÁ, 1997, 2005).



Obr. 29. Srovnání délky (L) a šířky (W) okluzální plochy P4 druhu *Steneofiber eseri* (= forma B) z lokality Ahníkov I, II s relevantními zástupci druhu rodu *Steneofiber* Evropy (Data byla získána z následujících zdrojů: ALDANA-CARRASCO, 1992; BERGOUNIOUX A CROUZEL, 1964; BRUIJN et al., 2006; GINSBURG, 1971, 1988, 2000; MAYDA, 2008; MÖRS A STEFENOVÁ, 2010; SACH, 2001; SEEHUBER, 2008; SIERRA et al., 1990; Stefenová, 1997).



Obr. 30. Srovnání délky (L) a šířky (W) okluzální plochy M druhu *Steneofiber eseri* (= forma B) z lokality Ahníkov I, II s relevantními zástupci druhu rodu *Steneofiber* Evropy (Data byla získána z následujících zdrojů: ALDANA-CARRASCO, 1992; BRUIJN et al., 2006; FREUDENBERG, 1941; GINSBURG, 2000; JÁNOS, 2000; KOWALSKI, 1967; MAYDA, 2008; MÖRS A STEFENOVÁ, 2010; MURELAGA et al., 2004; SEEHUBER, 2008; SIERRA et al., 1990; STEFENOVÁ, 1997).

7. 3. Systematická paleontologie

Řád RODENTIA BOWDICH, 1821

Čeleď CASTORIDAE HEMPRICH, 1820

Rod *Steneofiber* GEOFFROY, 1833

Typový druh: *Steneofiber castorinus* POMEL, 1847

Zahrnuté druhy: *Steneofiber minutus* (VON MEYER, 1838); *Steneofiber eseri* (VON MEYER, 1846); *Steneofiber castorinus* (POMEL, 1847); *Steneofiber depereti* (MAYET, 1908); *Steneofiber dehmi* (FREUDENBERG, 1941); *Steneofiber humilidens* (KRETZOI, 1974)

Stratigrafické a geografické rozšíření: svrchní oligocén až miocén Evropa, MP 24- MN 9

Diagnóza: Malý castorid; větší druhy dosahovaly 50% velikosti rodu *Castor*; zubní vzorec: 1/1, 0/0, 1/1, 3/3; chrup subhypsodontní; incisivy pouze konvexní zubní sklovinou; povrch I a i hladký; chrup bez cementu; hypostria delší než mesostria; striae nesahají k bázi korunky; hypostriid na p4 dlouhý až základu báze korunky; největšími zuby P4 a p4; nejmenší zub M3 a m3; hypoflexus linguální strana; paraflexus, mesoflexus, metaflexus bukálně otevřeny; přítomnost přídatných struktur (proparafosseta, proparafossetid, promesofosseta, promesofossetid, prometafosseta, prometafossetid, postmetafosseta, postmetafossetid); *foramen infraorbitale* nízký; silné interorbitální zúžení v dorzálním pohledu, takže zubní řady zubů vyvýšeny; maxilární chrup směřuje distálně; mandibula robustní.

Steneofiber eseri (VON MEYER, 1846)

Obr. 4, 5, 9 (A-B), 10 (A-D), 11, 12, 13, 14 (A-D), 15 (A, B), 16, 19, 20, 22, 27, 28, 29, 30,
Přílohy I. (Tabulka I.), II. (Tabulka III., V.)

Holotyp: Pravá mandibula s incivem a zubní řadou p4-m3 (holotyp byl ztracen STIRTON, 1935; STEFENOVÁ, 1997).

Typová lokalita a stáří: Oerlinger Thal, nedaleko Ulmu (Německo), MN 2a.

Materiál: Pravý P4, Pv 11221; levý P4, Pv 11222; pravý p4, Pv 11223; pravý P4, Pv 11225; fragment I, Pv 11226; fragment I, Pv 11228; levý p4, Pv 11229; fragment levého I, Pv 11230;

fragment pravého I, Pv 11231; fragment pravého I, Pv 11232; fragment pravého I, Pv 11234; fragment levého I, Pv 11238; fragment levého I, Pv 11239; fragment pravého I, Pv 11240; pravý P4, Pv 11241; fragment levý i, Pv 11242; fragment P4 nebo M, Pv 11243 ; pravý P4, Pv 11244; levý P4, Pv 11246; levý M, Pv 11247; fragment pravého i, Pv 11248; levý P4, Pv 11249; levý P4, Pv 11250; pravý P4, Pv 11252; levý p4, Pv 11253; levý M1, Pv 11254; levý M1-2, Pv 11255; pravý p4, Pv 11256; levý m1, Pv 11257; mandibula s levým i a p4-m3, Pv 11294; mandibula s pravým p4-m3, Pv 11295; mandibula s levým p4-m3, Pv 11296; mandibula s levým m1-2, Pv 11297; mandibula s levým i a p4-m3, Pv 11298; fragment levého i, Pv 11318; fragment levého I, Pv 11319; fragment pravého i, Pv 11320; fragment pravého I, Pv 11321; fragment pravého I, Pv 11322; fragment pravého i, Pv 11323; fragment levého I, Pv 11324; fragment pravého I, Pv 11325; pravý P4, Pv 11327; levý p4, Pv 11330; fragment pravého I, Pv 11331; fragment I, Pv 11338; fragment maxily, Pv 11370; pravý P4, Pv 11375; levý p4, Pv 11390; levý p4, Pv 11391; levý p4, Pv 11392; levý m1-2, Pv 11393; pravý, Pv 11394; maxila s levým M1-2, Pv 11395; levý p4, Pv 11396; levý i, Pv 11397; pravý p4, Pv 11398; pravý M1-2, Pv 11399; levý M, Pv 11400; pravý P4, Pv 11401; pravý, Pv 11402; maxila s pravým P4-M2, Pv 11403; fragment I, Pv 11411; mandibula s pravým p4-m1, Pv 11412; mandibula s pravým p4-m3, Pv 11413; levý P4, Pv 11416; pravý M, Pv 11417; levý i, Pv 11418; pravý i, Pv 11419; pravý I, Pv 11420; levý i, Pv 11421; pravý P4, Pv 11422; pravý p4, Pv 11434; fragment I, Pv 11455; levý M1-2, Pv 11457; pravý M1-2, Pv 11485; fragment I, Pv 11495; pravý I, Pv 11498; fragment I, Pv 11510; Pravý p4, Pv 11516; fragment M, Pv 11518; levý I, Pv 11519; pravý I, Pv 11523; pravý i, Pv 11524; pravý p4, Pv 11527; levý M1-2, Pv 11529; levý m1-2, Pv 11534; pravý I, Pv 11537; fragment I, Pv 11547; fragment M, Pv 11548; pravý P4, Pv 11552; pravý I, Pv 11555; pravý p4, Pv 11578; levý p4, Pv 11579; fragment M, Pv 11580; pravý M, Pv 11583; levý M, Pv 11588; pravý P4, Pv 11589; levý p4, Pv 11591; fragment I, Pv 11593.

Diagnóza: Drobný castorid; mandibula robustní; průřez incisivy trojúhelníkový; chrup bez cementu; chrup subhypsodontní; hypostriid končí těsně nad bází korunky; okluzální vzor pentalophodontní; m3 menší než m1, m2; chrup přídatné fossety/tidy; P4 a p4 největšími zuby; okluzální plocha P4 obdélníkovitého tvaru; okluzální plocha M1 a M2 čtvercovitého tvaru; M3 a m3 nejmenšími zuby; maxilární zuby na *os palatinum* směřují šikmo posteriorně bukálně.

Diskriminační diagnóza: Větší téměř o 50 % než *Steneofiber dehmi*, *S. humilidens*, *S. castorinus* a *S. minutus*; srovnatelně velký s druhy *S. eseri* a *S. viciacensis*; Až o třetinu

menší než *S. depereti*; menší počet přídatných okluzálních struktur než *S. dehmi*; větší počet přídatných okluzálních struktur než *S. humilidens*, *S. depereti*, *S. minutus* a *S. viciacensis*; jiné tvary okluzálních struktur dentice (parafosseta, parafossetid, mesofosseta, mesofossetid, metafosseta, metafossetid) než *S. castorinus*; stejné morfologické znaky mandibulární a maxilární dentice jako *S. eseri*.

Geografické a stratigrafické rozšíření: Západní a střední Evropa (Francie: lokality Findreuse 30, Fornant 11, Gans, Chavroches, Langy, Laugnac, La Brete, La Paillade, Moissac 1, Montaignu-Ie-Blin, Poncenat, Pyrimont-Challonges, Saint-Gerand-Ie-Puy, Saulcet, Villeneuve de Mezin; Česká republika: lokalita Ahníkov, Skyřice; Švýcarsko: lokality Ameis 2, Greit a.d. Höhronen, Hohe Rone, La Mebre 570, La Chaux, Messen; Německo: Büchelberg, Eselberg/Ulm, Haslach, Lautern 2, Oerlinger Thal, Tomerdingen, Ulm-W-Tangente, Weisenau; Španělsko: lokalita Cetina de Aragon, Santa Cilia; Polsko: lokalita Opole), MN 2-3.

Steneofiber aff. dehmi (FREUDENBERG, 1941)

Obr. 5,6 (A-B), 7 (A-H), 8, 17, 18 (A-E), 21 (A-D), 22, 23, 24, 25, 26, 31, Přílohy I. (Tabulka I.), II. (Tabulka II., IV.)

Materiál: pravý p4 , Pv 11210; pravý p4, Pv 11211; levý p4, Pv 11212; levý p4, Pv 11213; pravý P4, Pv 11214; levý m1, Pv 11215; levý p4, Pv 11216; levý m1-2, Pv 11217; pravý m1, Pv 11218; pravý p4, Pv 11219; fragment I, Pv 11220; pravý M1, Pv 11224; pravý M1, Pv 11227; fragment pravého i, Pv 11233; fragment levého i, Pv 11235; fragment pravého i, Pv 11236; Fragment levého i, Pv 11237; levý P4, Pv 11245; levý m, Pv 11251; fragment levého i, Pv 11258; levý M, Pv 11259; fragment P4 nebo M, Pv 11260; fragment levé maxily se zubní řadou P4-M1, Pv 11261; mandibula s levým p4-m1, Pv 11262; Fragment levé mandibuly s p4, Pv 11263; maxila s pravým P4-M1 a levým P4-M1, Pv 11264; mandibula s pravým p4-m2, Pv 11265; maxila s pravým P4-M3 a levým P4-M1, Pv 11266; mandibula s pravým p4-m2, Pv 11267; mandibula s levým p4-m1, Pv 11268; fragment maxily s pravým P4,Pv 11269; fragment maxily s levým M1-2, Pv 11270; fragment levé mandibuly se zubní řadou p4-m2, Pv 11271; fragment mandibuly s pravým p4-m1, Pv 11272; fragment maxily s pravým M2-M3, Pv 11273; fragment levé mandibuly s p4, Pv 11274; maxila s pravým P4-M2, Pv 11275; fragment maxily s levým M1-2, Pv 11276; mandibula s pravým p4, Pv 11277; fragment maxily, Pv 11278; mandibula s pravým m1-m2, Pv 11279; mandibula s levým m1-m2, Pv 11280; maxila s levým P4, Pv 11281; mandibula s pravým m1-m2, Pv 11282;

mandibula s pravým p4-m2, Pv 11283; mandibula s pravým p4-m2, Pv 11284; mandibula s levým p4-m3; Pv 11285; mandibula s levým p4-m2, Pv 11286; levý p4,Pv 11287; fragment mandibuly, Pv 11288; mandibula s pravým p4-m1, Pv 11289; levý m, Pv 11290; mandibula s pravým p4-m, Pv 11291; maxila s levým P4-M3, Pv 11292; mandibula s levým p4-m2, Pv 11293; mandibula s levým p4-m1, Pv 11299; mandibula s levým p4-m2, Pv 11300; mandibula s levým i a p4-m2, Pv 11301; mandibula s pravým i a p4-m2, Pv 11302; maxila s pravým P4-M1 a levým P4-M1, Pv 11303; maxila s pravým P4-M2 a levým P4-M1, Pv 11304; mandibula s levým p4-m2, Pv 11305; mandibula s pravým p4-m3, Pv 11306; mandibula s pravým p4-m1, Pv 11307; mandibula s pravým p4-m2, Pv 11308; mandibula s levým p4-m3, Pv 11309; mandibula s pravým p4-m3, Pv 11310; mandibula s pravým p4-m3, Pv 11311; mandibula s pravým p4-m3, Pv 11312; mandibula s pravým p4-m2, Pv 11313; mandibula s levým p4-m2, Pv 11314; mandibula s pravým p4-m3, Pv 11315; mandibula s pravým p4-m1, Pv 11316; mandibula s pravým p4-m3, Pv 11317; fragment pravého i, Pv 11326; levý P4, Pv 11328; pravý m, Pv 11329; pravý P4, Pv 11332; pravý p4, Pv 11333; levý p4, Pv 11334; pravý p4, Pv 11335; pravý p4, Pv 11336; pravý m, Pv 11337; maxila s pravým p4-m1, Pv 11339; fragment pravé mandibuly, Pv 11340; levý p4, Pv 11341; mandibula s levým p4, Pv 11342; mandibula s pravým p4-m1, Pv 11343; maxila s pravým P4-M1, Pv 11344; mandibula s levým p4-m1, Pv 11345; mandibula s levým p4-m3, Pv 11346; fragment maxily s pravým M1-M2, Pv 11347; fragment maxily s levým P4-M2, Pv 11348; mandibula s pravým p4-m1, Pv 11349; mandibula s pravým i,p4,m2, Pv 11350; mandibula s levým p4-m2, Pv 11351; fragment levé mandibuly, Pv 11352; fragment maxily s levým P4-M1,Pv 11353; mandibula s levým p4-m2, Pv 11354; maxila s pravým P4, Pv 11355; mandibula s levým p4-m1, Pv 11356; mandibula s pravým m1, Pv 11357; mandibula s pravým p4-m2, Pv 11358; mandibula s levým m1, Pv 11359; fragment maxily s pravým P4, Pv 11360; mandibula s pravým p4, Pv 11361; mandibula s pravým p4-m2, Pv 11362; mandibula s levým p4, Pv 11363; fragment pravé mandibuly, Pv 11364; fragment pravé mandibuly,Pv 11365; fragment maxily, Pv 11366; fragment maxily, Pv 11367; fragment pravé mandibuly,Pv 11368; fragment maxily, Pv 11369; mandibula s pravým p4-m1, Pv 11371; mandibula s pravým p4-m2, Pv 11372; mandibula s levým p4-m2, Pv 11373; mandibula s levým p4-m1, Pv 11374; mandibula s levým i a p4-m2, Pv 11376; mandibula s pravým p4, Pv 11377; mandibula s pravým m2, Pv 11378; maxila s pravým P4-M1 a levým P4-M2, Pv 11379; mandibula s pravým p4-m2, Pv 11380; mandibula s pravým p4-m1, Pv 11381; maxila s pravým P4-M1 a levým P4-M3, Pv 11382; mandibula s levým p4-m3, Pv 11383; mandibula s levým p4-m3, Pv 11384; mandibula s levým m1-m2, Pv 11385; mandibula s levým p4-m2,

Pv 11386; mandibula s pravým m1-m3, Pv 11387; levý i, Pv 11388; levý I, Pv 11389; mandibula s levým p4-m, Pv 11404; mandibula s levým p4-m2, Pv 11405; mandibula s levým p4-m1, Pv 11406; mandibula s levým p4-m2, Pv 11407; levý I, Pv 11408; levý i, Pv 11409; pravý I, Pv 11410; fragment zubu, Pv 11414; mandibula s levým p4, Pv 11415; mandibula s pravým p4-m2, Pv 11423; mandibula s levým p4-m2, Pv 11424; levý i, Pv 11425; levý i, Pv 11426; levý P4, Pv 11427; fragment I, Pv 11428; mandibula s pravým p4-m2, Pv 11429; mandibula s pravým p4-m2, Pv 11430; Fragment maxily s pravým P4-M2, Pv 11431; pravý I, Pv 11432; mandibula s levým p4, Pv 11433; pravý M1, Pv 11435; mandibula s levým p4-m1, Pv 11436; levý P4, Pv 11437; pravý i, Pv 11438; pravý i, Pv 11439; levý I, Pv 11440; pravý I, Pv 11441; levý i, Pv 11442; levý i, Pv 11443; levý i, Pv 11444; levý I, Pv 11445; pravý I, Pv 11446; pravý I, Pv 11447; pravý i, Pv 11448; pravý i, Pv 11449; pravý I, Pv 11450; levý i, Pv 11451; levý i, Pv 11452; levý I, Pv 11453; pravý I, Pv 11454; levý i, Pv 11456; fragment maxily s levým M2, Pv 11458; fragment M, Pv 11459; levý M1-2, Pv 11460; pravý P4, Pv 11461; pravý M2, Pv 11462; pravý P4, Pv 11463; pravý M2, Pv 11464; mandibula s pravým p4-m3, Pv 11465; mandibula s pravým p4-m2, Pv 11466; levý M1-2, Pv 11467; levý M1, Pv 11468; fragment M, Pv 11469; pravý M1, Pv 11470; mandibula s pravým p4-m3, Pv 11471; mandibula s pravým p4-m, Pv 11472; mandibula s levým p4, Pv 11473; mandibula s levým p4-m3, Pv 11474; pravý M, Pv 11475; levý p4, Pv 11476; levý P4, Pv 11477; pravý i, Pv 11478; fragment, Pv 11479; pravý P4, Pv 11480; pravý P4, Pv 11481; pravý p4, Pv 11482; pravý I, Pv 11483; pravý P4, Pv 11484; mandibula s pravým p4-m1, Pv 11486; levý i, Pv 11487; fragment I, Pv 11488; fragment I, Pv 11489; levý I, Pv 11490; pravý I, Pv 11491; levý i, Pv 11492; pravý I, Pv 11493; levý i, Pv 11494; pravý I, Pv 11496; levý I, Pv 11497; levý p4, Pv 11499; pravý M1, Pv 11500; levý P4, Pv 11501; pravý P4, Pv 11502; levý M1-2, Pv 11503; levý M1, Pv 11504; pravý I, Pv 11505; levý M1-2, Pv 11506; levý I, Pv 11507; mandibula s levým p4-m2, Pv 11508; levý p4, Pv 11509; pravý I, Pv 11511; levý M, Pv 11512; pravý M1-2, Pv 11513; levý i, Pv 11514; mandibula s levým p4, Pv 11515; maxila pravý P4, Pv 11517; pravý i, Pv 11520; pravý I, Pv 11521; levý i, Pv 11522; maxila s levým M1-M2, Pv 11525; mandibula s levým p4-m2, Pv 11526; mandibula s levým m1, Pv 11528; mandibula s pravým p4-m2, Pv 11530; mandibula s pravým m1-m2, Pv 11531; mandibula s pravým p4, Pv 11532; levý p4, Pv 11533; pravý M, Pv 11535; mandibula s pravým p4-m3, Pv 11536; levý I Pv 11538; levý p4, Pv 11539; levý i, Pv 11540; levý P4, Pv 11541; mandibula s pravým p4-m2, Pv 11542; pravý p4, Pv 11543; levý I, Pv 11544; pravý I, Pv 11545; pravý I, Pv 11546; pravý M, Pv 11549; fragment levé mandibuly, Pv 11550; mandibula s levým p4-m2, Pv 11551; pravý P4, Pv 11553; pravý M, Pv 11554; fragment I, Pv 11556; pravý I, Pv

11557; levý I, Pv 11558; pravý I, Pv 11559; pravý I, Pv 11560; fragment I, Pv 11561; pravý M, Pv 11562; pravý I, Pv 11563; levý M, Pv 11564; mandibula s levým i a p4-m2, Pv 11565; mandibula s levám m1, Pv 11566; levý i, Pv 11567; pravý P4, Pv 11568; pravý i, Pv 11569; levý p4, Pv 11570; mandibula s pravým p4-m2, Pv 11571; pravý I, Pv 11572; levý I, Pv 11573; levý i, Pv 11574; levý P4, Pv 11575; levý I, Pv 11576; fragment maxily s pravým P4-M1, Pv 11577; mandibula s pravým p4-m1, Pv 11581; mandibula s pravým i a p4-m1, Pv 11582; levý p4, Pv 11584; pravý p4, Pv 11585; levý M, Pv 11586; levý M, Pv 11587; mandibula s pravým i a p4-m3, Pv 11590; levý m, Pv 11592; fragment I, Pv 11594; levý I, Pv 11595; pravý I, Pv 11596; levý I, Pv 11597.

Popis a srovnání: (detailněji viz. kapitola 7.2.1. Srovnání formy A s druhy rodu *Steneofiber*, str. 63) Menší než *Steneofiber castorinus*; o polovinu menší než *Steneofiber eseri*; incisivy trojúhelníkovitý průřez; chrup subhypsodontní; absence cementu; p4 a P4 největší zuby v zubní řadě; spodní i horní moláry pentalophodontní, abrazí pentalophodontní vzor zaniká; na okluzální ploše přítomny přídavné fosety (proparafosseta, promesofosseta, postmetafosseta) a fossetidy (proparafossetid, promesofossetid, postmetafossetid); parastria/striid, metastria/striid rychle abradují.

Poloviční velikosti než druhy *Steneofiber eseri*, *S. viciacensis* a *S. depereti*; cca o 15 % menší než *S. castorinus* a *S. humilidens*; srovnatelně velký (o 5 % menší) se *S. dehmi* a *S. minutus*; podobná morfologie dentálních struktur jako *S. dehmi*; přítomnost proparafossetidu a postmetafossetidu než *S. humilidens*; méně přídavných fosset než *S. castorinus*; jiné tvary přídavných fossetid a fosset *S. eseri*; více přídavných fosset a fossetid (proparafosseta, proparafossetid, promesofosseta, promesofossetid, postmetafosseta, postmetafossetid) než *S. viciacensis*, *S. depereti*, *S. minutus*.

Výskyt: Ahníkov I a II, Česká republika, spodní miocén (MN 3a)

Poznámka: Studovaný materiál morfologií a velikostí dentice nejvíce odpovídá *S. dehmi* popsaného z lokality Gamersheim (Německo). Nicméně daný taxon byl FREUDENBERGEM (1941) popsán pouze na základě dvou fragmentů mandibul a izolovaných zubů a dosud je jednoznačně prokázán pouze z typové lokality. Tudíž jeho taxonomie není zcela pochopena. Navíc typová lokalita *S. dehmi* je podstatně starší než Ahníkov I, II. Situaci komplikuje rovněž skutečnost, že typový materiál nebyl v rámci diplomového projektu fyzicky revidován. Z těchto důvodů je taxonomické zařazení daného materiálu pouze provizorní, a to jako *Steneofiber aff. dehmi*.

7. 4. Poznámky k předpokládaným fylogenetickým vztahům v rámci rodu *Steneofiber*

Nejnovější souhrnem vzájemných fylogenetických vztahů tercierních bobrů Evropy podává STEFENOVÁ (2011), nicméně tento souhrn není úplný. Níže tedy uvádím některá doplnění a několik kritických poznámek.

Evoluční linie směřující k rodu *Steneofiber* se největší pravděpodobností odštěpila od presumptivního taxonu z rodu *Propalaeocastor*. Tuto hypotézu podporuje morfologická shoda okluzních struktur (cf. HUGUENEYOVÁ, 1975; WU et al, 2004; LIOVÁ et al., 2017). Primitivní rod *Propalaeocastor*, dle fosilního záznamu, dosahoval téměř shodné velikosti jako geologicky nejstarší druh rodu *Steneofiber* (LIOVÁ et al., 2017). Druh *Propalaeocastor butselensis* (MISONNE, 1957) nalezený na evropském území (Belgie, oligocén, MP 21) představuje důležitý mezistupeň mezi rody *Propalaeocastor* a *Steneofiber*.

Nálezy druhu *Steneofiber dehmi* FREUDENBER, 1941 (Německo, Gaimersheim, MP 29), *Steneofiber antiquus* LAVOCAT, 1951 (Francie, Saint-Martin-De-Castillion, MP 24) a *Steneofiber humilidens* KRETZOI, 1974 (Slovensko, Komárno, oligocén/miocén) se velikostně neliší od zástupců rodu *Propalaeocastor*. Morfologie dentice všech tří zmíněných druhů je veice podobná. První dva druhy, dle HUGUENEYOVÉ (1975), jsou si morfologicky více podobné. Na základě této shody HUGUENEYOVÁ (1975) označila nález popsáný LAVOCATEM (1951) z lokality Saint-Martin-De-Castillion jako *Steneofiber aff. dehmi*. HUGUENEYOVÁ (1999) přiřadila nález druhu *Steneofiber humilidens* k druhu *Steneofiber dehmi*. S tímto tvrzením nesouhlasím, jelikož morfologie obou zmíněných druhů je odlišná. Druh *Steneofiber humilidens* vykazuje jednodušší vzor okluzální plochy. Je velice pravděpodobné, že oligocénní zástupci tvořili jednu vývojovou větev vedoucí od druhu *Propalaeocastor butselensis*, přes *Steneofiber dehmi* k druhu *Steneofiber humilidens*. Dle stávajícího fosilního záznamu *Steneofiber dehmi* představuje s největší pravděpodobností nejstaršího zástupce rodu *Steneofiber*. LIOVÁ et al (2017) zařadila nález popsáný jako *Steneofiber aff. dehmi* (HUGUENEYOVÁ, 1975) do rodu *Propalaeocastor*. Nicméně morfologické znaky se spíše naznačují příslušnost k rodu *Steneofiber*, proto je nález v této práci řazen do tohoto rodu. Dle geografické a stratigrafické distribuce zmíněného druhu (viz. FREUDENBERG, 1941; LAVOCAT, 1951; HUGUENEYOVÁ, 1975) lze usuzovat, že k odštěpení jednotlivých vývojových linií rodu *Steneofiber* s největší pravděpodobností došlo již během svrchního oligocénu. STEFENOVÁ (2011) tuto myšlenku zmiňuje.

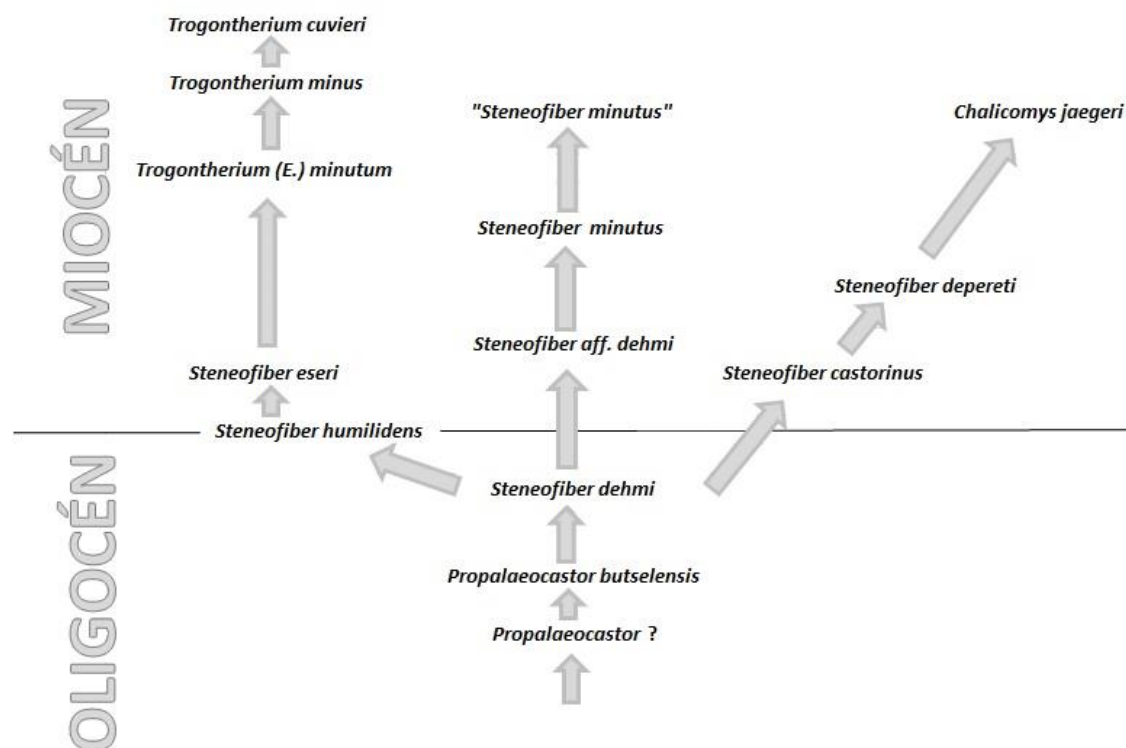
Stávající fosilní záznam podporuje hypotézu, že ve spodním miocénu existovaly nejméně tři evoluční linie rodu *Steneofiber* STEFENOVÁ (2011). Primitivní oligocénní druh *Steneofiber dehmi* považují provizorně za posledního společného předka, z jehož okruhu se odštěpily následující evoluční linie.

První vývojová větev zahrnuje v bazálních částech druh *Steneofiber humilidens* KRETZOI, 1974 (Komárno, Slovensko, svrchní oligocén/spodní miocén), který se morfologií dentice téměř shoduje s druhem se spodnomiocénním druhem *Steneofiber eseri*. Jediným rozdílem obou forem je velikost. *Steneofiber humilidens* představuje téměř o polovinu menší druh než *Steneofiber eseri*. Materiál patřící druhu *Steneofiber eseri* nalezený na lokalitách Ulm (Německo, MN 2a; STEFENOVÁ, 1997), Ahníkov I, II (Česká republika, MN 3a), Sabuncubelo (Turecko, MN 2; BRUIJN et al., 2006) a zřejmě i lokalita Harami (Turecko, MN 2; MAYDA, 2008) poukazuje na geografické rozšíření. Na základě morfologických znaků lze říci, že příbuznost druhu *Steneofiber humilidens* a *Steneofiber eseri* bude blízce spjata. Lze tedy předpokládat, že linie od druhu *Steneofiber dehmi* pokračovala druhem *Steneofiber humilidens* k druhu *Steneofiber eseri*. Další vývoj zřejmě pokračoval až k rodu *Trogontherium*, jak demonstruje STEFENOVÁ (2011).

Vývoj druhé linie byl geograficky vázán na západní Evropu. V soulase se STEFENOVOU (2011), stavím na bázi této linie spodnomiocénní druh *Steneofiber castorinus* známého z lokalit Saint-Gérard-le-Puy, Francie, MN 2 (POMEL, 1848; STEFENOVÁ, 2005), Santa de Cilia a Paridera del Cura, Španělsko (ALDANA-CARRASCO, 1992). Jak bylo řečeno výše, *Steneofiber castorinus* dosahoval větších rozměrů než *Steneofiber dehmi*. Velikost a téměř shodná morfologie dentice napovídá, že se druh *Steneofiber castorinus* pravděpodobně vyvinul z blízkého okruhu *Steneofiber dehmi*. Podobně jako u první linie se předpokládá, že s evolučním vývojem docházelo k nárůstu velikosti. Fosilní materiál geologicky mladšího zástupce *Steneofiber depereti* je doložen z MN 3 až MN 6. Rozšíření druhu *Steneofiber depereti* je vázáno zejména na západní Evropu. Nejstarší a nejbohatší miocénní nálezy pocházejí z Francie (BERGOUNIOUX a CROUZEL, 1964; GINSBURG, 1971; GINSBURG, 1988; STEFENOVÁ, 1997; HUGUENEYOVÁ, 1999; GINSBURG, 2000). Další nálezy pocházejí ze Španělska, Německa a Maďarska (GINSBURG, 1971; ALDANA-CARRASCO, 1992; STEFENOVÁ, 1997; HUGUENEYOVÁ, 1999; JÁNOS, 2000; SACH, 2001; SEEHUBER, 2008; MÖRS a STEFENOVÁ, 2009). Druh *Steneofiber depereti* byl GINSBURGEM (1971, 1988) rozdělen do několika podruhů, dle mého názoru se jedná pouze o lokální variabilitu jedinců stejného druhu. Podstatný fakt je, že nejmladší miocénní nálezy druhu vykazují přítomný cement

v synklinálních záhybech. Přítomnost cementu v dentálních záhybech (striích/striidech) známe zejména u zástupců rodu *Chalicomys*. Lze tedy podle morfologických struktur dentice uvažovat, že druhá evoluční linie směřovala od druhu *Steneofiber castorinus* k druhu *Steneofiber depereti* až k vývoji rodu *Chalicomys* (cf. STEFENOVÁ 2011).

Spodnomiocénní materiál popsáný jako *Steneofiber* aff. *dehmi* z lokality Ahníkov I, II (MN 3a) vykazuje metrickou i morfologickou podobnost dentice se *Steneofiber dehmi*. Fosilní záznam z MN 6 a MN 9 určený jako sporný druh *Steneofiber minutus* implikuje následující hypotézy. Nalezený materiál se vyznačuje podobnou morfologií a velikostí. Výskyt druhu je vázán na lokalitu Aumeister (Německo, MN 9) a Göriach (Švýcarsko, MN 6) (STEFENOVÁ, 2011). Tato skutečnost naznačuje, že nejmenší zástupci rodu *Steneofiber* se vyskytovali nejen ve spodním miocénu na území střední Evropy. Na základě výše uvedeného jsem doplnil model fylogentický vztahů tercierních bobrů Evropy STEFENOVÉ (2011) následovně (Obr. 31):



Obr. 31.: Předpokládaná pozice studovaných taxonů v rámci stávajících fylogentických modelů (cf. STEFENOVÁ 2011).

8. Závěr

Diplomová práce se zabývá nálezy čeledi Castoridae ze severočeské spodnomiocénní lokality Ahníkov I, II (MN 3a). Přináší souhrn historie výzkumu bobrovitých na území Evropy, zejména ze svrchního oligocénu a spodního miocénu. Ze studované lokality bylo morfometricky zpracováno celkem 388 exemplářů. Soubor se skládá zejména z fragmentů mandibul, maxil nebo izolovaných zubů. Pro rodové a druhové zařazení bobrovitých jsou nejdůležitější zejména velikostní změny dentice (doplněné morfologickými odlišnostmi), na základě kterých byl studovaný materiál systematicky určen.

- a) Byla provedena detailní morfometrická analýza daného materiálu. Byly měřeny: délka, šířka, výška zubů, délky strií a striidů; dále délka mandibulární, maxilární a alveolární zubní řady. Na základě odlišných morfologických a metrických znaků byly ve studovaném souboru rozlišeny dva samostatné druhy. Na okluzální ploše dentice obou taxonů bylo možné sledovat ontogeneticky podmíněné změny v důsledku abraze. Po detailním studiu byly stanoveny čtyři relativní abrazivní stupně (věkové skupiny) A – D.
- b) Bylo doloženo, že oba taxony náležejí jednomu rodu. Studovaný materiál byl srovnán s relevantními taxony čeledi Castoridae ze svrchního oligocénu až středního miocénu náležejícími do rodů *Propaleocastor*, *Steneofiber*, *Anchitheriomys*, *Chalicomys* a podrodu *Euroxeromys*. Na základě tohoto srovnání byly nálezy zařazeny do rodu *Steneofiber*.
- c) Na základě kritického zhodnocení systematiky a klasifikace oligo-miocénních bobrů střední Evropy byly obě formy srovnávány se všemi relevantními druhy rodu *Steneofiber*. Na základě detailního morfometrického srovnání byla menší forma určena jako *Steneofiber* aff. *dehmi* (FREUDENBERG, 1941) a větší jako *Steneofiber eseri* (VON MEYER, 1846). Toto taxonomické zařazení se liší od původního provizorního zařazení prof. FEJFARA, kde malá forma byla určena jako *Steneofiber depereti*, později jako *Steneofiber eseri* a velká forma zprvu jako *Monosaulax minutus* a poté jako *Steneofiber depereti* (FEJFAR A KVAČEK, 1993; FEJFAR et al., 2003; MIKULÁŠ et al., 2006; HEISSIG a FEJFAR, 2013).
- d) Byla diskutována předpokládaná pozice studovaných taxonů v rámci stávajících, zde kriticky zhodnocených, fylogenetických modelů (cf. STEFENOVÁ 2011).

9. Seznam použité literatury

- AGUILAR, J. P., ANTOINE, P. O., CROCHET, J. Y., LÓPEZ-MARTÍNEZ N., MÉTAIS G., MICHAUX J. ET WELCOMME J. L. (2003): Early Miocene mammals of Beaulieu (Bouches-du-Rhône, France), comparison with Wintershof-West and the problem of the MN 3/MN 4 boundary. Guidelines on climate metadata and homogenization. *Coloquios de Paleontología*, Vol. Ext. 1.
- AGUILAR, J. P., CLAUZON, G., GOER DE HERVE, A., MALUSKI, H., MICHAUX, J. A WELLCOMME, J. L. (1996): The MN 3 fossil mammal-bearing locality of Beaulieu(France): Biochronology, radiometric dating, and lower age limit of the Early Neogene renewal of the mammalian fauna in Europe. *Newsletters on Stratigraphy*, 34 (3): 177-191.
- AGUSTI, J., MOYA-SOLA, S., (1991): Spanish Neogene Mammal succession and its bearing on the continental biochronology. *Stuttgart, Newsl. Stratigr.* 25 2, 91-114.
- AUGUSTÍ J., CABRERA L., GARCÉS M., KRIJGSMAN W., OMS O. A PARÉS J. M. (2001): A calibrated mammal scale for the Neogene of Western Europe. State of the art. – *Earth-Science Reviews* 52: 247–260.
- ALDANA-CARRASCO, E. J. (1992): Los Castoridae (Rodentia, Mammalia) del Neogeno de Catalonia (Espana). - *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona, Barcelona*, 2: 99-141.
- ALLEN, J. A. (1877): *Monographs of North American Rodentia*. – *Reports of the United States Geological and Geographical Survey of the Territories*, 11: 631-939.
- ALVAREZ-SIERRA, M. A., DAAMS, R., LACOMBA, J. L., LOPEZ MARTINEZ, N., VAN DER MEULEN, A. J., SESE, C. A DE VISSER, J. (1990): Paleontology and biostratigraphy of the Continental Oligo-Miocene deposits of the North-Central Ebro Basin (Huesca, Spain). - *Scripta Geologica*, 94: 77 p.; Leiden.
- ANTOINE, P. O., BULOT, CH., GINSBURG, L. (2000): Les rhinocérotidés (Mammalia, Perissodactyla) de l'Orléanien des bassins de la Garonne et de la Loire (France) : intérêt biostratigraphique. *Laboratoire de paléontologie, UMR 8569 CNRS, Muséum national d'histoire naturelle*, 8, rue Buffon, 75005 Paris, France.

- BARBOUR, E. H. A SCHULTZ, C. B. (1937): An early Pleistocene fauna from Nebraska. Amer. Mus. Novit. 942: 1–10.
- BENDUKIDZE, O. G. , H. DE BRUIJN , A L. VAN DEN HOEK OSTENDE (2009): A revision of late Oligocene associations of small mammals from the Aral Formation (Kazakhstan) in the National Museum of Georgia, Tbilisi. Palaeodiversity 2:343-377.
- BERGOUNIOUX, F. M. a CROUZEL, F. (1962): Les Deinotheriides d'Espagne. Bulletin de la Société Géologique de France, série 7, 4: 394-404.
- BERGOUNIOUX, F. - M. A F. CROUZEL. (1964). Sur quelques Castoride's du bassin d'Aquitaine. Bulletin du Socié'te' Ge'ologique de France, 6:253-258.
- BONAPARTE, C. L. (1845). Catalogo metodico dei mammiferi Europei. Milano. - pp. 1-36.
- BORISSOGLEBSKAYA, M. B. (1967): A New Beaver Species from the Oligocene of Kazakhstan," Byull. Mosk. OvaIspyt. Prir., Otd. Biol. 72 (6), 129-135.
- BOWDICH, T. E. (1821). An Analysis of the Natural Classifications of Mammalia for the Use of Students and Travelers. J. Smith, Paris, 115 pp.
- BRUIJN, DE., H., DAMMS, R., DAXNER-HÖCK, G., FAHLBUSCH, V, GINSBURG, L., MEIN, R, A MURALES, J. (1992): Report of the RCMNS Working Group on fossil mammals. Reisenburg 1990. Berlin, Stuttgart - Newsletter on Strati- graphy, 26: 65-118.
- BRUIJN, H. DE, MAYDA S., HOEK OSTENDE, L. VAN DEN, KAYA, T. A SARAÇ, G., (2006). Small mammals from the Early Miocene of Sabuncubeli (Manisa, S. W. Anatolia, Turkey). Wien — Beitr. Paläont., 30:57-87.
- BŮŽEK, Č., KVAČEK, Z., DVOŘÁK, Z. A PROKŠ, M. (1993): Terciární severočeské hnědouhelné pánve v pohledu nových dokladů. Zpravodaj SHD 11, 38–51.
- CASANOVAS-VILAR, I. (2007): The rodent assemblages from the Late Aragonian and the Vallesian (Middle to Late Miocene) of the Vallès-Penedès Basin (Catalonia, Spain).
- CASANOVAS-VILAR, I. ,ALBA , D. M., ALMÉCIJA, S. , ROBELS J. M. , GALINDO, J. , A MOYÀ-SOLÀ, S. (2008): Taxonomy and paleobiology of the genus *Chalicomys* Kaup, 1832 (Rodentia, Castoridae), with the description of a new species from Abocador de Can Mata (Vallès – Penedès Basin, Catalonia, Spain). Journal of Vertebrate Paleontology 28:851–862.

- CASANOVAS-VILAR, I. A ALBA, D. M (2011): The never-ending problem of Miocene beaver taxonomy. *Acta Palaeontologica Polonica* 56 (1): 217–220.
- CICHA, I., FAHLBUSCH, V., FEJFAR, O. (1972): Die biostratigraphische Korrelation einiger jungtertiären Wirbeltierfaunen Mitteleuropas. – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 140: 129–145.
- CHENEVAL, J. (1984): Les oiseaux aquatiques (Gaviiformes à Ansériformes) du gisement aquitainien de Saint-Gérard-le-Puy (Allier, France): Révision systématique. *Palaeovertebrata*, 14 (2): 33–115, 6 text-figs, 13 tabs, 9 pls; Montpellier.
- CHOW, M. AND LI, C., (1978): A correction of historical misinterpretations: “The Xiacaowan System,” “*Trogotherium*,” and “the Huaihe River regional transition phase.” *Acta Stratigraphica Sinica*, vol. 2, p. 122–130, pl. 1.
- CHLUPÁČ, I., BRZOBOHATÝ, R., KOVANDA, J., STRÁNÍK, Z. (2002): *Geologická minulost České republiky*. – Academia, 436 s. Praha.
- CRUSAFONT, M., VILLALTA, J. F. DE A BATALLER, J. R (1948): Los Castores fosiles de Espana. *Boletin del Instituto Geologico y Minero de Espana*, 61: 1-130 (321- 449); Madrid.
- CRUSAFONT, P. M. A PONS, J. M. (1969): Nuevos datos sobre el Aquitaniense del N de la provincia de Huesca. *ACTA GEOLÓGICA HISPÁNICA*, t. IV (1969), n.' 5, págs. 124-123.
- ČTYROKÝ, P., FEJFAR, O., HOLÝ, F. (1964): Neue paläontologische Funde im Untermiozän des nordböhmisches Braunkohlenbeckens. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie – Abhandlungen*. 119 (2): 134-156.
- DAAMS, R. A FREUDENTHAL M. (1981): Aragonian: the Stage concept versus Neogene Mammal Zones. *Scripta Geol.*, 62: 1-17, 3 figs., Leiden, November 1981.
- DAXNER-HÖCK, G., HAAS, M. A MELLER, B. (1998a). Wirbeltiere aus dem Unter-Miozän des Lignit-Tagebaues Oberdorf (Weststeirisches Becken, Österreich). 1. Fundstelle, geologischer und sedimentologischer Überblick. *Annalen des Naturhistorischen Museums Wien*, 99A: 1-11.
- DAXNER-HÖCK, G., HAAS, M. MELLER, B. A STEININGER, F. (1998b): Wirbeltiere aus dem Unter-Miozän des Lignit-Tagebaues Oberdorf (Weststeirisches Becken, Österreich). 10.

- Palökologie, Sedimentologie und Stratigraphie. Annalen des Naturhistorischen Museums Wien, 99A: 195-224.
- DECHASEUX, C. (1967): Un castoridé du Pleistocene d'Europe *Trogontherium boisvilletti*. Etude du crane-type et du moulage endocranien. Annales de Paléontologie 53: 119-162.
- DEHM, R. (1937): Über die alttertiäre Nagerfamilie Pseudosciuridae und ihre Entwicklung, N. Jahrb. Mineral., Geol., Palaontol., Beil.-Bd. 77, Abt. B. p. 268-290.
- Douglas, D. D. (1905): A Sketch of a Journey to the North-Western Parts of the Continent of North America, During the Years 1824, 5, 6, and 7. Oregon Historical Quarterly, Vol. 5, No. 1: 76-97.
- DURANTHON, F. A CAHUZAC, B. (1997): Elements de cor- relation entre echelles marines et continentales: Les donnees du Bassin d'Aquitaine au Miocene.
- DVOŘÁK, Z., MACH, K., PROKOP, J., KNOR, S. (2010): Třetihorní fauna severočeské hnědouhelné pánve. 175 str. Granit. Praha.
- EKRT, B., MIKULÁŠ, R., WAGNER, J., ČERMÁK, S., PROCHÁZKOVÁ, K., KADLECOVÁ, E., FEJFAR, O. (2016): New contribution to the palaeoichnology and taphonomy of the Ahníkov fossil site, Early Miocene, Most Basin (the Czech Republic). – Fossil Imprint, 72(3-4): 202–214, Praha. ISSN 2533-4050 (print), ISSN 2533-4069 (on-line).
- ELNITZ, A., ČADKOVÁ, Z. a DUŠEK, P. (1998): Paleogeografie terciérních sedimentů severočeské pánve. Sborník geologických věd, Geologie, 48: 19-46.
- FEJFAR, O. (1997): Biochronologie du Miocene.- Miocene Biochronology.
- FEJFAR, O. A KVAČEK, Z. (1993): Excursion No. 3. Tertiary basins in Northwest Bohemia. Paläontologische Gesellschaft, 63. Jahrestagung 21. – 26. September 1993 in Prag. 35 str. Univerzita Karlova, Česká geologická společnost. Praha.
- FEJFAR, O., RUMMEL, M. A TOMIDA, Y., (1998): New eomyid genus and species from the early Miocene (MN zones 3-4) of Europe and Japan related to *Apeomys* (Eomyidae, Rodentia, Mammalia) - in: Tomida, Y., Flynn, L. J. & Jacobs, L. L. (eds.) - Advances in Vertebrate Paleontology and Geochronology - National Science Museum Monography 14: 123-143, Tokyo.

- FEJFAR, O., DVORÁK, Z. A KADLECOVÁ, E. (2003): New record of Early Miocene (MN 3a) mammals in the open brown coal pit Merkur, North Bohemia, Czech Republic - in: Reumer, J. W. F. & Wessels, W. (eds.) – Distribution and migration of tertiary Mammals in Euroasia. Avulome in honour of Hans de Bruin, Deinsea10: 163-182 [ISSN 0923-9308] Published 1 December 2003.
- FILHOL, H (1879, 1881): Étude des Mammifères fossiles de Saint Gerand le Puy (Allier). Annales des Sciences Geologiques, 10-11: 1-253 et 1-86; Paris.
- FISCHER DE WALDHEIM, G.(1809): Lettre à Son Excellence Monsieur le Comte Alexandre de Strogonof, sur le *Trogontherium*, animal fossile et inconnu, de son cabinet. Imprimerie de l'Université, Moscow, 11 p. + 1 pl.
- FLYNN, L. J. A JACOBS, L. L. (2008): Castoroidea. In: Janis CM, Gunnell GF, Uhen MD, editors. Evolution of tertiary mammals of North America volume 2: small Mammals, Xenarthrans, and Marine Mammals. Cambridge University Press; New York: 2008. pp. 391–405.
- FOSTER, J. W. (1838): Description of *Castoroides ohioensis*. Second. Rep. Geol. Of Ohio, 80-83, fig. 140.
- FOSTOWICZ-FRELIK L. (2008): First record Of *Trogontherium cuvieri* (Mammalia. Rodentia) from the middle Pleistocene of Poland and review Of the Geodiversitas. 30(4): 765-778.
- FRAZEN, J. L. A STORCH, G.(1975): Die Unterpliocene (Turolische) Wirbeltier Fauna von Dorn-Dürkheim, Rheinhessen (SW Deutschland). 1 - Entdeckung, Geologie, Mammalia: Carnivora, Proboscidea, Rodentia. Fouilles 1972-1973. - Senckenbergiana Lethaea, 56 (4-5): 233-303; Frankfurt am Main.
- FREUDENBERG, H., (1941): Die oberoligocänen Nager von Gaimersheim bei Ingolstadt und ihre Verwandten.- Palaeontographica, A, 92:99-164,4 pis.
- GARCÍA-ALIX, A. A MINWER-BARAKAT, R., MARTÍN-SUÁREZ.(2007): The southernmost record of fossil Castoridae (Mammalia, Rodentia) in Europe. Departamento de Estratigrafía y Paleontología, Universidad de Granada, Avda. Fuentenueva s/n, E-18071 Granada (Spain), NL-2300 RA Leiden (The Netherlands).
- GEOFFROY, E., (1833): Revue encyclopédique, 59:95.

- GERVAIS, P. M. (1852): Zoologie et paléontologie française (animaux vertébrés). 271 p. p.
- GERVAIS, P. M. (1859): Zoologie et Paléontologie Française. (Animaux vertébrés) Premièrepartie : Mammifères. 2. Edition. 544pp. Arthur Bertrand, Paris.
- GINSBURG, L. (1967): Une faune de Mammifères dans l'Helvétien marin de Sos (Lot-et-Garonne) et de Rimhez (Landes) Bull. Soc. géol. de France (7), IX, 1967, p. 5-18.
- GINSBURG, L. (1971): Sur l'évolution des *Steneofiber* (Mammalia, Rodentia) en France. Comptes Rendus Académie des Sciences, Paris, Série D273: 2159–2161.
- GINSBURG, L. (1988): La faune de Mammifères des sables miocènes du synclinal d'Esvers (Val-de-Loire). Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Série II 207: 319–322.
- GINSBURG, L. (2001): Les faunes de mammifères terrestres du Miocène moyen des Faluns du bassin de Savigné-sur-Lathan (France). Geodiversitas 23 (3) : 381-394.
- GINSBURG, L., CHENEVAL J., JANVIER P., POUIT D. A SEN S. (2000): Les Vertébrés des sables continentaux d'âge orléanien inférieur (MN 3) de Mauvières à Marcilly-sur-Maulne (Indre-et-Loire), La Brosse à Meigné-le-Vicomte (Maine-et-Loire) et Chitenay (Loir-et-Cher). Geodiversitas 22 (4) : 597-631.
- GIRSCH, S., MUNK, W. A ZIEGLER R. (2010): The first record of a beaver – *Trogontherium* (*Euroxenomys*) *minutum* in the Höwenegg fauna (Miocene, southern Germany). Palaeodiversity 3: 235–239; Stuttgart 30 December 2010.
- GRAY, J. E., (1821): On the natural arrangement of vertebrate animals. London Medical Repository, 15: 296–310.
- HEISSIG, K. A FEJFAR, O. (2013): Die Säugetiere aus dem Untermiozän des Chomutov Beckens – L. Chalicotheriidae (Mammalia, Perissodactyla). Acta Musei Nationalis Pragae. Series B – Historia Naturalis, vol. 69, 2013, no.1–2, pp. 7-64.
- HEMPRICH, W. F., (1820): Grundriß der Naturgeschichte für höhere Lehranstalten. August Rükker, Berlin, & Friedrich Volke, Wien, 432 pp.
- HOFMANN, A. (1893): Die Fauna von Göriach.-Abh. K. - k.geol. Reichsanst., 15: 1-87, 1 fig., 17 pl.

- HUGUENEY, M. (1975): Les Castorides (Mammalia, Rodentia) dans l'Oligocene d'Europe. In: Colloques Internationaux du CNRS (eds.), 218: 791-804; Paris.
- HUGUENEY, M. (1999): Family Castoridae, p. 281–300. In G. E. Rössner and K. Heissig (eds.), The Miocene Land Mammals of Europe. Pfeil, München, 515 p.
- HUGUENEY, M., DURANTHON, F. (2012). Les Castoridae (Rodentia) de Sansan. In: Peigne, S., Sen, S. eds. Mammifères de Sansan. Museum national d'Histoire naturelle, Paris, 203, 95-118.
- HUGUENEY, M. A ESCUILLIE, F. (1995): K-strategy and adaptative specialization in *Steneofiber* from Montaignu- le-Blin (dept. Allier, France; Lower Miocene, MN 2a, ± 23 Ma): first evidence of fossil life-history strategies in castorid rodents. *Palaeogeography, Paleoclimatology, Palaeoecology*, 113: 217-225; Amsterdam.
- HUGUENEY, M. A ESCUILLIE, F. (1996): Fossil evidence for the origin of behavioral strategies in early Miocene Castoridae, and their role in the evolution of the family. *Palaeobiology*, 22 (4): 507-513; Chicago.
- IVANOV, M. (2002): The oldest known Miocene snake fauna from Central Europe: Merkur–North locality, Czech Republic. *Acta Palaeontologica Polonica* 47 (3): 513–534.
- JÁNOS, H. (2000): Korai miocén hód *Steneofiber depereti* MAYET, 1908 előfordulása Zagyvapálfalván. XXIV. KÖTET A NÓGRÁD MEGYEI MÚZEUMOK ÉVKÖNYVE 2000 TERMÉSZETTUDOMÁNY NATURWISSENSCHAFT.
- KACHLÍK, V. (2003): Geologický vývoj České republiky. SURAO Praha.
- KADLECOVÁ, E., KOČÍ, T., EKRT, B. (2013): Předběžná zpráva o měkkýší fauně z lokality Ahníkov II (doly Nástup Tušimice) v mostecké hnědouhelné pánvi [Preliminary report on molluscan fauna from locality Ahníkov II (Nástup Tušimice Pit) in Brown Coal Most Basin (North Bohemia, Lower Miocene, Eggenburgian)]. – *Zprávy o geologických výzkumech* v roce 2012, 46: 173–177.
- KAUP, J. (1832): Beschreibung dreyer Gattungen urweltlicher Nager des Zoologischen Museums zu Darmstadt welche von den jetzt lebenden Genera verschieden sind, 992-996; Leipzig, Isis von Oken.

- KEMP, O., BOLLIGER, T., KÄLIN, D., ENGESSER, B. A MATTER, A. (1997): New magnetostratigraphic calibration of Early to Middle miocene mammal biozones of the North Alpine foreland Basin.
- KORTH, W. W. (1994): The Tertiary records of Rodents in North America. - In: STEHLIN, F. G. & JONES, D. S. (eds.): Topics in Geobiology, 12: 319 p.; New York.
- KORTH, W. W. (1996): A new genus of beaver (Mammalia: Castoridae: Rodentia) from the Arikareean (Oligocene) of Montana and its bearing on castorid phylogeny. Ann. Carnegie Mus. 65: 167–179.
- KORTH, W. W. (1998). A new beaver (Rodentia, Castoridae) from the Orellan (Oligocene) of North Dakota. Paludicola 1: 127–131.
- KORTH, W. W. (2001): A new species of *Anchitheriomys* (Rodentia, Castoridae) and a review of the anchitheriomysine beavers from North America. Paludicola 3: 51–55.
- KORTH, W. W. (2002): Comments on the systematics and classification of the beavers (Rodentia, 787 Castoridae). Journal of Mammalian Evolution 8:279-296.
- KORTH, W. W. (2004): Beavers (Rodentia, Castoridae) from the Runningwater Formation (early Miocene, early Hemingfordian) of western Nebraska. Annals of Carnegie Museum, 73:61–71.
- KORTH, W. W. A EMRY, R. J. (1997): The skull of *Anchitheriomys* and a new subfamily of beavers (Castoridae, Rodentia). - Journal of Paleontology, 71 (2): 343-347; Lawrence.
- KORTH W. W. A RYBCZYNSKI N. (2003): A new unusual castorid (Rodentia) from the earliest Miocene of Nebraska. Journal of Vertebrate Paleontology, 23:477–508.
- KORTH W. W., BAILEY B. E., (2006): Earliest castoroidine beaver (Rodentia, Castoridae) from the late Arikareean (early Miocene) of Nebraska. 9 pp. Annals of Carnegie Museum 75(4): 237-245.
- Korth W. W. a Samuels J. X. (2015): New rodent material from the John Day formation (Arikareean, middle oligocene to early miocene) of Oregon. Annals of Carnegie Museum, 83(1), May 15 2015: 19-84.

- KOWALSKI K. (1967): Rodents from the Miocene of Opole. *Acta Zoologica Cracoviensia* 12: 1–18.
- KRETZOI, M. (1974): Wichtigere Streufunde in der Wirbeltiersammlung der Ungarischen Geologischen Anstalt. *Magyar Allami Földtani Intézet Évi Jelentése, Alkalmi Kiadványa* 1974: 415–429.
- KVAČEK Z., RAJCHL M., BÖHME M., DVOŘÁK Z., MACH K., PROKOP J., KONZALOVÁ M. (2004): Early Miocene freshwater and swamp ecosystems of the Most Basin (northern Bohemia) with particular reference to the Bílina Mine section *Journal of the Czech Geological Society*, volume 49 (2004), issue 1-2, 1 – 40.
- KUSS, S. E. (1960): Eine neuentdeckte Säugetierfauna aus dem Aquitan von Büchelberg in der Pfalz. - *Notizblatt des Hessischen Landesamtes für Bodenforschung zu Wiesbaden*, 88: 29-62; Wiesbaden.
- LAVOCAT, R. (1951): Révision de la faune des Mammifères oligocènes d'Auvergne et du Velay. *Sciences et Avenir*, Paris: 1-150, 26 pis.
- LARTET, E. (1851): Notice sur la colline de Sansan. 45 pp. J. – A. Portes, Auch.
- LEPSIUS, G. R. (1883): Das Mainzer Becken geologisch beschrieben. 181 S.; Darmstadt: Verlag von A. Bergsträsser.
- LEIDY, J. (1858): Notice of remains of extinct Vertebrata from the valley of the Niobrara River, collected during the exploring expedition of 1857, in Nebraska, under the command of Lieut. G. K. Warren, U. S. Topographic Engineer, by Dr. V. F. Hayden. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences*, Philadelphia 1858: 20–29.
- LEIDY, J. (1869): The extinct mammalian fauna of Dakota and Nebraska. *Jour. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, ser. 2, vol. 7, vii + 472 pp., pls. 1-30.
- LI, L., LI Q., LU, X., NI, X. (2017): Morphology of an Early Oligocene beaver *Propalaeocastor irtyshensis* and the status of the genus *Propalaeocastor*. *PeerJ Preprints* 5:e2926v1 <https://doi.org/10.7287/peerj.preprints.2926v1>
- LINNAEUS, C. (1758): *Systema naturae*. 10th ed. Vol. 1. Salvii, Holmiae: 1–824. 823 pp. Laurentii Salvii, Stockholm.

- LOPATIN, A. V. (2003): The revision of the Early Miocene beavers (Castoridae, Rodentia, Mammalia) from the North Aral region. *Russian Journal of Theriology*. 2003;2:15–25.
- LOPATIN, A. V. (2004): Early Miocene small mammals from the north Aral region (Kazakhstan) with special reference to their biostratigraphic significance. *Paleontological Journal*. 2004;38:S217 – S323.
- LYTSHEV, G. F. A AUBEKEROVA P. A. (1971): [Fossil beavers of Kazakhstan] // *Materialy po Istorii Fauny i Flory Kazakhstana*. T. 5. P. 12-33 [in Russian].
- LYTSHEV, G. F., (1973): *Klassifikatsiya semeistva Castoridae* [Classification of the family Castoridae], 26 p. Alma-Ata, Kazakhstan. (in Russian).
- LYTSHEV, G. F. A N. S. SHEVYREVA (1994): Beavers (Castoridae, Rodentia, Mammalia) from Middle Oligocene of Zaissan Depression (Eastern Kazakhstan). Moscow: Nauka. In *Paleoteriologiya, Woprosi Teriologii*: 79–106.
- MACDONALD, J. R. (1963): The Miocene faunas from the Wounded Knee Area of Western South Dakota. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 125:139-238.
- MALKOVSKÝ, M A KOL. (1985): *Geologie severočeské hnědouhelné pánve a jejího okolí*. 424 str. Academia. Praha.
- MARTIN, L. D. (1987): Beavers from the Harrison formation (early Miocene) with revision of *Euhapsis*. - In: Martin J. E. & Ostrander, G. E. (eds.): *Papers on Vertebrate Paleontology in honor of M. Green*. - *Dakoterra*, 3: 73-91; Rapid City.
- MAYDA, S. (2008): Sabuncubeli (Manisa) erken miyosen memeli faunasının sistematiği ve biyostratigrafisi. *EGE ÜNİVERSİTESİ FEN BİLİMLERİ ENSTİTÜSÜ* (Ege Üniversitesi, 2008).
- MAYHEW, D. F. (1978): Reinterpretation of the extinct beaver *Trogontherium* (Mammalia, Rodentia). *Philosophical Transactions of the Royal Society London B* 281(983): 407–438.
- MAYET, L. (1908): Étude des mammifères Miocènes des sables de l'Orléanais et des faluns de la Touraine. - *Annales de l'Université de Lyon, Nouvelle Serie*, I (24): 1-336; Lyon.
- MCKENNA, M. C., A BELL, S. K. (1997): *Classification of mammals above the species level*. New York: Columbia University Press.

- MEIN, P., (1975): Resultats du Groupe de Travail des Vertebres. Report on activity of the R. C. M. N. S. Working groups. — Bratislava, 77-81.
- MEIN, P., (1979): Rapport d'activite du groupe de travail vertebres. Mise a jour de la biostratigraphie du Neogene basee sur les mammiferes. — Ann. Geol. Pays Hellen., H. S., 7th Intern. Congr. Mediterr. Neogene, Athens, 1979, 3: 1367 – 1372.
- MENNECART, B. (2012): The Ruminantia (Mammalia, Cetartiodactyla) from The Oligocene to the Early Miocene of Western Europe. Présentée à la Faculté des Sciences de l'Université de Fribourg (Suisse) pour l'obtention du grade Doctor rerum naturalium systematics, palaeoecology and palaeobiogeography. France.
- MEYER, H. VON (1838): Mittheilungen an Professor Bronn gerichtet. Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, 1838: 413-418; Stuttgart.
- MEYER, H. VON (1846): Mittheilungen an Professor Bronn gerichtet. Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefakten-Kunde, 1846: 462–476.
- MEYER, H. VON (1856-1858). Schildkröten und Säugetiere aus der Braunkohle vom Turnau in Steiermark. - Palaeontographica, 6, 50-53, Cassel.
- MILLER, G., GIDLEY S., JAMES W. (1918): Synopsis of the supergenerie groups of rodents. Journal of the Washington Academy of Sciences. Washington [etc., Washington Academy of Sciences] 431 – 448.
- MIKULÁŠ, R., DVOŘÁK, Z., PEK, I. (1998): Lamnivorichnus vulgarisigen. et isp. nov.: traces of insect larvae in stone fruits of hackberry (Celtis) from the Miocene and Pleistocene of the Czech Republic. – Journal of the Czech Geological Society, 43(4): 277–280.
- MIKULÁŠ, R., KADLECOVÁ, E., FEJFAR, O., DVOŘÁK, Z. (2006): Three New Ichnogenera of Biting and Gnawing Traces on Reptilian and Mammalian Bones: A Case Study from the Miocene of the Czech Republic. Ichnos. 13 (3): 113-127.
- MIKULÁŠ, R., DVOŘÁK, Z. (2010): Possible crocodylian bite traces, Miocene of the Most basin (Czech Republic). New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin. 51: 191-194.
- MÍSAŘ, J. (1983): Regionální geologie ČSSR I. - Český masiv, SNTL Praha.

- MISONNE, X. (1957): Mammifères oligocènes de Hoogbutsel et Hoeleden: I. Rongeurs et Ongulés. Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique 33(51): 1–16.
- MLÍKOVSKÝ, J. (ed., 1996a): Tertiary avian localities of Europe. – Acta Universitatis Carolinae, Geologica 39:517–848.
- MLÍKOVSKÝ, J. (1996b): Tertiary avian faunas of Europe. IN: MLÍKOVSKÝ, J. (ed., 1996a): Tertiary avian localities of Europe. – Acta Universitatis Carolinae, Geologica 39: 777–818.
- MLÍKOVSKÝ J., (1998): Vertebrates from the Early Miocene lignite deposits of the opencast mine Oberdorf (Western Styrian Basin, Austria): 4. Aves. – Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien (A) 99: 39-42.
- MLÍKOVSKÝ J., (2000): Early Miocene quails (Aves: Phasianidae) from Saint-Gérard-le-Puy, France. – Časopis Národního muzea, Řada Přírodovědná 169: 91-96.
- MÖRS T, STEFEN, C. (2010): The castorid *Steneofiber* from NW Germany and its implications for the taxonomy of Miocene beavers. Acta Palaeontologica Polonica 55: 189–198.
- MÖRS, T., TOMIDA, Y. A KALTHOFF, D. C., (2016): A new large beaver (Mammalia, Castoridae) from the Early Miocene of Japan. Journal of Vertebrate Paleontology 36 (2): e1080720. <http://dx.doi.org/10.1080/02724634.2016.1080720>external link.
- MURELAGA, X., ASTIBIA, H., SESÉ, C., SORIA, D., PEREDA-SUBERBIOLA X.(2004): Mamíferos del Mioceno inferior de las Bardenas Reales de Navarra (Cuenca del Ebro, Península Ibérica). Munibe 55, 7–102.
- NEDOMOVÁ J. (2003a): *Trogontherium cuvieri* Fischer, 1809 (Rodentia, Mammalia) im mittelböhmischen Pleistozän. – Acta Universitatis Carolinae, Geologica, Praha, 47 (1-4): 87–90.
- NEDOMOVÁ J. (2003b): Revision of the genus *Castor* Linnaeus, 1758 (Mammalia, Rodentia) from the sites of the Bohemian Karst (Koněprusy – Kobyla – Chlupáčova cave, Srbsko-Chlum – Ist a IVth caves). – Zprávy o geologických výzkumech v roce 2002, Praha: 136–139.
- NEDOMOVÁ J. (2003c): Nálezy rodu *Castor* L. a *Trogontherium* F. (čeleď Castoridae, Rodentia, Mammalia) z lokality Chlum u Srbska. – Sborník vědeckých prací Vysoké školy

- báňské-Technické univerzity Ostrava, Řada hornicko-geologická, Ostrava, 49 (mimořádné č.): 103–104.
- NEDOMOVÁ, J. (2004): Předběžná zpráva o rodu *Steneofiber* (Mammalia, Rodentia) z terciérní lokality Dolnice (Chebská pánev) /Preliminary study of the genus *Steneofiber* (Mammalia, Rodentia) from the Tertiary period locality of Dolnice (The Basin of Cheb)/. – *Zprávy o geologických výzkumech v r. 2003*: 89–90.
- NEWTON, E. T. (1882): The vertebrata of the Forest Bed Series of Norfolk and Suffolk. *Memoirs of the Geological Survey of the United Kingdom*: 1-143 + xix.
- NEWTON, E. T. (1890). On some new mammals from the Red and Norwich Craggs. *Q. Jl geol. Soc. Lond.* 46 : 444-453, pi. 18.
- NEWTON E. T. (1892): On a skull of *Trogontherium cuvieri* from the Forest Bed of East Runton near Cromer. *Transactions of the Zoological Society of London* 13: 165-175.
- PEŠEK, J. A KOL. (2010): Terciérní pánve a ložiska hnědého uhlí České republiky. 438 str. Česká geologická služba. Praha.
- POMEL, A. (1847): Note sur des animaux fossiles découverts dans le département de l'Allier (addition au Mémoire sur la géologie paléontologique etc. *Bulletin de la Société géologique de France* 4: 378–385.
- POMEL, A. (1853): Catalogue méthodique et descriptif des Vertébrés fossiles découverts dans le Bassin hydrographique supérieur de la Loire et surtout de son principal affluent, l'Allier. - J.B. Baillière, Paris.
- PRIETO, J., ANGELONE, C., CASANOVAS-VILAR, I., GROSS, M., HIR, J., VAN DEN HOEK OSTENDE, L.W. , MAUL, L. C. A VASILYAN, D. (2014): The small mammals from Gratkorn: an overview. -*Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* 94: 135-162.
- RADULESCO, C. & SAMSON P. (1967). - Sur un nouveau cerf mégacérin du Pleistocène moyen de la dépression de Brasov (Roumanie): *Geologica Romana*, 6, pp. 317-344.
- RADULESCO C., SAMSON M. (1972): Nouvelles données sur les Castorides (Rodentia, Mammalia) du Villafranchien inférieur de la Dépression de Brasov (Roumanie). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, Monatshefte*, 2: 95-106.

- ROGER, O. (1898): Wirbeltierreste aus dem Dinotheriensande der bayerisch-schwäbischen Hochebene. XXX. Teil. Bericht des Naturwissenschaftlichen Vereins für Schwaben and Neuburg, 33ter Bericht, 1-46.
- RÖGL, F. (1996): Stratigraphic Correlation of the Paratethys Oligocene and Miocene. - Mitteilungen der Gesellschaft der Bergbaustudenten Österreichs, 41: 65-73; Wien.
- RYBCZYNSKI, N. (2007): Castorid phylogenetics: implications for the evolution of swimming and tree-exploitation in beavers. *Journal of Mammal Evolution* 14:1-35.
- RYBCZYNSKI, N. , ROSS, E. M. , SAMUELS, J. X., KORTH, W. W. (2010): Re-Evaluation of *Sinocastor* (Rodentia: Castoridae) with Implications on the Origin of Modern Beavers. *PLoS ONE* 5(11): e13990. doi:10.1371/journal.pone.0013990
- SABOL, M., FEJFAR, O., HORÁČEK, I., ČERMÁK, S. (2007): The Early Miocene micromammalian assemblage from Mokrá – 1/2001 Turtle Joint site (Moravia, Czech Republic) – preliminary results.
- SACH, V. J. A HEIZMANN, E. P. J. (2001): Stratigraphie und Säugetierfaunen der Brackwassermolasse in der Umgebung von Ulm (Südwestdeutschland). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B* 310: 1–95.
- SAMSON, P., RADULESCO, C. (1973):Remarques sur l'évolution des Castoridés (Rodentia, Mammalia). In Colloque national de Spéléologie, Cinquantenaire de l'Institut de Spéléologie "Émile Racovitza". *Acad Rep Social Rom, Bucarest*: 437-449.
- SAMUELS, J. X., VAN VALKENBURGH, B. (2008): Skeletal Indicators of Locomotor Adaptations in Living and Extinct Rodents. *Journal of Morphology* 269: 1387–1411.
- SAMUELS, J. X., VAN VALKENBURGH, B. (2009): Craniodental adaptations for digging in extinct burrowing beavers. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 254–268.
- SCHLOSSER, M. (1884):Die Nager des europäischen Tertiärs nebst Betrachtungen über die Organisation und die geschichtliche Entwicklung der Nager überhaupt. *Palaeontographica*, 31:19–162.
- SCHLOSSER, M. (1902): Beiträge zur Kenntnis der Säugethierreste aus den Süddeutschen Bohnerzen. - *Geologische und Palaeontologische Abhandlungen*, 5 (3): 1-144; Berlin, Jena.

- SCHREUDER, A. (1929): *Conodontes (Trogontherium)* and *Castor* from the Tegelian Clay compared with Castoridae from others localities. Archives du Musee Teyler, 6 (3): 99-321; Haarlem.
- SCHREUDER, A. (1931): *Conodontes, Trogontherium,* and the other Castoridae. Paläontologische Zeitschrift 13: 148-176.
- SCHLUNEGGER, F., BURBANK, D. W, MATTER, A., ENGESSER, B. A MÖDDEN, C. (1996): Magnetostratigraphic calibration of the Oligocene to Middle Miocene (30- 15 Ma) mammal biozones and the depositional sequences of the Swiss Molasse Basin. Eclogae Geologicae Helvetiae, 89: 753-788; Basel.
- SEEHUBER, U. (2008): Litho- und biostratigraphische Untersuchungen in der Oberen Süßwassermolasse in der Umgebung von Kirchheim in Schwaben. 277 pp. Unpublished Ph.D. thesis, Universität München, Munich.
- SEN, S. (1997): Magnetostratigraphic calibration of the Neogene mammal chronology. - Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 133: 181-204; Amsterdam.
- SEN, S. (2016): Rodents, lagomorphs and insectivores, in Sen S. (ed.), Late Miocene mammal locality of Küçükçekmece, European Turkey. Geodiversitas 38 (2): 299-314.
- SIMPSON, G. G. (1945): The principles of classification and a classification of Mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 85, New York.
- STEHLIN, H. G. (1914: Übersicht über die Säugetiere der schweizerischen Molasseformation, ihre Fundorte und ihre stratigraphische Verbreitung. - Verh. Naturf. Ges. Basel, 25:179-202.
- STEHLIN, H. G. A SCHAUB, S. (1951): Die Trigonodontieder simplicidentaten Nager. - Schweizerische Paläontologische Abhandlungen, 67: 1-385; Basel.
- STEFEN, C. (1997): *Steneofiber eseri* (Castoridae, Mammalia) von der Westtangente bei Ulm im Vergleich zu anderen Biberpopulationen. Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, 255:1-78.
- STEFEN, C. (2001): *Steneofiber castorinus* and/or *Steneofiber eseri* and the Miocene radiation of Tertiary beavers in Europe, 91-99. In: Czech, A. & Schwab, G. (eds): The European beavers in a new millennium. Proceedings of 2nd European Beaver Symposium, 27. - 30. Sept. 2000, Bia³owieza, Poland. Carpathian Heritage Society, Kraków.

- STEFEN, C. (2005): Description of the cranial morphology of the Early Miocene beaver *Steneofiber castorinus*. Neues Jahrbuch für Mineralogie und Paläontologie Monatshefte 2005: 577–596.
- STEFEN, C. (2009): Intraspecific variability of beaver teeth (Castoridae: Rodentia). Zoological Journal of the Linnean Society, 155:926–936.
- STEFEN, C. (2011): A Brief Overview of the Evolution of European Tertiary Beavers. Baltic Forestry, 17 (1), 148–153.
- STEFEN, C. (2014): Cranial morphology of the Oligocene beaver *Capacikala gradatus* from the John Day Basin and comments on the genus. Palaeontologia Electronica Vol. 17, Issue 1;25A; 29p.
- STEFEN, C. A MÖRS, T. (2008): The beaver *Anchitheriomys* from the Miocene of Central Europe. Journal of Paleontology 82: 1009–1020.
- STEFEN, C., RUMMEL, M. (2003): *Trogotherium (Euroxenomys) minutum* (Castoridae: Mammalia) from Petersbuch 50, Miocene, South Germany. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abh., 1, 11-34.
- STEININGER, F. F. (ed.) (1998): The Early Miocene lignite deposit of Oberdorf N Voitsberg (Styria, Austria). Jahrbuch der Geologischen Bundesanstalt, 140, 395±496.
- STEININGER, F. F., BERGGREN, W B., KENT, D. V, BERNOR, R. L, SEN, S. A AGUSTI, J. (1996): Circum Mediterranean Neogene (Miocene and Pliocene) marine-continental Chronologie correlations of European mammal units and zones.
- STEININGER, F. F. & PILLER, W. E. (1999): Empfehlungen (Richtlinien) zur Handhabung der stratigraphischen Nomenklatur. Frankfurt a. M - Courier Forschungsinstitut Senckenberg, 209: 1-19.
- STIRTON, R. A. (1935): A review of tertiary beavers. University of California Publications, Geological Science, 23:391–458.
- THALER, L. (1966): Les Rongeurs fossiles du Bas-Languedoc dans leurs rapports avec l'histoire des faunes et la stratigraphie du Tertiaire d'Europe. Mémoires du Museum National d'Histoire Naturelle de Paris 17:1–295.

- TOBIEN, H. (1975): Zur Gebissstruktur, Systematik und Evolution der Genera *Piezodus*, *Prolagus* und *Ptychoprolagus* (Lagomorpha, Mammalia) aus einigen Vorkommen im jüngeren Tertiär Mittel- und Westeuropas. - Notizbl. hess. L. Amt. Bodenforsch., 103:103-186.
- ULRYCH, J., PIVEC, E. (1997): Age-related contrasting alkaline volcanic series in North Bohemia. - Chem. Erde, 5, 311-336.
- ÜNAY, E. (1976): The remains of *Steneofiber jaegeri* Kaup (Rodentia, Mammalia) found in the Çanakkale Region. Bulletin Mineral Resources Exploration Institute Turkey 86: 95–100.
- ÜNAY, E., 1977, Çatakbağyaka, Üst Miyosen Steneofiberleri (Rodentia, Mammalia). TJK Bülteni. 20 (1): 69-72.
- ÜNAY-BAYRAKTAR, E. (1989): Rodents from the Middle Oligocene of Turkish Thrace. Utrecht Micropal. Bull, spec. publ. , 5: 1-119, II fig., 11 pl.
- VAN DER MEULEN, A. J., GARCIA-PAREDES, I., ÁLVAREZ-SIERRA, M. A., OSTENDE, L.W.V., HORDIJK, K., OLIVER, A., LOPEZ-GUERRERO, P., HERNANDEZ-BALLARIN, V., A PELÁEZ-CAMPOMANES, P. (2011): Biostratigraphy or biochronology? Lessons from the Early and Middle Miocene small Mammal Events in Europe. Geobios 44: 309–321.
- VEJVALKA, J. (1997): Obojživelníci (amphibia: caudata, salientia) a plazi (reptilia: lacertilia, choristodera) miocénní lokality Merkur - sever (Česká republika). Diplomová práce, Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy. Praha.
- VIRET, J. (1925): Sur la faune de rongeurs de Saint-Gérand-le-Puy (Allier). *Comptes Rendus Académie des Sciences*, Paris 181: 337–339.
- VIRET, J. (1929): Les faunes de mammifères de l'Oligocene supérieur de la Limagne Bourbonnaise. *Annales de l'Université de Lyon, Nouvelle série*, 47: 1-328.
- WINGE, H. (1887): Jordfundneognulevende Gnavere (Rodentia) fra Lagoa Santa, Minas Geraes, Brasilien. *E Museo Lundii* 1(3). Kjøbenhavn: H. Hagerup. 200 pp.
- WOOD, A. E. (1955): A revised classification of the rodents. *Jour. Mammal.*, vol. 36, pp. 165-187.

WU, W., MENG, J., YE, J. A NI, X. (2004): *Propalaeocastor* (Rodentia, Mammalia) from the Early Oligocene of Burqin Basin, Xinjiang. Published by the American museum of natural history Central park west at 79H street, New York, NY 10024 Number 3461, 16 pp., 4 figures, 1 table.

XU, X. (1994): Evolution of Chinese Castoridae. - In: LI, C. K., TOMIDA, Y, SETOGUCHI, T. (eds.): Rodent and Lagomorph families of Asian origin and diversification. - Natural Science Museum Monographs, 8: 77- 97; Kyoto.

XU, X. (1996): Castoridae. The Terrestrial Eocene-Oligocene Transition in North America 412-432.