

Stránská skála jeskyně: glacialní společenstvo hlodavců (Rodentia) ze staršího středního pleistocenu

Early Middle Pleistocene glacial community of rodents (Rodentia): Stránská skála cave (Czech Republic)

Jiří KUČERA, Zdeňka SŮVOVÁ & Ivan HORÁČEK

katedra zoologie PFF University Karlovy v Praze, Viničná 7, CZ–128 43 Praha 2, Česko;
horacek@natur.cuni.cz

došlo 11. 12. 2009

Abstract. A small mammal assemblage from the Stránská skála cave in Brno (about 200 m from the famous section Stránská skála 1) is reported. The assemblage (MNI=175) was obtained from sedimentary infill underlying the surface bone deposit of *Ursus deningeri*. Although it exhibits structural features typical of Central European assemblages of the Vistulian LGM age (mass predominance of *Microtus gregalis*, *M. arvalis*, *Dicrostonyx*, presence of *Lemmus*, *Citellus*, *Cricetus*, *Ochotona*, absence of demanding elements, etc.), it shows considerable differences from them. First, some of the respective clades are represented by phenotypic grades (or chronospecies) characteristic of their Late Biharian and/or early Middle Pleistocene populations (*Dicrostonyx simplicior*, *Microtus gregaloides-hintoni*, *M. arvalidens*, *M. coronensis* phenotypes, etc.). Second, the dominant elements of the assemblage, viz. *Microtus gregalis*, *M. arvalis* and *M. oeconomus/ratticepodes*, examined by detailed morphometric analyses (using a series of metric and non-metric variables) and multivariate comparisons, revealed highly significant differences from the Vistulian populations, and in some stratigraphically significant characters (such AC/L ratio) they are below the range of Vistulian population but conform to those of the Late Biharian populations. For several reasons, contamination of the assemblage seems to be quite improbable. In conclusion, the assemblage from the Stránská skála cave seems to represent a unique record in central Europe, having rather early appearance of a derived community type specialized to pleniglacial conditions. Tentatively, we expect it to come from the early Middle Pleistocene age, supposedly MIS 16 or MIS 12.

Key words. Middle Pleistocene, small mammals, glacial community, palaeoecology.

ÚVOD

Střídání ledových a meziledových dob, glacialů a interglacialů, představuje nejvýznamnější faktor čtvrtohorní historie mírného pásma a určující faktor odpovědný za strukturu fauny těchto oblastí. Periodické opakování chladných výkyvů – glacialů – zásadně ovlivnilo nejen složení společenstev, zastoupení jednotlivých skupin a genetickou skladbu evropských populací (HEWITT 2000), ale i ekologické a reprodukční vlastnosti jednotlivých druhů a specifika jejich areálové dynamiky (DYNESIUS & JANSON 2002).

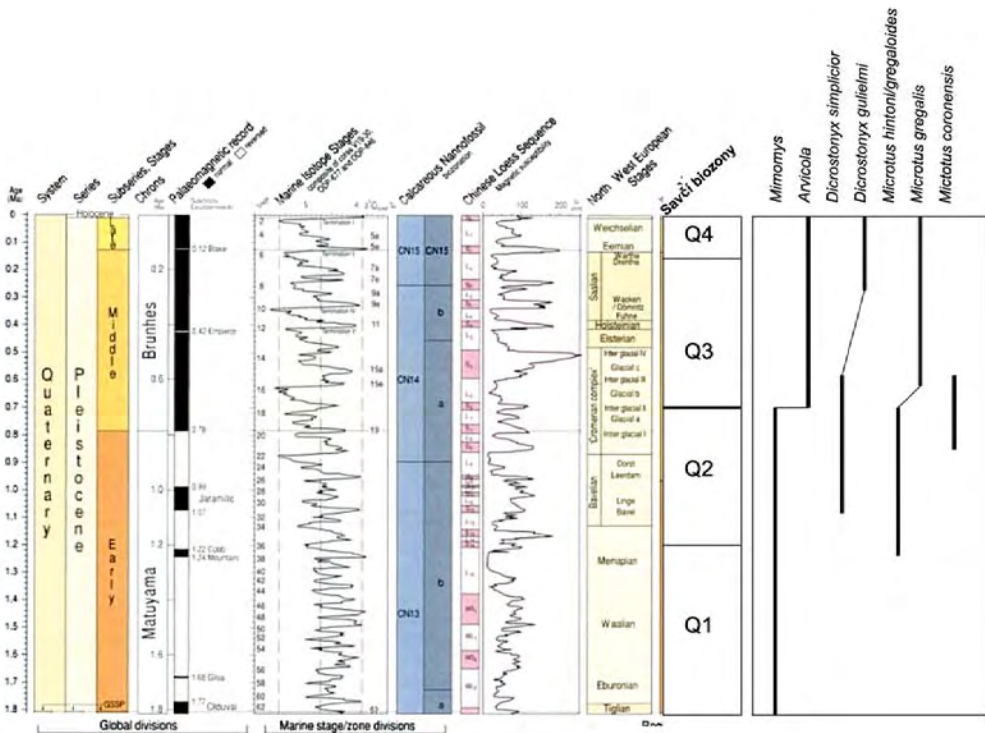
Společenstva glacialních úseků jsou charakterizována absencí náročných teplomilných a lesních prvků, v jejich skladbě dominují naopak severské a stepní prvky, které v dnešní fauně

Evropy chybí. V případě drobných zemiích savců, jde o společenstva velmi typického složení s výlučným zastoupením prvků otevřené stepní krajiny, skalních a mokřadních stanovišť s dominantním zastoupením několika druhů hrabošů, včetně lumíků rodu *Lemmus* a *Dicrostonyx*, severského hraboše úzkolebého, *Microtus gregalis*, a hraboše polního, *Microtus arvalis*, které tvoří strukturální kostru společenstva (HORÁČEK & LOŽEK 1988). Nápadným jevem jsou masové akumulace kosterních pozůstatků takovýchto společenstev v jeskyních a ve spraši – ty budily pozornost již v druhé polovině 19. století a jejich neobvyklá skladba spolu s masovým rozšířením se stala posléze jedním z nejpřesvědčivějších dokladů chladné klimatické fáze v nejmladší minulosti a jejího velkoplošného účinku (NEHRING 1890, WOLDŘICH 1880–1884). Společenstva tohoto složení, nemající obdoby v dnešní fauně palearktické oblasti, byla opakovaně nacházena v nejrůznějších částech Evropy – od Francie a Britských ostrovů přes oblast střední Evropy až po Ukrajinu a Ural a obecně jsou chápána jako jednoznačný doklad klimatického režimu glacialu. Detailní paleontologické rozbory (CHALINE 1972, NADACHOWSKI 1984, HORÁČEK & SÁNCHEZ MARCO 1984) ukázaly sice zřetelné změny ve skladbě těchto společenstev i v morfometrických charakteristikách zúčastněných taxonů v průběhu glacialu, víceméně však potvrdily tradiční interpretaci tohoto faunového fenoménu: vysoce specializovaná glacialní společenstva se v plném rozsahu ustavují až v průběhu posledního glacialního cyklu, během würmského či viselského glacialu (STORCH 1974, KURTÉN 1968).

Tuto skutečnost nepřímou dokládá rovněž skutečnost, že společenstva s glacialními rysy (např. přítomnost lumíků či *Microtus gregalis*) prokazatelně pocházejících ze starších úseků pleistocenu zcela pravidelně přinejmenším v menším podílu obsahují rovněž lesní a teplomilné prvky typu *Myodes*, *Apodemus*, *Muscardinus*, *Glis*, apod. (srv. CHALINE 1972, JÁNOŠY 1986, KOWALSKI 2001). Otázkou nicméně zůstává, zda podobný závěr skutečně odpovídá realitě resp. nakolik je poznamenán omezeností fosilního záznamu ze starších úseků pleistocenní minulosti. Zvláštní pozornost této otázce věnují HORÁČEK & LOŽEK (1988), kteří naznačují, že strukturální charakteristiky mladopleistocenních glacialních společenstev vykazuje i nezanedbatelná část vzorků středopleistocenního stáří, zatímco v souboru staropleistocenních společenstev střídání glacialních a interglacialních faun nelze ve střední Evropě doložit. Na rozdíl od poměrů staršího pleistocenu, kdy faunový vývoj charakterizuje resistentní reakce společenstev na klimatické oscilace, pro střední pleistocen předpokládají uvedení autoři spíše fluktuální reakci s přestavbou dominační struktury a výrazným podílem migrací. Ve shodě s pozdějšími interpretacemi (DYNESIUS & JANSON 2000) však předpokládají, že v průběhu středního pleistocenu postihuje uvedený vývoj jen část fauny a typická dynamika posledního cyklu s ustavením vysoce specializovaných společenstev vrcholného glacialu se zde uplatňuje jen zčásti. Uvedený závěr se opírá o absenci uvedených společenstev ve fosilním záznamu a otázka nejstarších glacialních faun zůstává tak urgentním úkolem dalšího výzkumu.

Předpoklad, že ke zlomu v areálové dynamice a reakci společenstev na klimatické oscilace dochází na počátku středního pleistocenu, podporují nepřímou také závěry současné paleoklimatologie, ukazující, že úsek na přechodu spodního a středního pleistocenu představuje jednu z velmi významných zlomových událostí v historii Země, pro níž se nyní prosazuje označení “středopleistocenní revoluce” (HEAD & GIBBARD 2005). Právě v tomto úseku dochází ke změně periodicity glacialního cyklu z amplitudy 40 tis. let s mírnými glacialy na 100 tis. let s převládajícím hlubokým glacialním režimem (srv. obr. 1).

Výzkum sedimentárního komplexu 4. sluje na Chlumu u Srbska, kde je souvislým sledem zachycena faunová hranice spodního a středního pleistocenu (biozóny Q2 s *Mimomys savini* a Q3 s rodem *Arvicola*), situuje uvedenou hranici do klimatostratigrafického stupně MIS 16



Obr. 1. Průběh kvartéru, klimatické charakteristiky a stratigrafické rozšíření vybraných klíčových taxonů hrabošů (ex HEAD & GIBBARD 2005, doplněno).

Fig. 1. A sketch of major division and climatistatigraphic correlates of the Quaternary period (from HEAD & GIBBARD 2005) supplemented with major European biozones and stratigraphic distribution of several arvicolid index species.

(HORÁČEK & LOŽEK 1988). Ve sprašových uloženinách odpovídajících tomuto stupni je doložen i fragment společenstva s jasně glacialními rysy (vrstva S04: 2 *Spermophilus dietrichi*, 1 *Mimomys savini*, 1 *Chionomys nivaloides*, 1 *Microtus coronensis*, 4 *M. hintoni/gregaloides*, 8 *M. gregalis*, 2 *Dicrostonyx simplicior* – srv. HORÁČEK & LOŽEK 1988) – v tomto případě však strukturní shoda s poměry glacialních společenstev mladšího pleistocenu není zdaleka jednoznačná a otázka nejstarší glacialní fauny zůstává tak stále otevřena. K jejímu řešení bylo proto nutné zvolit odlišný postup a provést zevrubnou revizi celého souboru dokladů pokládáných dosud za glacialní fauny mladšího pleistocenu (srv. např. HORÁČEK & SÁNCHEZ MARCO 1984). Zvýšená pozornost byla věnována přítomnosti taxonů a fenotypů v posledním cyklu neobvyklých, resp. taxonů jejichž stratigrafický výskyt do uvedeného úseku nesažá. Na základě těchto kritérií bylo ze souboru glacialních faun vyčleněno společenstvo z lokality Stránská skála jeskyně – jeho podrobný rozbor je pak předmětem této práce.



Obr. 2. Stránská skála u Brna, lokalizace klasického profilu Stránská skála 1 a lokality Stránská skála jeskyně.

Fig. 2. Stránská skála hill in Brno with localisation of the main section “Stránská skála 1” and the locality under study (Stránská skála jeskyně).

LOKALITA

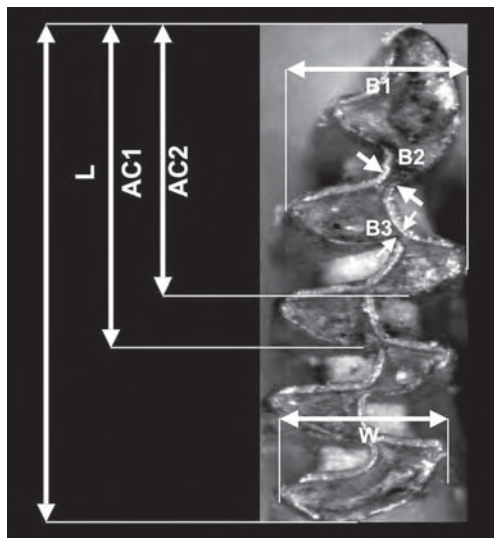
Označení “Stránská skála jeskyně” se vztahuje k lokalitě situované na západním svahu Stránské skály v Brně v prodloužení průkopu u tramvajové zastávky, zhruba 200 m severně od klasického odkryvu svahového kužele (Stránská skála 1 – srv. MUSIL 1995 aj. – viz. obr. 2). Jde o poměrně prostornou fosilní jeskyni, z větší části zaplněnou sedimenty, která byla otevřena štolou koncem 50. let minulého století. Z této doby pocházejí početné sběry kosterního materiálu medvědů rozptýleného na povrchu sedimentů, uložené ve sbírkách Moravského musea v Brně. Podle MUSILA (nepublikovaná sdělení I. HORÁČKOVÍ) nejde ovšem o mladopleistocenní formu *Ursus spelaeus*, ale o středopleistocenní taxon *Ursus deningeri* (též WAGNER, ad verb.). MUSIL (1995) tuto lokalitu uvádí rovněž pod jménem “Medvědí jeskyně na Stránské skále” a zmiňuje ji jako příklad fosilní jeskyně zachovávající doklady z velmi hluboké minulosti. Obratlovcí mikrofauna byla v uvedené lokalitě poprvé nalezena HORÁČKEM v roce 1976, v ca. 1 m hluboké sondě výplně. Tehdy získaný, spíše fragmentární materiál, byl postupně doplňován plavením sedimentů odebraných v 80. letech, kosterní materiál v těchto sběrech byl však spíše ojedinělý. Zásadní rozšíření souboru přinesla teprve revisní sondáž v rámci praktika kvartérní paleoekologie katedry zoologie PřF UK v roce 2007, která odkryla fosiliferní polohu (v hloubce ca. 1 m po povrchu výplně) a umožnila odběr a následně zpracování velkého objemu sedimentu (ca. 200 kg). Lokalita je uváděna jako Stránská skála Cave pod číslem 25 v soupisu HORÁČKA & LOŽKA (1988: 68).

MATERIÁL A METODIKA

Plavením odebraného sedimentu a mechanickou separací byl získán vzorek asi 2000 kosterních fragmentů, z nějž bylo vyčištěno 275 určitelných zubů hlodavců, reprezentujících nejméně 175 jedinců 12 druhů.

Pomocí stereomikroskopu Olympus SZX12 byl veškerý dentální materiál vyfotografován a za použití programu tpsDig2 byl dále biometricky analyzován (srv. též KNITLOVÁ 2008). Naměřené údaje a data o stavu nemetrických znaků byly uloženy do databáze pořízené v programu Microsoft Excel 2003, pro všechny výběrové soubory byly v tomto programu vypočteny i základní statistiky (AVG, min-max, StD, VAR, skeweness, kurtosis). Další výpočty byly provedeny v programu Statistica 6.0, včetně multivariačních analýz (shlukovací analýza, faktorová analýza PCA), testů normality a konfirmačních statistik (párový t-test pro jednotlivé výběrové soubory).

Stratigrafické zhodnocení a použitá stratigrafické terminologie jsou převzaty z práce HORÁČKA & LOŽKA (1988), v taxonomické interpretaci a vymezení jednotlivých i taxonů vycházíme z pojetí KOWALSKÉHO (2001). Uvedený přehled byl použit jako základní referenční zdroj rovněž pro hodnocení stratigrafického rozšíření jednotlivých taxonů. Základní biometrické znaky a terminologie hraboších molárů jsou převzaty z práce VAN DER MEULENA (1973). Rozšíření aparátu metrických proměných, stejně jako pojetí a definice nemetrických znaků vychází z práce FEJFARA & HORÁČKA (1982) a diplomových prací PřF UK poskytujících rovněž detailní biometrická data k srovnávací studii (RINGEL 1996, COPKOVÁ 2004, KREJČOVÁ 2005, SŮVOVÁ 2001, 2003). Shodně s nimi jsme na M_1 zjišťovali stav 7 metrických znaků, 12 doporučených indexů a 11 fenetických znaků (jeden z nich dvojitý), vedle nich byl metricky asnyzován rovněž materiál hraboších M^3 (3 znaky metrické, 2 indexy a 7 fenetických) a M^2 (2 metrické znaky, 1 nemetrický). Definice metrických znaků měřených na M_1 je zřejmá z obr. 3, podrobná definice nemetrických znaků včetně předefinovaných stavových škál jednotlivých znaků je k dispozici v shora zmíněných pracích (RINGEL 1996, COPKOVÁ 2004, KREJČOVÁ 2005, SŮVOVÁ 2001, 2003). Na tomto místě se omezíme jen na stručný výčet jednotlivých proměných (v topografické nomenklatuře VAN DER MEULENA 1973: L – linguální, B – bukalní, SA – salient angle, antiklinála, RA – re-entrant angle, synklinála): F1 – úroveň prohnutí synklinály LSA6, F2 – stupeň inflexe stěny LRA5, F3: hloubka BRA4, F4 – vyklenutí stěny BSA5, F5 – zúžení přední čepičky anterokonidového komplexu, vzdálenost BRA3 a LRA4, F6 – vzájemný posun vrcholů synklinál BRA3 a LRA4, F7 – míra konfluence trianglů T4 a T5 (pitymyoidní rombus), F8 – vzájemný posun



Obr. 3. Metrické charakteristiky měřené na první spodní stoličce hrabošů.
Fig. 3. Metrical variables measured on arvicolid M_1 .

vrcholů synklinál BRA2 a LRA3, F9 – anteriorní okraj sklovinového pláště (B – bukálně, L – linguálně), F10 – stupeň protažení antiklinály LSA5, F11 – stupeň protažení antiklinály BSA4. Veškerý materiál je uložen ve sbírkách katedry zoologie PřF UK.

VÝSLEDKY

Struktura společenstva

Determinací dentálního materiálu byla ve zkoumaném společenstvu prokázána přítomnost následujících druhů: *Citellus* cf. *dietrichi*, *Cricetus* cf. *cricketus*, *Allocricetus* *bursae*, *Chionomys* cf. *nivalis*, *Microtus* cf. *oeconomus*, *M.* cf. *arvalis*, *M. gregalis*, *M. arvalidens/subterraneus*, *Myodes* sp., *Lemmus* sp., *Dicrostonyx simplicior* a *Ochotona* sp. Většina druhů je zastoupena pouze malým počtem jedinců, dominantní zastoupení vykazuje pouze *Microtus gregalis* a *Microtus* cf. *arvalis*. Početností zastoupení jednotlivých druhů je shrnuto v tab. 1.

Srovnání s poměry analogických nálezových celků Viselského stáří (HORÁČEK & SÁNCHEZ MARCO 1984), resp. středopleistocenních společenstev (JÁNOSY 1969a, b, HORÁČEK 1984) poskytuje tab. 2. Ukazuje následující:

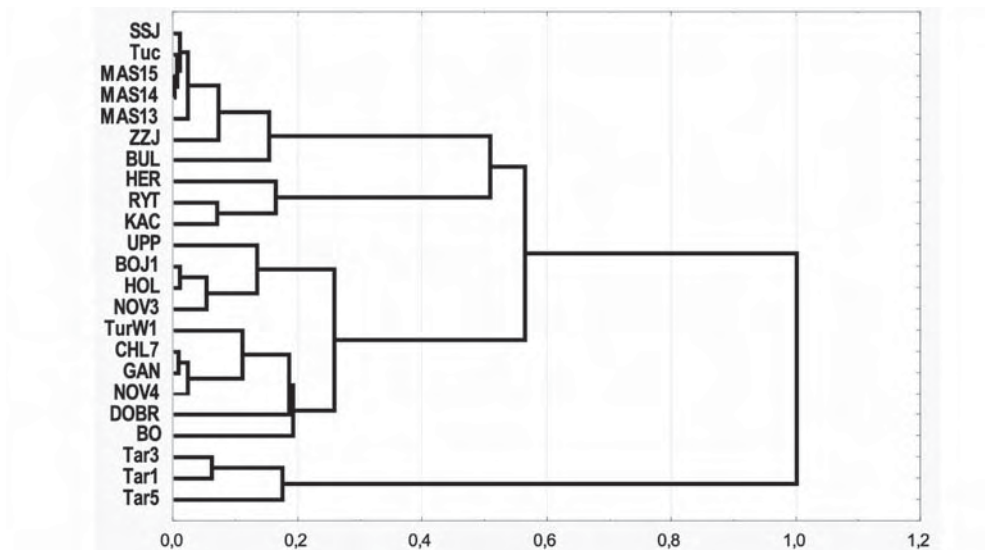
– druhovým složením (resp. zastoupením jednotlivých vývojových linií) odpovídá zkoumané společenstvo glacialním společenstvům mladšího pleistocenu resp. společenstvům úseku posledního glacialu – náročné či lesní prvky pravidelně zastoupené v typických společenstvech středního pleistocenu (Tarkő, Uppony, Dobrkovice 2, Turolid W1, resp. v dalších středopleistocenních společenstvech – srv. např. MAUL 2005), zde takřka úplně chybí (s výjimkou *Myodes*).

– dominantní struktura (procentuální podíly jednotlivých druhů) odpovídá velmi dobře společenstvům vrcholného posledního glacialu. Tyto skutečnosti jsou zřejmé rovněž z multivariačních analýz operujících s korelací dominantní struktury (obr. 4). Společenstvo ze zkoumané lokality se zde objevuje v těsném shluku s doklady z viselského pleniglacialu (LGM) jako Maštálná 15–13 či Zkamnělý zámek jeskyně, na zcela opačném pólu než středopleistocenní společenstva

Tab. 1. Výsledky determinace osteologického materiálu z lokality Stránská skála jeskyně (Rodentia, Lagomorpha partim.)

Table 1. Species composition of the determinable bone material from the Stránská skála cave: number of teeth, minimum number of individuals

taxon	počet zubů / tooth number	MNI
<i>Citellus</i> cf. <i>dietrichi</i>	3	3
<i>Cricetus</i> cf. <i>cricketus</i>	4	4
<i>Allocricetus</i> <i>bursae</i>	2	2
<i>Chionomys</i> cf. <i>nivalis</i>	1	1
<i>Microtus</i> cf. <i>oeconomus</i> / <i>ratticepoides</i>	11	7
<i>Microtus</i> <i>arvalis</i>	49	27
<i>Microtus</i> <i>arvalidens</i> / <i>M. subterraneus</i>	2	2
<i>Microtus</i> <i>gregalis</i> / <i>M. gregaloides</i> / <i>M. hintoni</i>	179	94
<i>Myodes</i> sp.	3	3
<i>Lemmus</i> sp.	4	2
<i>Dicrostonyx simplicior</i>	5	5
<i>Ochotona</i> sp.	3	3



Obr. 4. Výsledky shlukové analýzy podobnosti dominanční struktury srovnávaných společenstev (UPGMA, 1-r), srv. tab. 2.

Fig. 4. Clustering of community samples (comp. Table 2) based on dominance structure (UPGMA, 1-r). Note close relations in community structure between the assemblage under study (SSJ) and those of the Vistulian LGM.

Zkratky / Abbreviations: SSJ – Stránská skála jeskyně, Tuc – Tučín, MAS – Maštalná, ZZJ – Zkamenělý zámek jeskyně, BUL – Bulhary PKII, HER – Heroltice, Úžínová jeskyně, RYT – Rytířská jeskyně, KAC – jeskyně Nad Kačákem, UPP – Uppony, BOJ1 – Bojnice 1, HOL – Holštejská jeskyně, NOV3 – Nový, Horní jeskyně vrstva 3, NOV4 – Nový, Horní jeskyně vrstva 4, TurW1 – Turolď W1, CHL7 – Srbsko, Chlum 7, GAN – Gánovce, DOBR – Dobrkovice 2, BO – Bojnice II/1, Tar – Tarkö.

z lokality Tarkö nebo v společenstva ze závěru posledního interglacialu (Gánovce) resp. počátku glacialu (Bojnice, Chlum 7 apod.).

– druhovým složením, resp. podle podobnosti druhové skladby (obr. 5) řadí se však společenstvo Stránské skály jeskyně (SSJ), podobně jako vzorky ze středopleistocenních lokalit Tarkö a Uppony mimo shluk společenstev mladšího pleistocenu.

Naskýtá se tedy otázka, nakolik odpovídají poměrům mladopleistocenních forem i morfometrické charakteristiky jednotlivých taxonů – to je předmětem následujících odstavců.

Morfometrické charakteristiky jednotlivých druhů

***Microtus gregalis* (Pallas, 1779)**

Poměrně rozsáhlý soubor (179 M₁, MNI 94) umožňuje detailní morfometrickou analýzu. Všechny zuby vykazují základní tvarové charakteristiky typické pro tento druh – zejména výraznou stranovou asymetrii anterokonidového komplexu s absencí hlubších synklinál na bukální stěně a relativním prodloužením mesiální části. U většiny kusů je zřejmé kompletní oddělení trianglů

Tab. 2. Druhové složení zkoumaného společenstva (SSJ; MNI) ve srovnání s poměry ve vybraných společenstvech středního pleistocenu (Dobrkovice, Uppony, Tarkö, Turoid W1) a posledního glacialu (dle FEJFAR 1965, JÁNOSSY 1969a, b, 1986, HORÁČEK & SÁNCHEZ MARCO 1984, HORÁČEK & LOŽEK 1988)
 Table 2. Species composition of the studied sample (SSJ; Minimum number of individuals) compared to those of selected Central European community samples of the middle Pleistocene (Dobrkovice, Uppony, Tarkö, Turoid W1) and Vistulian age (after FEJFAR 1965, JÁNOSSY 1969a, b, 1986, HORÁČEK & SÁNCHEZ MARCO 1984, HORÁČEK & LOŽEK 1988)

taxon	SSJ	Uppony	Tarkö 3	Tarkö 5-7	Tarkö 12-13	Turoid W1	Dobrkovice	Bojnice I	Bojnice I/I
<i>Marmota</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Muscardinus</i> cf. <i>avellanarius</i>	-	-	7	16	15	-	-	-	-
<i>Dryomys</i> cf. <i>nitedula</i>	-	-	5	8	3	-	-	-	-
<i>Eliomys quercinus helleri</i>	-	-	-	10	7	-	-	-	-
<i>Citellus citelloides</i>	-	-	-	-	-	1	1	1	-
<i>Citellus</i> cf. <i>superciliosus</i>	3	-	-	-	-	9	-	-	-
<i>Citellus major</i>	-	30	-	-	-	-	-	-	-
<i>Sicista</i> cf. <i>praeloriger</i>	-	-	-	15	9	-	-	-	-
<i>Sicista</i> cf. <i>betulina</i>	-	34	-	-	-	-	-	-	-
<i>Arvicola greeni</i> / <i>A. preceptor</i>	-	5	-	-	-	-	-	-	-
<i>Allactaga</i> cf. <i>jaculus</i>	-	-	-	-	-	-	-	2	1
<i>Sicista subtilis</i>	-	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Pliomys episcopalpis</i>	-	-	-	9	4	-	-	-	-
<i>Pliomys lenki</i>	-	-	-	3	3	-	-	-	-
<i>Pliomys</i> sp.	-	-	10	1	-	-	-	-	-
<i>Apodemus</i> sp.	-	29	48	36	80	2	-	1	-
<i>Cricetus cricetus</i>	4	14	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cricetus</i> cf. <i>runtonensis</i>	-	-	2	5	5	-	-	-	-
<i>Allocricetus bursae</i>	2	-	112	45	292	-	-	-	-
<i>Crietulus</i> cf. <i>migratorius</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Arvicola cantiana</i>	-	-	1	1	-	-	-	-	-
<i>Arvicola</i> cf. <i>terrestris</i>	-	-	-	-	-	-	1	11	36
<i>Lagurus transiens</i>	-	-	8	-	-	-	-	-	-
<i>Chionomys nivalis</i>	1	16	1	1	-	1	-	1	-
<i>Microtus oeconomus</i>	7	23	-	-	-	8	2	-	6
<i>Microtus arvalis</i>	27	129	-	-	-	23	5	301	56
<i>Microtus arvalinus</i>	-	-	16	24	24	-	-	-	-
<i>Microtus</i> cf. <i>agrestis</i> (M ²)	-	3	-	-	-	-	-	-	-
<i>Microtus</i> cf. <i>arvalidens</i>	2	7	43	20	18	-	-	-	-
<i>Microtus gregaloides</i>	-	1	2	-	-	-	-	-	-
<i>Microtus gregalis</i>	94	118	1	1	-	3	2	232	18
<i>Myodes</i> sp.	3	41	23	20	18	1	1	-	1
<i>Lemmus</i> cf. <i>lemmus</i>	2	-	-	-	5	-	1	-	-
<i>Dicrostonyx torquatus</i>	-	2	-	-	-	-	-	-	-
<i>Dicrostonyx gulielmi</i>	-	-	1	-	-	-	2	3	1
<i>Dicrostonyx simplicior</i>	5	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ochotona</i> sp.	3	65	2	-	-	2	-	6	3

	Chlum 7	Tučín (total)	Heroltice	Zkam. zámek	Holštejnská c.	Rytlířská c.	Nad Kačákem	Gánovce (total)	Bulhary PK II	Nový, layer 3	Nový, layer 4	Maštalná 15	Maštalná 14	Maštalná 13
	3	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-
	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	1	5	-	-	1	-	-	1	2	-	-	1	1	-
	-	-	2	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-
	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	1
	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	-	4	1	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-
	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	2	-
	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	-	-	-	-	-	-	4	-	-	-	-	-	-	-
	2	11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	-	-	5	1	12	1	3	12	6	-	-	-	1	1
	12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	8	89	28	58	-	71	38	-	-	-	2	12	15	9
146	-	187	8	53	40	4	20	2	11	3	6	12	12	30
	-	-	20	61	22	18	11	14	2	8	58	30	25	18
	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	-	-	-	-	-	-	3	1	1	-	-	1	3	3
	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	4	861	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	1	2	34	23	17	35	12	-	18	10	11	160	158	11
	-	4	2	-	1	1	3	-	-	-	-	5	5	7
	-	-	2	3	-	1	94	-	-	1	-	-	-	-
	3	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	-	-	23	78	2	34	63	-	-	1	3	1	-	-
	1	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	-	-	1	1	-	-	1	-	-	-	1	2	1	2

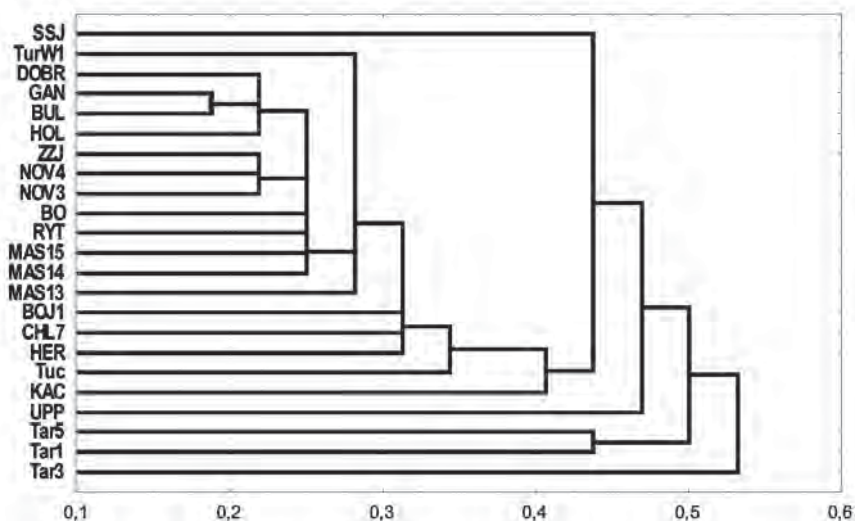
Tab. 3. Biometrické charakteristiky [v mm] souboru M₁ *Microtus gregalis* z lokality Stránská skála jeskyně. Zkratky: AVG – průměr; min, max – rozsah; VAR – rozptyl; SD – směrodatná odchylka; CV – koeficient rozptylu; skew – šikmost rozdělení; kurt – špičatost rozdělení; zkratky proměnných viz Metodika

Table 3. Biometric characteristics [in mm] of *Microtus gregalis* from the Stránská skála cave; M₁. Abbreviations: AVG – mean; min, max – range; VAR – variance; SD – standard deviation; CV – coefficient of variance; skew – skewness; kurt – kurtosis; for variable abbreviations see Metodika

	n	AVG	min	max	VAR	SD	CV	skew	kurt
L	179	2,528	2,11	2,99	0,0266	0,163	0,065	0,057	-0,159
AC1	179	1,343	1,05	1,64	0,0114	0,107	0,080	-0,161	0,079
AC2	179	1,099	0,80	1,38	0,0103	0,102	0,092	-0,226	0,471
W	179	0,865	0,70	1,01	0,0042	0,065	0,075	-0,094	-0,416
B1	179	0,858	0,68	1,02	0,0042	0,065	0,076	-0,189	-0,093
B2	179	0,085	0,05	0,60	0,0017	0,041	0,486	10,867	135,030
B3	179	0,102	0,06	0,24	0,0008	0,029	0,283	1,811	4,825
W/L	179	0,343	0,29	0,41	0,0005	0,023	0,066	0,198	1,143
AC1/L	179	0,531	0,47	0,58	0,0003	0,018	0,035	-0,423	0,944
AC2/L	179	0,434	0,35	0,50	0,0005	0,021	0,049	-0,660	2,225
AC2/AC1	179	0,817	0,74	0,88	0,0005	0,021	0,026	-0,420	0,872
B2/B1	179	0,099	0,06	0,67	0,0021	0,046	0,462	10,693	132,045
B3/B1	179	0,119	0,06	0,26	0,0011	0,033	0,280	1,581	3,306
B1/AC1	179	0,640	0,52	0,79	0,0021	0,046	0,071	0,136	0,107
B1/AC2	179	0,784	0,61	1,05	0,0038	0,061	0,078	0,478	1,688
B2/AC1	179	0,063	0,04	0,43	0,0009	0,030	0,475	10,566	129,436
B2/AC2	179	0,078	0,05	0,53	0,0013	0,037	0,472	10,325	125,209
B3/AC1	179	0,076	0,04	0,18	0,0005	0,022	0,286	1,877	5,688
B3/AC2	179	0,093	0,05	0,21	0,0007	0,026	0,283	1,686	4,319
F1	179	2,095	0	5	1,4826	1,218	0,581	0,172	-0,658
F2	179	2,374	1	5	1,3627	1,167	0,492	0,594	-0,522
F3	179	0,860	0	3	0,4330	0,658	0,765	0,276	-0,242
F4	179	1,436	1	3	0,2682	0,518	0,361	0,504	-1,199
F5	179	5,358	4	6	0,3079	0,555	0,104	-0,109	-0,777
F6	179	3,402	2	5	0,6092	0,780	0,229	-0,204	-0,524
F7	179	4,637	2	6	0,7341	0,857	0,185	-0,459	-0,681
F8	179	4,553	3	5	0,2919	0,540	0,119	-0,642	-0,750
F9B	179	2,838	1	6	0,6497	0,806	0,284	0,304	2,188
F9L	179	4,687	3	6	0,5949	0,771	0,165	-0,204	-0,275
F10	179	4,441	3	6	0,4924	0,702	0,158	-0,279	-0,317
F11	179	1,486	1	3	0,2833	0,532	0,358	0,392	-1,139

T3, T4 a T5, nicméně u 70 kusů je zřetelná tendence ke konfluenci trianglů T4 a T5 a u 2 kusů odpovídá stav tohoto znaku poměrům v podrodu *Terricola*, tj. situaci u fenotypových druhů *Microtus gregaloides* a *M. hintoni*.

Poměrně velkým podílem jsou zastoupeny fenotypy s velmi nízkou úrovní diferenciacie antero-konidového komplexu připomínající poměry u ancestrální formy podrodu *Stenocranium*, *Microtus hintoni*. Současně jsou však přítomny fenotypy odpovídající poměrům u mladopleistocenních populací druhu, reprezentované zejména morfotypy A–D podle NADACHOWSKÉHO (1982). Na rozdíl od typických morfotypů se poměrně často objevuje absence sklovin na bukální stěně



Obr. 5. Výsledky shlukové analýzy podrobnosti druhového složení (procentuální rozdíl druhové skladby) srovnávaných společenstev (zkratky viz obr. 4).

Fig. 5. Clustering of percentage differences in species composition among the compared community samples (UPGMA) (for abbreviations see Fig. 4).

anterokonidového komplexu kombinovaná s masivním rozvojem zubního cementu, který na rozdíl od poměrů u mladopleistocenních populací překrývá i distální stěny anterokonidového komplexu.

Kvantitativní charakteristiky struktury dentálního fenotypu jsou shrnuty v tab. 3. Většina metrických znaků vykazuje standardní variační strukturu, poněkud zvýšená úroveň variability je patrná u šířkových charakteristik anterokonidového komplexu a isthmu T5 a T4 a metrických indexů tyto rozměry zahrnující (zejm. B1/AC). V případě šířky B2 jsou velmi nápadné extrémní hodnoty šikmosti a špičatosti odrážející široké variační rozpětí v důsledku značného podílu fenotypů s neúplnou konfluencí.

Z hlediska variační struktury je M_1 fenotyp zkoumané populace charakterizován poměrně vysokou úrovní integrace základních délko-šířkových proměnných (L, AC1, AC2, W, B1) a nezávisle na nich jednotlivých distálních šířkových komponent anterokonidového komplexu zatímco jednotlivé tvarové charakteristiky anterokonidového komplexu jsou vzájemně víceméně nezávislé, což odráží mimořádně širokou proměnlivost zkoumané populace v těchto znacích.

***Microtus cf. arvalis* (Pallas, 1778)**

Druhý největší soubor (49 M_1 , min. 27 jedinců) je zároveň posledním, jenž umožňuje detailní morfometrickou analýzu. Společným znakem stoliček, zahrnutých do tohoto taxonu, je propočně rozvinutá undulace bukální a linguální stěny anterokonidového komplexu, tj. antiklinály LSA5 a BSA4 a přinejmenším zřetelně vyznačené synklinály LRA5 a BRA4. V dalších znacích však vykazuje soubor značnou variabilitu – týká se to zejména stupně symetrie utváření anterokonidového komplexu a relativního rozvoje jeho mesiální části (včetně přítomnosti antiklinál LSA6 a BSA5). V materiálu se objevují jak zuby se znaky inklinujícími k *M. arvalis* (asymetričtější

Tab. 4. Biometrické charakteristiky [v mm] souboru *M₁ Microtus arvalis* z lokality Stránská skála jeskyně (zkratky viz tab. 3)

Table 4. Biometric characteristics [in mm] of *Microtus arvalis* from the Stránská skála cave: *M₁* (for abbreviations see Table 3)

	n	AVG	min	max	VAR	SD	CV	skew	kurt
L	49	2,671	2,13	3,07	0,0395	0,199	0,074	-0,599	0,099
AC1	49	1,423	1,08	1,64	0,0215	0,147	0,103	-0,809	0,117
AC2	49	1,160	0,78	1,38	0,0174	0,132	0,114	-0,951	0,732
W	49	0,914	0,70	1,07	0,0049	0,070	0,077	-0,313	0,551
B1	49	0,897	0,70	1,09	0,0080	0,090	0,100	-0,056	-0,116
B2	49	0,087	0,06	0,19	0,0004	0,021	0,236	2,694	12,058
B3	49	0,098	0,07	0,23	0,0007	0,027	0,273	2,947	11,879
W/L	49	0,343	0,30	0,39	0,0004	0,019	0,055	-0,127	0,700
AC1/L	49	0,532	0,45	0,57	0,0006	0,025	0,047	-0,950	1,228
AC2/L	49	0,433	0,32	0,48	0,0008	0,029	0,066	-1,321	3,541
AC2/AC1	49	0,814	0,71	0,86	0,0006	0,024	0,030	-1,871	6,755
B2/B1	49	0,097	0,06	0,17	0,0004	0,021	0,214	1,317	2,851
B3/B1	49	0,110	0,07	0,24	0,0009	0,029	0,267	2,306	7,285
B1/AC1	49	0,633	0,54	0,73	0,0023	0,048	0,075	0,264	-0,571
B1/AC2	49	0,779	0,66	1,01	0,0053	0,073	0,094	0,770	0,663
B2/AC1	49	0,062	0,04	0,12	0,0002	0,015	0,245	1,717	3,407
B2/AC2	49	0,076	0,05	0,16	0,0004	0,021	0,277	1,997	4,651
B3/AC1	49	0,070	0,04	0,17	0,0005	0,021	0,306	2,773	11,004
B3/AC2	49	0,086	0,05	0,21	0,0007	0,027	0,310	2,594	9,795
F1	49	1,837	0	5	1,1570	1,076	0,586	0,846	0,417
F2	49	2,143	1	5	1,2653	1,125	0,525	0,951	0,463
F3	49	1,551	0	4	0,6964	0,834	0,538	0,377	0,513
F4	49	1,449	1	2	0,2474	0,497	0,343	0,212	-2,040
F5	49	5,245	4	6	0,3074	0,554	0,106	0,027	-0,273
F6	49	3,245	2	4	0,4298	0,656	0,202	-0,313	-0,701
F7	49	5,184	2	6	0,7622	0,873	0,168	-1,325	2,503
F8	49	3,939	2	5	0,4656	0,682	0,173	-0,318	0,284
F9B	49	2,816	1	4	0,4357	0,660	0,234	-1,094	2,013
F9L	49	3,980	2	5	0,5506	0,742	0,186	-0,585	0,540
F10	49	4,306	2	6	0,7022	0,838	0,195	-0,430	0,016
F11	49	2,184	1	4	0,6805	0,825	0,378	0,537	0,015

ACC), tak i *M. agrestis* (téměř symetrický ACC). Ovšem v nalezených *M²* nebyl ani jeden exemplář typicky *agrestis*ového typu, tzn. s pěti třecími políčky (ANGERMANN 1974). V některých případech je anterokonidový komplex zúžený a asymetrický co do rozvoje bukalních antiklinál a připomíná poměry u *M. gregalis*. 8 zubů vykazuje zřetelnou tendenci ke konfluenci T4 a T5, a takřka plynule vyplňuje škálu ke stavu s plnou konfluencí T4 a T5 charakterizující v daném souboru druh *Microtus arvalidens/subterraneus*.

Ve vzorku se objevuje celé spektrum morfotypů, zahrnující takřka všechny typy rozlišované Nadachowským (1982) se zřetelnou převahou typů A, C, D a E. Nejvýraznější zastoupení mají typy C, s poměrně nízkým a mesiálně zúženým anterokonidovým komplexem. Tomu ostatně odpovídají i zřetelně nízké hodnoty AC1 a AC1/L s minimálními hodnotami výrazně pod spodní

úrovní poměrů v srovnávaných populacích mladšího pleistocenu a holocenu. Morfotypy B převažující dle NADACHOWSKÉHO v mladopleistocenních populacích jsou zde zastoupeny jen několika kusy. Morfotyp A nemá vyvinuté BRA4 a BSA5, v případě BSA4 a LRA5 jsou jen slabší formy. U morfotypu C se již BRA4, BSA5 a LSA6 objevují, alespoň v náznamech. Pro morfotyp D je charakteristické zvětšení BSA a mizící LSA6.

Poměrně časté jsou ve zkoumané populaci morfotypy s výraznou asymetrií anterokonidového komplexu připomínající stav u *M. agrestis* (srv. NADACHOWSKI 1982) – absence jediného M² s uspořádáním charakterisujícím tento druh v poměrně rozsáhlém souboru M² rodu *Microtus*, který je ze zkoumané lokality k dispozici (n=76), celkem přesvědčivě hovoří proti možné přítomnosti zmíněného druhu v našem souboru. Kvantitativní charakteristiky dentálního fenotypu shrnuté v tab. 4 vedou k podobným závěrům.

Zřetelně zvýšená úroveň variability je patrná zejména v tvarových znacích F1–F3 charakterizujících úroveň diferenciace přední části linguální stěny anterokonidového komplexu – proti poměrům v mladopleistocenních populacích je zřejmý relativně vysoký podíl ancestrálních nediferencovaných typů (srv. též nízké střední hodnoty příslušných znaků). Několik kusů vykazuje tyto znaky v kombinaci s výraznou asymetrií anterokonidového komplexu a připomíná stav charakteristický pro formu *Microtus coronensis*.

Variační struktura fenotypu *M. arvalis* je velmi podobná poměrům u *M. gregalis* (viz výše) – zřetelným rozdílem zde však je poměrně úzká vazba nemetrických znaků F11 s F3 (úroveň diferenciace bukalní stěny anterokonidového komplexu) na základní délkošířkový rozvrh zubu (znaky skupiny A a B) a naopak nezávislost proporčních charakteristik anterokonidového komplexu na délkošířkovém rozvrhu zubu.

***Microtus (Stenocranius) gregaloides* Hinton, 1923**

Fenotyp charakterisovaný kombinací výrazně asymetrického anterokonidového komplexu a postanterokonidové konfluency trianglů T4 a T5, odpovídající poměrům v podrodu *Terricola*. Fenotypy s těmito charakteristikami a celou škálou neúplné konfluency řadím k druhu *Microtus gregalis*. Dokonalou konfluenci vykazují 2 M₁ odpovídající přesně vymezení druhu *M. gregaloides* (srv. např. FEJFAR & HORÁČEK 1983), s tím, že u obou je zřejmá poměrně málo protažená a téměř kruhová mesiální část anterokonidového komplexu připomínající poměry u vůdčího druhu Q2 *Microtus hintoni* (srv. absence LSA6 a jen slabý náznak BRA4).

***Microtus (Terricola) arvalidens* Kretzoi, 1958 / *M. subterraneus* (de Selys-Longchamps, 1836)**

Fenotyp charakterizující skupinu druhů *arvalidens* / *subterraneus* (a řada dalších recentních druhů podrodu *Terricola*) zahrnuje kombinaci konfluency T4 a T5 (pitymysový rhombus) a symetricky tvarovaný anterokonidový komplex zpravidla s výrazným zaškrcením synklinálami LRA5 a BRA4. Přechodné fenotypy s více či méně zřetelným vývojem v tomto směru jsou zahrnuty do souboru *M. arvalis*, do taxonu *M. arvalidens/subterraneus* zde přičleňuji pouze 2 M₁, s plným rozvojem uvedených znaků. V rámci této skupiny vykazují oba zuby ancestrální situaci odpovídající morfotypu A podle NADACHOWSKÉHO (1982), charakterizovanému symetrickou stavbou BSA5 a LSA6. Oproti recentním zástupcům podrodu *Terricola* (včetně *Microtus subterraneus*) vykazují oba zuby zřetelně větší rozměry než průměrné kusy ze souboru *M. arvalis* či *M. gregalis*.

***Chionomys cf. nivalis* (Martins, 1842)**

Jediná stolička (M₁), kterou řadíme k tomuto druhu, nese takřka všechny druhově typické znaky: robustní stavba s relativně širokými triangly, ostré mesiální prohnutí distální stěny BSA3

Tab. 5. Metrické charakteristiky [v mm] M₁ *Microtus gregaloides*, *M. arvalidens* a *Chionomys nivalis*
 Table 5. Biometric characteristics [in mm] of *Microtus gregaloides*, *M. arvalidens* and *Chionomys nivalis*
 from the Stránská skála cave: M₁

	<i>M. cf. gregaloides</i>		<i>M. cf. subterraneus</i>		<i>Chionomys nivalis</i>
L	2,64	2,26	2,74	2,80	2,44
AC1	1,32	1,10	1,49	1,55	1,18
AC2	1,08	0,95	1,32	1,30	0,87
W	1,01	0,90	0,90	0,92	1,00
B1	0,96	0,87	0,93	0,95	0,99
B2	0,10	0,09	0,10	0,07	0,25
B3	0,23	0,25	0,25	0,17	0,14
W/L	0,386	0,398	0,328	0,329	0,410
AC1/L	0,500	0,487	0,544	0,554	0,484
AC2/L	0,409	0,420	0,482	0,464	0,357
AC2/AC1	0,818	0,864	0,886	0,839	0,737
B2/B1	0,104	0,103	0,108	0,074	0,253
B3/B1	0,240	0,287	0,269	0,179	0,141
B1/AC1	0,727	0,791	0,624	0,613	0,839
B1/AC2	0,889	0,916	0,705	0,731	1,138
B2/AC1	0,076	0,082	0,067	0,045	0,212
B2/AC2	0,093	0,095	0,076	0,054	0,287
B3/AC1	0,174	0,227	0,168	0,110	0,119
B3/AC2	0,213	0,263	0,189	0,131	0,161

a zkrácený anterokonidový komplex s širokou a takřka kruhovou mesiální čepičkou. Metrické charakteristiky jsou nicméně na spodní hranici variační šíře *Chionomys nivalis* (tab. 5). Bohužel z jediného kusu nelze odhadovat populační charakteristiky stavu jednotlivých znaků, které mohou odlišit jednotlivé fosilní (zejm. Q2) taxony s nivalidním fenotypem (*M. nivaloides* Forsyth-Major, 1902 a *M. nivalinus* Hinton, 1923) představující dle NADACHOWSKÉHO (1991) a KOWALSKÉHO (2001) samostatné taxony nepříbuzné rodu *Chionomys*.

***Microtus oeconomus* (Pallas, 1776)**

Celkem 11 M₁ reprezentujících nejméně 7 jedinců. S výjimkou tří kusů s velmi extrémní stavbou anterokonidového komplexu, které alternativně představovat extrémní morfotypy *Microtus gregalis* (srv. hluboké a prostorné synklinály BRA3 a LRA 4), odpovídá úprava anterokonidového komplexu velmi dobře poměrům charakterizujícím druhový okruh *Microtus ratticepoides* – *M. oeconomus* (zvětšený a prostorný anterokonidový komplex s výrazným oddělením TR4, tak, že distální stěna TR5 je situována výrazně mesiálně nad úroveň mesiální stěny TR4. V shodě s poměry u jiných populací této skupiny, rozměry zřetelně přesahují průměrné hodnoty jiných druhů rodu (tab. 6). Některé kusy vykazují současně ostrá mesiální prohnutí distální stěny TR4, připomínající situaci u rodu *Chionomys*.

***Myodes* sp.**

V souboru je zastoupen jediný M₁, s fenotypem, kerý neodpovídá žádnému z morfotypů mladšího pleistocenu (srv. KREJČOVÁ 2005). Vzdáleně připomíná morfotyp C1 sensu NADACHOWSKI

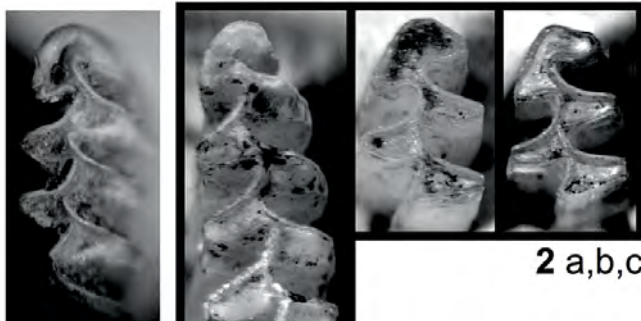
(1982), ovšem v tomto případě jsou LSA4 a BSA4 mnohem méně vyvinuté. Rovněž neuza-
vřené triangly T3–T5 jsou u recentního druhu dosti neobvyklé zdá se tak, že zastižená forma
nespadá do variační šíře *Myodes glareolus* ani *M. rutilus* (srv. KREJČOVÁ 2005) připomíná však
poměry formy *M. kretzoi* (Kowalski, 1958) uváděné z řady lokalit staršího pleistocenu a svrch-
ního pliocenu (KOWALSKI 2001). Nalezené M³ pak vykazují složitější struktury, než u *Myodes*
kretzoi, jak je popisuje například TESAKOV (1996), rovněž zde jsou však fenotypy, které se
vymykají obvyklým poměrům u recentního druhu. Jedna ze dvou M¹ je takřka bez cementu
a svým protaženým tvarem připomíná stav u rodu *Pliomys* – k odpovědnému určení je však
tento materiál nedostatečný.

Tab. 6. Biometrické charakteristiky [v mm] souboru M₁ *Microtus cf. oeconomus* z lokality Stránská skála
jeskyně (zkratky viz tab. 3)

Table 6. Biometric characteristics [in mm] of *Microtus cf. oeconomus* from the Stránská skála cave: M₁
(for abbreviations see Table 3)

	n	AVG	min	max	VAR	SD	CV	skew	kurt
L	11	2,615	2,42	2,83	0,0190	0,138	0,053	-0,091	-1,291
AC1	11	1,294	1,11	1,46	0,0084	0,092	0,071	-0,342	0,417
AC2	11	0,994	0,81	1,15	0,0107	0,103	0,104	-0,272	-1,003
W	11	0,990	0,86	1,12	0,0056	0,075	0,075	-0,234	-0,566
B1	11	0,932	0,79	1,02	0,0044	0,066	0,071	-1,202	0,907
B2	11	0,243	0,07	0,32	0,0062	0,079	0,324	-1,513	1,298
B3	11	0,105	0,06	0,14	0,0006	0,023	0,225	-0,301	-0,616
W/L	11	0,379	0,34	0,41	0,0005	0,022	0,059	-0,135	-0,806
AC1/L	11	0,495	0,46	0,54	0,0005	0,023	0,046	0,691	0,153
AC2/L	11	0,380	0,33	0,45	0,0011	0,033	0,087	0,841	0,268
AC2/AC1	11	0,767	0,72	0,83	0,0013	0,036	0,047	0,609	-1,051
B2/B1	11	0,261	0,08	0,34	0,0075	0,087	0,331	-1,350	0,780
B3/B1	11	0,113	0,07	0,16	0,0007	0,027	0,236	0,273	0,014
B1/AC1	11	0,722	0,65	0,84	0,0026	0,051	0,070	0,873	1,104
B1/AC2	11	0,945	0,83	1,14	0,0086	0,093	0,098	0,543	-0,084
B2/AC1	11	0,190	0,05	0,25	0,0041	0,064	0,337	-1,459	0,896
B2/AC2	11	0,250	0,06	0,32	0,0077	0,088	0,350	-1,467	0,854
B3/AC1	11	0,082	0,05	0,12	0,0005	0,022	0,273	0,242	-0,625
B3/AC2	11	0,108	0,05	0,16	0,0010	0,032	0,293	0,297	-0,169
F1	11	0,909	0	4	1,9008	1,379	1,517	1,403	0,722
F2	11	1,273	0	4	1,8347	1,355	1,064	0,949	-0,402
F3	11	0,636	0	2	0,5950	0,771	1,212	0,847	-0,764
F4	11	1,000	1	1	0,0000	0,000	0,000	0,000	0,000
F5	11	2,727	1	5	1,6529	1,286	0,471	0,603	-0,172
F6	11	4,273	2	5	0,9256	0,962	0,225	-1,374	1,315
F7	11	5,091	4	6	0,6281	0,793	0,156	-0,190	-1,485
F8	11	3,818	3	5	0,5124	0,716	0,187	0,329	-0,878
F9B	11	1,455	1	3	0,4298	0,656	0,451	1,324	0,976
F9L	11	3,091	2	5	0,9917	0,996	0,322	0,431	-0,932
F10	11	2,091	0	5	2,4463	1,564	0,748	0,987	0,105
F11	11	1,636	1	2	0,2314	0,481	0,294	-0,661	-1,964

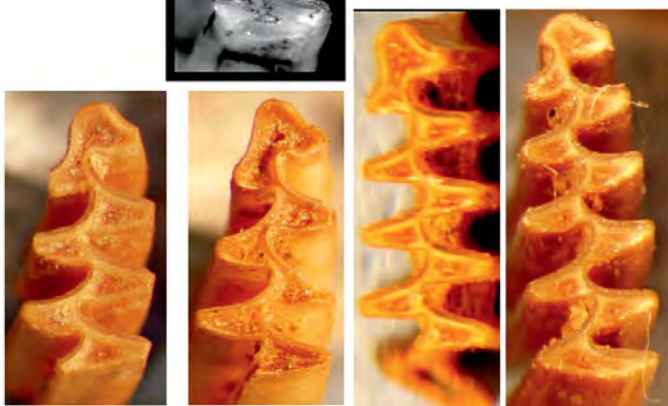
1



2 a,b,c

3

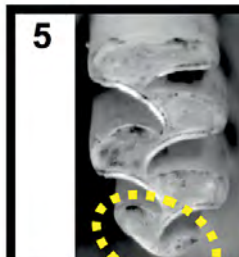
a
b
c
d



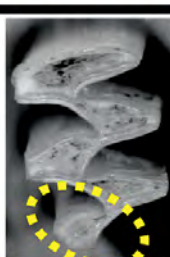
4



5

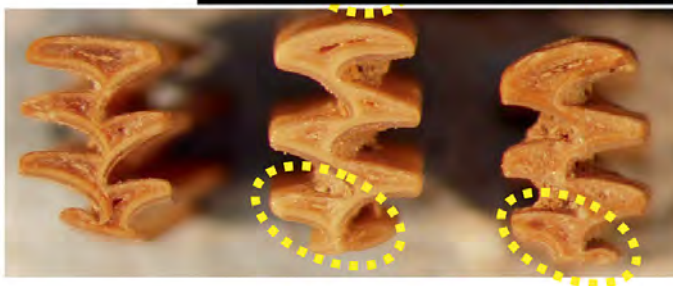


6



7

a
b
c



Lemmus sp.

Rod *Lemmus* je ve zkoumaném souboru zastoupen třemi zuby. Fragmentární M_1 , vykazuje fenotyp vzdáleně odpovídající morfotypu A podle NADACHOWSKÉHO (1982). V našem případě se však liší tvarově všechny triangly – jsou kratší a robustnější než u *Lemmus lemmus* – přestože rozměry zubu jsou poměrně malé. M^3 v našem materiálu je podobný morfotypu A_2 (sensu NADACHOWSKI 1982) pro nějž je charakteristické široké spojení mezi T3 a T4. U M^3 je ovšem zřejmá zřetelná bukální police spojení mezi poli T2 a T3, připomínající, stejně jako tvarová specifika M_1 a M^1 spíše poměry u staropleistocenních forem rodu (srv. FEJFAR & HORÁČEK 1983 – tito autoři uvažují podobně jako CHALINE 1972 o alternativním určení této formy jako *Myopus schisticolor*). V našem případě však vzhledem k omezenému materiálu nejsou bližší závěry možné.

Dicrostonyx simplicior Fejfar, 1966

Poměrně velké zuby s absencí cementu a liniemi bez sklovinnového krytu na vrcholech antiklinál, tj. znaky jednoznačně charakterisující rod *Dicrostonyx*. Od recentního druhu *D. torquatus* (Pallas, 1779) i mladopleistocenní formy *D. gulielmi* se materiál z naší lokality liší tvarem trianglů jak u M_1 , tak i M^3 a zejména pak absencí laterálního prohnutí stěn mesiální části anterkonidového komplexu M_1 a absencí distálních rozšíření na M^1 a M^2 . Tyto znaky charakterisují celkem jednoznačně specifika ancestrální formy *Dicrostonyx simplicior* Fejfar, 1966 popsané ze středočeské Q2 lokality Koněprusy C718. Přímé srovnání s materiálem podobného stáří z lokality Chlum 4 (srv. obr. 6) ukazuje shodu naší formy s poměry u *D. simplicior* celkem velmi přesvědčivě. *Dicrostonyx simplicior* je znám celkem ze 14 lokalit datovaných do závěru staršího pleistocenu (Biharia, resp. Q2) nebo do nejstaršího úseku středního pleistocenu (KOWALSKI 2001).

Mezipopulační srovnání

Přestože svou dominantní strukturou představuje zkoumané společenstvo typické glacialní společenstvo (viz výše), odpovídající navíc svým složením poměrům ve vrcholné závěrečné fázi glacialu (LGM), ve více ohledech se od mladopleistocenních společenstev liší. Některé z těchto odlišností byly zmíněny již v předchozím textu, dalším je věnována tato kapitola.

Základním objektem srovnání jsou zde detailní biometrická data mladopleistocenních a holocenních populací hlavních srovnávaných druhů (*Microtus gregalis*, *M. arvalis* a *M. oeconomus*) shromážděná SÚVOVOU (2001, 2003) a COPKOVOU (2004), které používají v zásadě identický soubor metrických a nemetrických proměných, aplikovaný na nálezové celky rozsahem odpovídající našemu materiálu. Tyto skutečnosti otevírají tedy možnost bezprostřední srovnávací analýzy. Základní srovnání středních hodnot jednotlivých proměných poskytují tab. 7–10.

←

Obr. 6. Dentální materiál rodu *Dicrostonyx* z lokality Stránská skála jeskyně a srovnání s poměry v jiných lokalitách. 1 – M_1 *Dicrostonyx simplicior*, Q2/3 Chlum 4 S/04 (rozhraní spodního a středního pleistocenu). 2a, b, c – M_1 *Dicrostonyx simplicior* z lokality Stránská skála jeskyně. 3a–d – M_1 *Dicrostonyx gulielmi* z Q4 lokality Balcarka. 4 – M^2 *Dicrostonyx simplicior*, Q2/3 Chlum 4 S/04 (rozhraní spodního a středního pleistocenu). 5 – M^2 *Dicrostonyx simplicior* z lokality Stránská skála jeskyně. 6 – M^1 *Dicrostonyx simplicior* z lokality Stránská skála jeskyně. 7 – *Dicrostonyx gulielmi* z Q4 lokality Balcarka: a – M^1 , b, c – M^2 . Fig. 6. Molar teeth of *Dicrostonyx* from the Stránská skála cave (2a, b, c, 5, 6), Late Biharian *D. simplicior* (1 – Chlum 4 S/04), and Vistulian *D. gulielmi* (3a–d, 7 – Balcarka).

Tab. 7. Srovnání populačních průměrů biometrických proměných M_1 *Microtus gregalis* ze Stránské skály jeskyně (SSJ) a společenstev posledního glacialního cyklu. Zkratky: SSJ – Stránská skála jeskyně; ZZJ – Zkamenělý zámek jeskyně; ZZd – profil D ve skalním mostu Zkamenělého zámku (číslo označuje vrstvu); ostatní zkratky viz Metodika

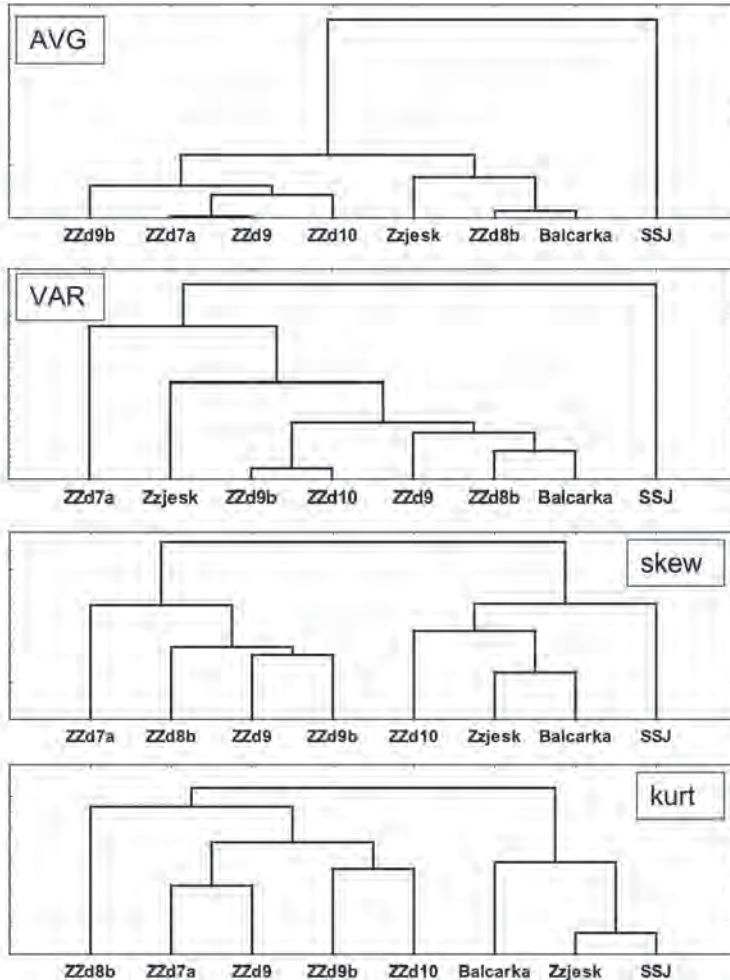
Table 7. Mean values of M_1 morphometric variables of *Microtus gregalis* from the Stránská skála cave (SSJ) and populations of the Vistulian age. Abbreviations: SSJ – Stránská skála jeskyně; ZZJ – Zkamenělý zámek jeskyně; ZZd – the D section near entrance of the Zkamenělý zámek jeskyně (number refers to particular layers); for other abbreviations see Metodika

	SSJ	Balcarka	ZZJ	ZZd-10	ZZd-9b	ZZd-9	ZZd-8b	ZZd-7a
L	2,528	2,730	2,750	2,730	2,720	2,765	2,690	2,808
W	0,865	0,938	0,941	0,971	0,975	0,961	0,985	0,962
B1	0,858	1,005	1,007	1,004	1,025	1,010	1,005	1,026
B2	0,085	0,088	0,081	0,084	0,078	0,081	0,076	0,080
AC1	1,343	1,511	1,515	1,532	1,538	1,530	1,500	1,569
AC2	1,099	1,246	1,266	1,271	1,288	1,268	1,254	1,309
F1	3,100	4,082	3,580	4,367	4,391	4,450	4,437	4,576
F2	2,374	4,214	4,211	4,000	4,478	4,361	4,500	4,394
F3	1,360	1,558	1,720	1,733	1,657	1,617	1,594	1,485
F4	1,436	1,418	1,570	1,533	1,455	1,448	1,438	1,424
F6	3,402	2,950	3,117	3,967	4,059	3,902	2,937	3,939
F10	3,941	4,703	4,112	4,833	4,797	4,574	4,781	4,697
F11	1,486	1,995	1,909	2,333	2,164	1,918	1,906	1,939
W/L	0,343	0,343	0,343	0,355	0,359	0,347	0,356	0,343
AC1/L	0,531	0,552	0,551	0,561	0,564	0,557	0,556	0,559
AC2/L	0,434	0,456	0,460	0,465	0,472	0,463	0,464	0,466
AC2/AC1	0,817	0,826	0,835	0,829	0,837	0,828	0,835	0,834
B2/B1	0,099	0,087	0,081	0,084	0,760	0,081	0,076	0,079
B1/AC1	0,640	0,666	0,667	0,655	0,667	0,662	0,666	0,655
B1/AC2	0,784	0,805	0,799	0,790	0,796	0,797	0,796	0,786
B2/AC1	0,064	0,058	0,054	0,055	0,050	0,053	0,051	0,051
B2/AC2	0,078	0,071	0,064	0,066	0,060	0,064	0,061	0,062
n	179	178	478	30	65	58	30	33

Microtus gregalis

V případě *Microtus gregalis* ukazují zmíněná srovnání následující skutečnosti: (1) ve středních hodnotách se zkoumaná populace liší s vysokou signifikancí od všech srovnávaných populací (s výjimkou populace Zkamenělý zámek 8b z přechodového úseku pleistocen-holocen). (2) Nápadné (a vysoce signifikantní) odlišnosti jsou zejména v následujících znacích L, W, B1, AC1, AC2, F1, F2, F3, F10, F11 a AC1/L a AC2/L – v těchto případech jsou hodnoty zkoumané populace absolutně nižší než u všech srovnávaných populací, vyšší hodnoty jsou zřetelné pouze u poměrů B2/AC1 a B2/AC2. Zkoumaná populace je tedy charakterizována celkově menšími rozměry zubu, převahou ancestrálních znaků v tvarové diferenciaci anterokonidového komplexu a relativně kratším anterokonidovým komplexem přičemž triangly T4 a T5 nejsou zjevně plně odděleny. Přítomnost širokého spektra stavu tohoto znaku (tj. B2 a poměry B2/AC) zvláště zřetelně ukazují mimořádně vysoké hodnoty kurtose, které přesahují řádové poměry u jiných populací. Výrazně nízké hodnoty kurtose znaků F10 a F11 naopak ukazují invariantně nízký

stupeň tvarové diferenciace mesiální části anterokonidového komplexu. (3) Neméně působivý obraz odlišností poskytují rovněž hodnoty šikmosti rozdělení (skeweness) v nichž se zkoumaná populace vysoce signifikantně odlišuje od všech ostatních – za zmínku stojí v této souvislosti rovněž odlišnosti vykazované souborem z lokality Zkamenělý zámek jeskyně (pleniglacial



Obr. 7. Multivariační srovnání podobnosti biometrických charakteristik populací *Microtus gregalis* z lokality Stránská skála jeskyně (SSJ) a z mladopleistocenních společenstev (UPGM, 1-r): AVG – střední hodnoty všech proměnných, VAR – rozptyl, skew – šikmost rozdělení, kurt – špičatost rozdělení. Zkratky souborů vzorků viz tab. 7.

Fig. 7. Multivariate comparison of *Microtus gregalis* populations (Stránská skála cave – SSJ vs. Vistulian populations from the Czech Republic), UPGMA, 1-r. AVG – mean values of all biometric variables, VAR – variance, skew – skeweness, kurt – kurtosis. For abbreviations of the sample sets see Table 7.

Tab. 8. Srovnání populačních průměrů biometrických proměnných *M₁ Microtus arvalis* ze Stránské skály jeskyně (SSJ) a společenstev posledního glacialního cyklu. Zkratky viz tab. 7

Tab. 8. Mean values of *M₁* morphometric variables of *Microtus arvalis* from the Stránská skála cave (SSJ) and populations of the Vistulian age. For abbreviations see Table 7

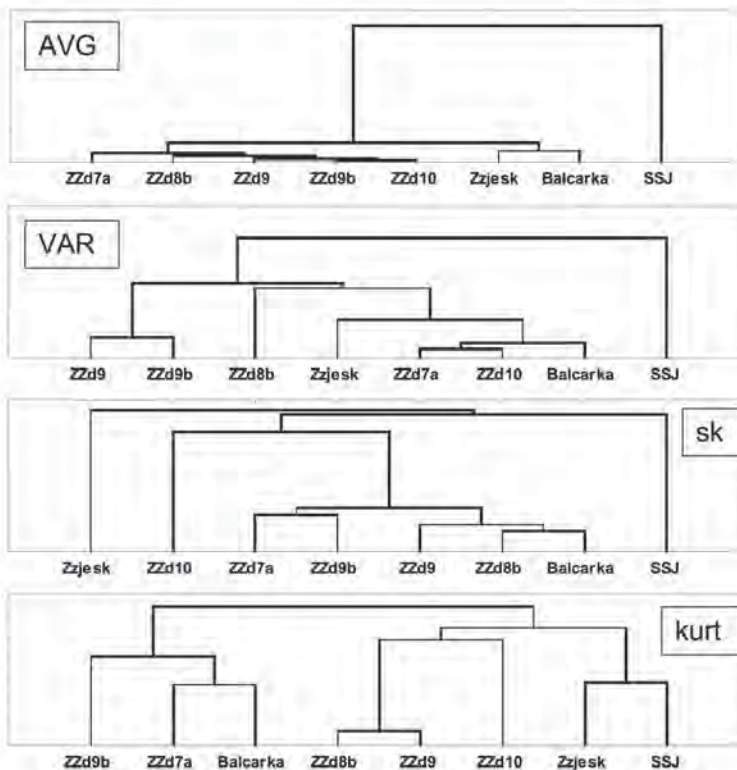
	SSJ	Balcarka	ZZJ	ZZd-10	ZZd-9b	ZZd-9	ZZd-8b	ZZd-7a
L	2,671	2,841	2,769	2,760	2,808	2,790	2,675	2,728
W	0,914	0,966	0,954	0,967	0,979	0,979	0,970	0,971
B1	0,897	1,026	1,023	1,031	1,044	1,034	1,022	1,029
B2	0,087	0,080	0,078	0,080	0,057	0,081	0,085	0,076
AC1	1,423	1,603	1,544	1,565	1,603	1,578	1,482	1,543
AC2	1,160	1,340	1,303	1,300	1,356	1,327	1,231	1,290
F1	2,337	4,328	3,750	4,133	4,900	4,621	4,588	4,387
F2	2,143	4,345	4,263	4,333	4,800	4,586	4,471	4,323
F3	1,551	3,807	3,282	3,467	3,800	3,276	3,412	3,500
F4	1,449	3,103	2,590	2,600	2,700	2,379	2,765	2,871
F6	3,245	2,826	2,955	3,600	4,150	4,103	3,471	4,066
F10	3,306	4,500	4,160	4,467	4,800	4,759	4,529	4,581
F11	2,184	4,638	3,962	3,933	4,300	4,034	4,471	4,387
W/L	0,343	0,340	0,345	0,350	0,348	0,351	0,364	0,357
AC1/L	0,532	0,562	0,554	0,587	0,571	0,566	0,561	0,565
AC2/L	0,433	0,469	0,468	0,471	0,483	0,476	0,463	0,472
AC2/AC1	0,814	0,836	0,843	0,831	0,846	0,841	0,831	0,836
B2/B1	0,097	0,078	0,076	0,078	0,073	0,078	0,083	0,074
B1/AC1	0,633	0,642	0,664	0,660	0,653	0,655	0,690	0,067
B1/AC2	0,779	0,770	0,787	0,794	0,772	0,779	0,829	0,800
B2/AC1	0,062	0,050	0,051	0,051	0,048	0,051	0,057	0,049
B2/AC2	0,076	0,600	0,060	0,062	0,056	0,061	0,069	0,059
n	49	58	156	15	20	28	17	31

posledního cyklu – LGM) a Zkamenělý zámek 8b (přechodový úsek pleistocenu a holocenu). Ve shodě s předchozím, se zkoumaná populace řádově odlišuje v šikmosti rozdělení ve znacích B2, B2/AC1 a B2/AC2 souvisejících s přítomností pítymyodiniho rombu. (4) Multivariační vyhodnocení podobnosti srovnávaných populací (obr. 7) naznačuje velmi hluboké odlišnosti zkoumané populace jak ve středních hodnotách jednotlivých proměnných tak v charakteru jejich variance, zatímco v šikmosti a špičatosti rozdělení jednotlivých proměnných se ukazují zřetelně podobnosti se společenstvy z lokalit Balcarka a Zkamenělý zámek jeskyně (v případě kurtose rovněž Zkamenělý zámek 10b), tedy společenstvy z úseku vrcholného glacialu.

Microtus arvalis

V případě *Microtus arvalis* ukázala analogická srovnání následující: (1) výrazně odlišné a obecně nižší hodnoty vykazují znaky B1, AC1, AC2, a jejich proporční indexy B2/AC, AC1/L a zejména pak AC2/L. Velmi výrazně se liší pak zejména nemetrické znaky F1, F2, F3, F4, F10 a F11 charakterizující úroveň diferenciacce a prohnutí stěn mesiální části anterokonidového komplexu – velmi nízké hodnoty hovoří o výrazném podílu ancestrálních fenotypů, podobně jako nízká hodnoty poměru AC2/L obecně užívaného jako kritérium vývojové pokročilosti dentálního fenotypu rodu (VAN DER MEULEN 1973, MAUL et al. 1998, 2007). Střední hodnota této charakte-

ristiky (0,433) je hluboko pod hodnotami charakterisujícími glacialní a recentní společenstva (0,465–0,540). (2) Ve srovnání s mladopleistocenními a holocenními populacemi jsou nápadně vysoké hodnoty špičatosti a šikmosti rozložení u znaku B2 – tj. stupně konfluency trianglů T4 a T5. Širokou variabilitu, charakterizovanou vysokou hodnotou kurtose, vykazují pak rovněž poměry AC1/L, AC2/L a AC1/AC2 tedy metrické charakteristiky stupně délkového rozvoje anterokonidového komplexu. V těchto znacích tedy vykazují zkoumaná populace výraznou dynamiku. (3) Celkově, jak ukazují výsledky testování odlišnosti párovým t-testem se studovaná populace *M. arvalis* od mladopleistocenních a holocenních populací zřetelně liší jako rozložením středních hodnot tak charakteristikami šikmosti a špičatosti jednotlivých proměnných. (4) Multivariační vyhodnocení podobnosti ukazuje podobný obraz jako v případě *M. gregalis* – nápadnou odlišnost od souboru mladopleistocenních populací ve středních hodnotách avšak jisté podobnosti s některými populacemi v rozvrhu šikmosti a špičatosti rozložení naznačující podobnosti v adaptivní dynamice (obr. 8).



Obr. 8. Multivariační srovnání podobnosti biometrických charakteristik populací *Microtus arvalis* z lokality Stránská skála jeskyně (SSJ) a z mladopleistocenních společenstev (UPGM, 1-r). Uspořádání a zkratky viz obr. 7

Fig. 8. Multivariate comparison of *Microtus arvalis* populations (Stránská skála cave – SSJ vs. Vistulian populations from the Czech Republic), UPGMA, 1-r. Arrangement and abbreviations as in Fig. 7

Tab. 9. Srovnání populačních průměrů biometrických proměnných M_1 *Microtus oeconomus* ze Stránské skály jeskyně (SSJ) a společenstev posledního glacialního cyklu. Zkratky viz tab. 7

Table 9. Mean values of M_1 morphometric variables of *Microtus oeconomus* from the Stránská skála cave (SSJ) and populations of the Vistulian age. For abbreviations see Table 7

	SSJ	Balcarka	ZZJ	ZZd-10	ZZd-9b	ZZd-9	ZZd-8b	ZZd-7a
L	2,645	2,732	2,657	2,660	2,606	2,688	2,654	2,717
W	0,990	1,000	1,004	0,964	1,005	1,025	1,010	1,067
B1	0,932	1,039	1,011	0,963	0,993	1,011	1,034	1,054
B2	0,243	0,277	0,241	0,214	0,239	0,223	0,245	0,257
AC1	1,294	1,406	1,325	1,417	1,393	1,423	1,436	1,432
AC2	0,994	1,090	1,029	1,139	1,102	1,126	1,136	1,136
F1	1,409	1,571	1,375	2,818	2,375	2,600	2,125	1,750
F2	1,773	2,250	1,250	2,909	2,250	2,800	2,500	1,750
F3	1,136	1,036	1,125	1,182	1,125	1,000	1,250	1,000
F4	1,000	1,036	1,250	1,000	1,000	1,200	1,125	1,000
F6	4,455	4,179	5,000	4,636	4,625	4,600	4,875	5,000
F10	2,091	3,571	1,875	4,000	3,875	3,800	4,250	3,000
F11	1,636	1,536	1,625	1,727	1,875	2,200	1,875	2,000
W/L	0,379	0,369	0,381	0,363	0,386	0,382	0,382	0,393
AC1/L	0,495	0,511	0,499	0,540	0,534	0,547	0,539	0,505
AC2/L	0,380	0,397	0,386	0,436	0,422	0,433	0,426	0,400
AC2/AC1	0,767	0,782	0,774	0,803	0,791	0,790	0,791	0,793
B2/B1	0,261	0,269	0,239	0,238	0,242	0,224	0,238	0,245
B1/AC1	0,722	0,746	0,768	0,688	0,717	0,716	0,722	0,742
B1/AC2	0,945	0,956	0,997	0,859	0,906	0,909	0,914	0,938
B2/AC1	0,190	0,200	0,185	0,153	0,173	0,164	0,172	0,177
B2/AC2	0,250	0,256	0,238	0,190	0,220	0,209	0,218	0,217

Microtus oeconomus

V případě *Microtus oeconomus* (tab. 9) je situace již méně zřetelná, především proto, že k dispozici je pouze poměrně malý materiál a v některých srovnávacích souborech je druh zastoupen pouze jediným kusem. I přes tuto skutečnost jsou zřejmé zřetelné odlišnosti zkoumané populace – v první řadě se týkají absolutně nejnižších hodnot středních délek anterokonidového komplexu (AC1, AC2) a příslušných proporčních indexů. Základní srovnávací kritérium AC2/L dosahuje střední hodnoty pouze 0,38, což opět odpovídá spíše poměrům obvyklým v závěru staršího pleistocenu (srv. MAUL et al. 2007). Ve srovnání s mladopleistocenními populacemi je zřetelně zvýšena úroveň proměnlivosti (VAR) jednak v celkové délce zubu a zejména pak v nemetrických znacích F1, F2, F6 a F10 charakterisujících tvarovou proměnlivost anterokonidového komplexu.

Celkové zhodnocení

Souborné porovnání výsledků nezávislého mezipopulačního srovnání u tří druhů ukazuje celkem jednoznačně v zásadě týž společný obraz: jde o populace s výrazně odlišnými charakteristikami, které se liší nejen stavem jednotlivých morfometrických znaků, ale i charakterem proměnlivosti a variačními relacemi jednotlivých znaků. Ve znacích, u nichž je možné jednoznačně stanovit

Tab. 10. Souborné srovnání odlišností morfometrických poměrů *M₁ Microtus gregalis* (nad úhlopříčkou) a *M. arvalis* (pod úhlopříčkou) ve zkoumaném souboru (SSJ) a ve společenstvech posledního glacialního cyklu – výsledky párového t-testu pro absolutní hodnoty celého souboru znaků. Tučně jsou vyznačeny odlišnosti s vysokou signifikancí ($p < 0.05$). Zkratky viz tab. 7

Table 10. t-test values for differences in mean values of *M₁* morphometric variables among the particular populations of *Microtus gregalis* (above the diagonal) and of *M. arvalis* (below the diagonal). Statistically significant differences ($p < 0.05$) in bold. For abbreviations see Table 7

	SSJ	Balcarka	ZZJ	ZZd-10	ZZd-9b	ZZd-9	ZZd-8b	ZZd-7a
SSJ	–	–2,117	–2,080	–3,044	–3,045	–2,613	–2,062	–2,608
Balcarka	2,953	–	0,801	–1,729	–2,286	–1,403	–1,417	–1,592
ZZJ	2,770	–2,817	–	–1,890	–2,423	–1,717	–1,161	–1,724
ZZd-10	3,080	–1,227	2,108	–	–1,140	0,749	1,013	0,254
ZZd-9b	3,142	0,807	2,694	2,862	–	1,964	1,730	1,497
ZZd-9	3,143	–0,186	1,924	1,541	–2,564	–	0,765	–1,292
ZZd-8b	2,930	–0,582	2,393	1,324	–2,227	–0,302	–	–1,040
ZZd-7a	2,916	–0,456	1,682	0,942	–2,272	–0,381	–0,094	–

orientaci fylogenetické morfokliny – relativní velikost anterokonidového komplexu (AC/L) nebo stupeň tvarové diferenciace anterokonidového komplexu (nemetrické znaky F1–F11) ukazují poměry ve zkoumané populaci na vysoké zastoupení ancestrálních fenotypů. Charakteristická zde je rovněž vysoká úroveň variability u kategoriálních znaků, které jsou u recentních druhů stabilisovány – zejména jde o úroveň konfluence trianglů T4 a T5 (pitomysový romb), kde nápadné zastoupení přechodných stavů připomíná opět poměry u populací staropleistocenních. S ohledem na proporcčně vyváženou variabilitu jiných znaků ukazují uvedené skutečnosti celkem přesvědčivě, že nejde o důsledek kontaminace, ale o incipientní vlastnost zkoumaných společenstev. Shodnou charakteristikou je pak zřetelně podobnost s poměry u staropleistocenních forem. Spolu s přítomností ancestrálních fenotypů v jiných liniích, resp. taxonů jejichž stratigrafické vymezení vylučuje přítomnost v mladší části středního pleistocenu resp. nejmladším úseku čtvrtohor (zejm. *Dicrostonyx simplicior*), lze shora uvedené výsledky pokládat za jednoznačný doklad skutečnosti, že zkoumané společenstvo, strukturální rysy identické s glacialními společenstvy posledního glacialu, pochází z hlubšího úseku středního pleistocenu.

DISKUSE

Základním cílem předložené práce bylo zhodnotit technikami podrobné biometrické a fenotypové analýzy kuriosní glacialní společenstvo s nejasnou stratigrafickou pozicí. Přítomnost prvků naznačujících středopleistocenní stáří příp. stratigrafickou pozici blízkou závěru staršího pleistocenu – *Dicrostonyx simplicior*, *Microtus gregaloides*, jejichž odlišnosti od mladopleistocenních forem naše srovnání potvrdilo, sama o sobě nemusí o stáří společenstva vypovídat zcela jednoznačně. V jeskynní sedimentaci nelze totiž nikdy vyloučit vliv redepozice, druhotné kontaminace materiálu mladšími sedimenty apod. (LOŽEK 1973). Dokladem, který by podobné podezření mohl vyvrátit by mohl být důkaz odlišných fenotypových a variačních charakteristik celého společenstva resp. jeho vůdčích elementů druhově odpovídajících vůdčím prvkům glacialních společenstev mladšího pleistocenu.

Alternativní postup – srovnání s poměry středopleistocenních populací bohužel není možné v našich podmínkách použít, neboť faunové doklady středního pleistocenu, dostupné z našeho území (HORÁČEK & LOŽEK 1988), představují vždy pouze nepočetné fragmenty společenstev a neposkytují dostatečně bohaté soubory pro kvantitativní variační analýzu. Rovněž údaje o středopleistocenních faunách z jiných oblastí střední Evropy (např. ze severního Německa, kde z uvedeného úseku je k dispozici poměrně velký soubor lokalit – srv. MAUL 2004, MAUL et al. 2007) neobsahují podrobnější morfometrické charakteristiky. Navíc většina faun středopleistocenního stáří představuje spíše společenstva interglacialní, jejichž složení se od našeho souboru značně liší a druhy dominující v našem společenstvu (zejm. *Microtus gregalis*) jsou v nich zastoupeny spíše ojediněle. Tak je tomu i v případě rozsáhlých souborů středopleistocenního stáří z maďarských lokalit (zejm. Tarkö, Uppony a další – srv. JÁNOSSY 1969a, b, 1986). I ty byly biometricky zpracovány jen z nepatrné části a dostupné údaje jsou jen hrubě informativní (JÁNOSSY 1969a, b).

Z těchto důvodů soustředili jsme pozornost na srovnání s biometrickými poměry mladopleistocenních a holocenních populací z území Čech a Slovenska. Příslušné údaje jsou k dispozici v diplomových pracích SŮVOVÉ (2001, 2003), COPKOVÉ (2004) a KREJČOVÉ (2005). Ve většině případů byl těmito autorkami zohledněn shodný soubor biometrických a nemetrických charakteristik a tato skutečnost zaručuje tedy objektivnost a věrohodnost výsledků přímého srovnání.

Výsledky provedených srovnání (viz výše) lze shrnout do konstatování, že v případě obou druhů, které jsou v našem materiálu zastoupeny počty umožňujícími kvantitativní srovnávací analýzu, tj. *Microtus gregalis* a *Microtus arvalis*, se variační poměry i střední hodnoty většiny znaků značně odlišují od poměrů populací Viselského glacialu a holocenu. Důležitým momentem, shodně zaznamenaným u obou uvedených druhů (a přes omezený materiál patrnou i u dalších zastížených taxonů) je výrazně vyšší podíl ancestrálních fenotypů, resp. nízké průměrné hodnoty znaků, charakterizujících úroveň vývojové odvozenosti. Těmi jsou v rodu *Microtus* zejména relativní délka a členitost anterokonidového komplexu (FEJFAR & HORÁČEK 1983, RABEDER 1981), kvantitativně vyjádřena např. poměrem AC/L (VAN DER MEULEN 1974, MAUL 2002, MAUL et al. 2007), a dále pak rovněž nemetrické charakteristiky tvarové diference anterokonidového komplexu M₁ (naše znaky F1–F4, F10, F11). Ve všech těchto značích jsou hodnoty zkoumané populace výrazně nižší než je tomu v populacích posledního glacialu a staršího holocenu.

Neméně důležitým podpůrným argumentem pro závěr o značných odlišnostech mladopleistocenních populací a populací ze zkoumaného společenstva, je odlišnost variačního uspořádání fenotypu, tak jak jej charakterizuje kovariance jednotlivých znaků souborně vyjádřena např. v analýze hlavních komponent (PCA). Charakter uspořádání vztahů – členění fenotypu na několik vzájemně variačně oddělených bloků proměných s velmi podobnými charakteristikami, připomíná spíše poměry u staropleistocenních zástupců rodu (srv. COPKOVÁ 2004) než u mladopleistocenních a holocenních populací. Pro ně je jak v případě *Microtus arvalis* tak *Microtus gregalis* charakteristické spíše variační uvolnění dentálního fenotypu – rozvolnění vazeb mezi jednotlivými proměnnými, vyjádřené rovnoměrným uspořádáním v prostoru faktorového grafu (srv. COPKOVÁ 2004).

Všechny tyto skutečnosti shodně naznačují, že společenstvo lokality Stránská skála jeskyně skutečně představuje jednotku výrazně odlišnou od glacialních společenstev mladého pleistocenu, s nimiž sdílí shodné složení (jak v zastoupení jednotlivých vývojových linií tak v jejich poměrném zastoupení) i shodné variační trendy dominantních druhů vyjádřené šikmostí a špičatostí statistického rozložení jednotlivých znaků. Stavem jednotlivých znaků a nízkou úrovní

jejich vývojové odvozenosti připomíná však zkoumané společenstvo spíše poměry u forem ze závěru staršího pleistocenu resp. nejstarších úseků středního pleistocenu (srv. podobnost s formami z lokality Chlum 4 či Koněprusy C718 včetně *Lemmus* sp. a *Dicrostonyx simplicior*). V žádném z uvedených směrů nebyl nalezen doklad pro případnou kontaminaci společenstva nebo jeho heterogenitu v důsledku přítomnosti fauny různého stáří. Značná šíře proměnlivosti některých znaků, přesahující úroveň jejich proměnlivosti v mladopleistocenních či holocenních populacích (konfluencí trianglů T4 a T5, diferenciace anterokonidového komplexu) je spíše podmíněna přítomností ancestrálních fenotypů a představuje patrně konstituentní charakteristiku zkoumané populace.

Bez podrobnějších dalších srovnání se bohužel nelze odpovědně vyslovit ke stáří zkoumané fauny, ze shora uvedených důvodů zdá se být ovšem pravděpodobné, že pochází z některého z prvních glacialů středního pleistocenu. Jak je zřejmé z paleoklimatických dat (srv. obr. 1) v úvahu přichází nejspíše glacial MIS 16, 14 nebo 12. Shodné strukturální a variační rysy se společenstvy vrcholného glacialu (viz výše) naznačují, že zkoumané společenstvo pochází z glacialu s mimořádným rozvojem glacialních podmínek tj. dlouhého a chladného – v úvahu tedy přichází spíše zóny MIS 16 nebo 12 než 14.

V každém případě lze mikrofauny z lokality Stránská skála jeskyně pokládat za spolehlivý doklad strukturálně kompletní glacialní fauny v úseku výrazně starším, než podobná společenstva byla dosud očekávána.

ZÁVĚR

Technikami paleontologické a biometrické analýzy bylo zpracováno poměrně bohaté společenstvo z výplně lokality Stránská skála jeskyně, strukturálně odpovídající společenstvům vrcholného glacialu nejmladšího pleistocenu.

Uvedený předpoklad o identitě dominantní struktury byl potvrzen srovnáním s poměry ve výběru středoevropských společenstev z různých úseků viselského glacialu a středního pleistocenu.

Podrobná analýza však prokázala několik skutečností jimiž se zkoumané společenstvo od společenstev mladopleistocenních výrazně odlišuje:

- (1) přítomny jsou formy, jejichž fenotypy odpovídají taxonům se stratigrafickým rozšířením omezeným na závěr spodního a počátek středního pleistocenu – nejnápadněji to naznačuje forma *Dicrostonyx simplicior* a fenotypové charakteristiky zástupců rodu *Lemmus* a *Myodes*.
- (2) Fenotypové charakteristiky nejpočetněji zastoupených druhů, *Microtus gregalis*, *M. arvalis* a *M. oeconomus* shodně vykazují výrazné odlišnosti od mladopleistocenních populací nejen v jednotlivých morfometrických charakteristikách, ale především v jejich kombinaci a celkové variační struktuře fenotypu.
- (3) Stav znaků s jednoznačnou orientací fylogenetické morfokliny (relativní velikost anterokonidového komplexu, úroveň diferenciace anterokonidového komplexu M₁) vykazuje invariantně ancestrální stav připomínající spíše poměry u odpovídajících forem staropleistocenních.
- (4) Charakteristickým momentem je vysoká frekvence fenotypů s nekompletní izolací trianglů T4 a T5 až po typy odpovídající staropleistocenním formám *Microtus gregaloides/hintoni*

a *Microtus arvalidens* a obecně značná úroveň proměnlivosti v těchto znacích, jejichž stav u recentních druhů je plně stabilisován.

Uvedené skutečnosti jednoznačně dokládají, že studované společenstvo, strukturně identické s vysoce glacialními specializovanými společenstvy nejmladšího pleistocenu, pochází z hlubšího úseku středního pleistocenu, pravděpodobně z glacialních úseků MIS 16 nebo 12. Jde tedy o nejstarší známé plně vyzrálé glacialního společenstvo a doklad skutečnosti, že tento faunový typ se ustavil mnohem dříve než bylo obecně předpokládáno.

PODĚKOVÁNÍ

Velkým díkem jsme zavázáni Stanislavu ČERMÁKOVÍ a Janu WAGNEROVÍ za zásadní spolupráci při terénním výzkumu lokality, Rudolfovi MUSILOVI děkujeme za četné informace o lokalitě a konsultace problematiky. Práce byla částečně podpořena granty GAAV IAA300130701 a MŠMT 0021620828.

LITERATURA

- ANGERMANN R., 1974: Die Zahnvariabilität bei Microtinen im Lichte von Vavilov's "Gesetz der homologen Serien". Pp.: 61–73. In: KRATOCHVÍL J. & OBRTL R. (eds.): *Symposium theriologicum II. Brno 1971*. Academia, Praha, 296 pp.
- COPKOVÁ H., 2004: *Fylogenetická dynamika dentálního morfotypu Microtus arvalis*. Diplomová práce. Katedra zoologie, přírodovědecká fakulta, Universita Karlova, Praha, 62 pp.
- DYNESIUS M. & JANSOON R., 2000: Evolutionary consequences of changes in species' geographical distributions driven by Milankovitch climate oscillations. *Proceedings of the National Academy of Science*, **97**: 9115–9120.
- FEJFAR O., 1965: Die unter-mittelpleistozäne Mikromammalier-Fauna aus Dobrkovice, Südböhmen. *Berichte der Geologische Gesellschaft DDR*, **10**: 57–65.
- FEJFAR O. & HORÁČEK I., 1983: Zur Entwicklung der Kleinsäugerfaunen im Villányium und Alt-Biharium auf dem Gebiet der ČSSR. *Schriftenreihe für Geologische Wissenschaften, Berlin*, **19–20**: 111–208.
- HEWITT G., 2000: The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, **405**: 907–913.
- HORÁČEK I. & LOŽEK V., 1988: Palaeozoology and the Mid-European Quaternary Past: Scope of the Approach and Selected results. *Rozpravy Československé Akademie Věd, Řada Matematických a Přírodních Věd*, **98**: 1–106.
- HORÁČEK I. & SÁNCHEZ MARCO A., 1984: Comments on the Weichselian small mammal assemblages in Czechoslovakia and their stratigraphical interpretation. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, **1984(9)**: 560–576.
- CHALINE J., 1972: *Les rongeurs du pléistocène moyen et supérieur de France. Cahiers de Paléontologie*. Centre National de la Recherche Scientifique, Paris, 410 pp.
- JÁNOSSY D., 1969a: Stratigraphische Auswertung der europäischen mittelpleistozänen Wirbeltierfauna. Teil I. *Berichte der Gesellschaft für Geologische Wissenschaften, Reihe A, Geologie und Paläontologie, Berlin*, **14**: 367–438.
- JÁNOSSY D., 1969b: Stratigraphische Auswertung der europäischen mittelpleistozänen Wirbeltierfauna. Teil II. *Berichte der Gesellschaft für Geologische Wissenschaften, Reihe A, Geologie und Paläontologie, Berlin*, **14**: 573–643.
- JÁNOSSY D., 1986: *Pleistocene Vertebrate Faunas of Hungary*. Elsevier, Amsterdam, 208 pp.
- KNITLOVÁ M., 2008: *Historie rodu Apodemus v holocénu střední Evropy*. Diplomová práce. Katedra zoologie, přírodovědecká fakulta, Universita Karlova, Praha, 57 pp.
- KREJČOVÁ D., 2005: *Fylogenetická dynamika dentálního morfotypu Clethrionomys glareolus (Mammalia: Arvicolidae) v mladších čtvrtohorách*. Diplomová práce. Katedra zoologie, přírodovědecká fakulta, Universita Karlova, Praha, 50+65 pp.

- LOŽEK V., 1973: *Příroda ve čtvrtohorách*. Academia, Praha, 372 pp.
- KOWALSKI K., 1995: Lemmings (Mammalia, Rodentia) as indicators of temperature and humidity in the European Quaternary. *Acta Zoologica Cracoviensia*, **38**: 85–94.
- KOWALSKI K., 2001: Pleistocene rodents of Europe. *Folia Quaternaria*, **72**: 3–389.
- KURTÉN B., 1968: *Pleistocene Mammals of Europe*. Aldine Publishing, Chicago, 317 pp.
- MARTIN R. A., 1993: Patterns of variation and speciation in Quaternary rodents. Pp.: 226–280. In: MARTIN R. A. & BARNOSKY A. D. (eds.): *Morphological Change in Quaternary Mammals of North America*. Cambridge University Press, New York, 430 pp.
- MAUL L. C., 2002: Bedeutende Fossilvorkommen des Quartärs in Thüringen. Teil 4: Kleinsäugetiere. *Beiträge zur Geologie Thüringens, Neue Folge*, **9**: 187–205.
- MAUL L. C., HEINRICH W.-D., PARFITT S. A. & PAUNESCU A.-C., 2007: Comment on the correlation between magnetostratigraphy and the evolution of *Microtus* (Arvicolidae, Rodentia, Mammalia) during the Early and early Middle Pleistocene. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **259**: 243–263.
- VAN DER MEULEN A. J., 1973: Middle Pleistocene smaller Mammals from the Monte Peglia (Orvieto, Italy) with special reference to the phylogeny of *Microtus* (Arvicolidae, Rodentia). *Quaternaria*, **17**: 1–144.
- MUSIL R., 1965: Aus der Geschichte der Stránská skála. *Acta Musei Moraviae, Scientiae Naturales*, **50**: 75–106.
- MUSIL R., 1972: Die Geschichte der Pleistozänforschung an der Lokalität Stránská skála (1910–1945). Pp.: 9–14. In: MUSIL R. (ed.): *Stránská skála I 1910–1945. Anthropos 20 (Nová série 12)*. Moravské zemské muzeum, Brno, 204 pp.
- MUSIL R. (ed.), 1995: *Stránska skala Hill. Excavation of open-air sediments 1964–1972. Anthropos 26 (Nová série 18)*. Moravské zemské muzeum a Nadace Litera, Brno, 213 pp.
- MUSIL R., 2006: Nálezy obratlovců v Moravském krasu a jejich význam pro jeho poznání. *Speleoforum*, **25**: 82–83.
- MUSIL R. & VALOCH K., 1968: Stránská skála: its meaning for Pleistocene studies. *Current Anthropology*, **9**: 534–539.
- NADACHOWSKI A., 1982: *Late Quaternary Rodents of Poland with Special Reference to Morphotype Determination Analysis of Voles*. Polskie wydawnictwo naukowe, Warszawa, 108 pp.
- NEHRING A., 1890: *Über Tundren und Steppen der Jetzt- und Vorzeit mit besonderer Berücksichtigung ihrer Fauna*. Dümmler, Berlin, viii+257 pp.
- RABEDER G., 1981: Die Arvicoliden (Rodentia, Mammalia) aus dem Pliozän und dem älteren Pleistozän von Niederösterreich. *Beiträge zur Paläontologie Österreichs*, **6**: 1–373.
- RINGEL T., 1996: *Morfometrická analýza fosilních a recentních populací rodu Arvicola*. Diplomová práce. Katedra zoologie, přírodovědecká fakulta, Universita Karlova, Praha, 53 pp.
- SŮVOVÁ Z., 2001: *Mikroevoluční trendy u hrabošů rodu Microtus v průběhu posledního glaciálního cyklu*. Bakalářská diplomová práce. Katedra zoologie, biologická fakulta, Jihočeská universita, České Budějovice, 32 pp.
- SŮVOVÁ Z., 2003: *Fenotypická dynamika hrabošů rodu Microtus na hranici pleistocén/holocén: mezidruhová a meziregionální srovnání*. Diplomová práce. Katedra zoologie, biologická fakulta, Jihočeská universita, České Budějovice, 55 pp.
- STORCH G., 1974: Die Pleistozän-Holozän-Grenze bei *Arvicola* in Süddeutschland. Pp.: 347–353. In: KRATOCHVÍL J. & OBRTL R. (eds.): *Symposium theriologicum II. Brno 1971*. Academia, Praha, 296 pp.
- TESAKOV A., 1996: Evolution of bank voles (*Clethrionomys*, Arvicolinae) in the late Pliocene and early Pleistocene of Eastern Europe. *Acta Zoologica Cracoviensia*, **39**: 541–547.
- WOLDŘICH J. N., 1880: Diluviale Fauna von Zuzlawitz bei Winterberg im Böhmerwalde, I Theil. *Sitzungsberichte der kaiserliche Akademie der Wissenschaften, Abtheilung I*, **82**: 7–66.
- WOLDŘICH J. N., 1882: Diluviale Fauna von Zuzlawitz bei Winterberg im Böhmerwalde, II Theil. *Sitzungsberichte der kaiserliche Akademie der Wissenschaften, Abtheilung I*, **84**: 177–269.
- WOLDŘICH J. N., 1884: Diluviale Fauna von Zuzlawitz bei Winterberg im Böhmerwalde, III Theil. *Sitzungsberichte der kaiserliche Akademie der Wissenschaften, Abtheilung I*, **88**: 978–1057.