ISSN 1211-8796

Acta Mus. Moraviae, Sci. geol.
LXXXXI (2006): 235–252, 2006

HERPETOFAUNA STŘEDNÍHO PLEISTOCÉNU MLADEČSKÝCH JESKYNÍ (MORAVA, ČESKÁ REPUBLIKA) A JEJÍ PALEOEKOLOGICKÝ VÝZNAM

MIDDLE PLEISTOCENE HERPETOFAUNA OF MLADEČ CAVES (MORAVIA, CZECH REPUBLIC) AND ITS PALAEOECOLOGICAL SIGNIFICANCE

MARTIN IVANOV

Abstract

Ivanov, M. (2006): Herpetofauna středního pleistocénu Mladečských jeskyní (Morava, Česká republika) a její paleoekologický význam. Acta Musei Moraviae, Sci. geol., 91, 235–252.

Middle Pleistocene herpetofauna of Mladeč Caves (Moravia, Czech Republic) and its palaeoecological significance

Herpetological assemblage of Mladeč 2 site (Mladeč Caves: Moravia, Czech Republic) is a typical example of distinctively interglacial assemblage of the last warm stage of the Holsteinian complex. Altogether 12 taxa have been reported from Mladeč 2 site: *Triturus* cf. *cristatus, Triturus vulgaris, Rana temporaria, Bufo bufo, Anguis fragilis, Elaphe longissima, Elaphe* sp., *Coronella* cf. *austriaca, Natrix natrix, Natrix* cf. *tessellata, Natrix* sp. a *Vipera berus.* Herpetological assemblage of Mladeč 2 site indicates woody-steppe environment with pond biotopes and active streams in their proximity. Temperatures were generally higher than present-day temperatures. Although high mean annual temperatures were typical for the last stage of the Holsteinian complex, no Mediterranean herpetological species have been reported from this site. The absence of extant representatives of the Mediterranean herpetofauna in Central Europe (north of the Pannonian Lowland) is apparent as early as at the beginning of the Cromerian complex.

Key words: Amphibians, squamate reptiles, assemblages, climate, palaeoecology, Middle Pleistocene.

Martin Ivanov, Institute of Geological Sciences, Faculty of Science, Masaryk University, Kotlářská 2, 611 37 Brno, Czech Republic, e-mail: mivanov@sci.muni.cz

1. Úvod

Mladečské jeskyně (obr. 1) se nacházejí přibližně 1,5 km ZSZ od obce Mladeč na Olomoucku. Lokalita je umístěna na V–Z směrem protaženém vrchu Třesín (345 m n. m.), jenž je tvořen devonskými zkrasovatělými vápenci. Vrch Třesín je součástí Ludmírovské vrchoviny nacházející se v SZ části Bouzovské vrchoviny (Demek *et al.* 1987).

Ačkoliv první nálezy fosilních obratlovců jsou spojené se samotným objevením Mladečských jeskyní v r. 1828, skutečný výzkum se poprvé prováděl až koncem 19. a na počátku 20. století v souvislosti s početnými antropologickými nálezy. V letech 1958–1962 byly Mladečské jeskyně podrobně zkoumány pod vedením prof. J. Jelínka a v té době byl vytvořen nový plán hlavní jeskyně s vyznačením pozice kopaných sond (Jelínek 1959).

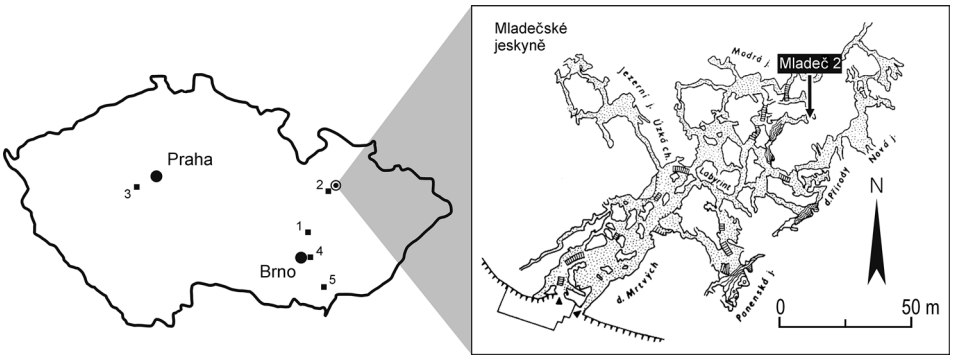
V „Dómu mrtvých“ byly v průběhu výzkumů v letech 1958–1962 vykopány celkem 4 sondy. Většina dnes známého herpetologického materiálu (Ivanov 1997a, 1997b) pochází ze sondy č. II, v menší míře pak z báze nadzemní části suťového kužele nacházejícího se

ssv. od „Dómu mrtvých“. HORÁČEK a LOŽEK (1984) se pokusili o zpracování problematiky stáří spodnopleistocenních sedimentů pomocí studia savčí mikrofauny a malakofauny. Fauna sedimentů sondy II dokumentuje nepochybně období některého ze starších interglaciálů, časově pravděpodobně předcházejícího cromerský komplex. Nelze vyloučit, že by se mohlo jednat o waalský interglaciál, resp. konec waalského interglaciálu (IVANOV 1993).

V této práci studovaný herpetologický materiál pochází z lokality označené Mladeč 2 (obr. 1). Materiál byl v průběhu let 1993–2002 odebrán v postranní chodbě mimo turistickou trasu asi 30 m S od stalagmitu zvaného „Mumie“ (I. Horáček, pís. sdělení). Studium savčí mikrofauny prokázalo středopleistocenní stáří ($Q3_2$ sensu HORÁČEK a LOŽEK 1988), jež s největší pravděpodobností časově koreluje s obdobím tvorby PK V odpovídajícímu krátkému, avšak velmi teplému úseku OIS 9 (HORÁČEK a LOŽEK 1988). V regionální klasifikaci spadá lokalita do období svrchní části holsteinského komplexu (interglaciál Dömnitz v Německu). V rámci suťového kužele bylo vyčleněno několik vrstev, nejvýznamnější akumulace paleontologického materiálu pocházejí ze spodní části profilu, z vrstev č. 4 a 2 a ze svrchní části profilu.

Názvosloví při determinaci fosilního materiálu obojživelníků vychází z prací BÖHMEHO (1977), RATNIKOVA (2001), SANCHÍZE (1998) a HODROVÉ (1984). Při popisu hadů se vychází z práce SZYNDLARA (1984). Základní systematické členění vychází z práce SANCHÍZE (1998) a ROČKA (2002). Studovaný materiál z lokality Mladeč 2 je součástí soukromých sbírek I. Horáčka.

Seznam zkratek použitých v textu:
ZZSiD: Instytut Systematyki i Ewolucji Zwierząt PAN, Kraków
ML2ih: Mladeč 2, sbírka I. Horáčka
cl: délka centra obratle



Obr. 1. Lokality s publikovanou kvartérní herpetofaunou z území České republiky a umístění lokality Mladeč 2 v Mladečských jeskyních. 1 – Malá Dohoda – lom (spodní pleistocén, spodní bihar); 2 – Jeskyně Za Hájovnou, Javoříčský kras (střední pleistocén, holsteinský komplex – ?svrchní pleistocén); 3 – Koněpruské jeskyně – C 718 (střední pleistocén, svrchní bihar); 4 – Stránská skála (střední pleistocén, cromerský komplex); 5 – Čejč (holocén). Kroužkem je označena poloha Mladečských jeskyní (spodní pleistocén – střední pleistocén). (IVANOV, 1995, 1996, 1997a, b, v tisku; MŁYNARSKI, 1964; SKUTIL, 1960).

Fig. 1. Localities with published Quaternary herpetofaunas from the area of Czech Republic and the location of Mladeč 2 site in Mladeč Caves. 1 – Malá Dohoda Quarry (Early Pleistocene, Early Biharian); 2 – Za Hájovnou Cave, Javoříčko Karst (Middle Pleistocene, Holsteinian complex – ?Late Pleistocene); 3 – Koněprusy Caves – C 718 (Middle Pleistocene, Late Biharian); 4 – Stránská Skála Hill (Middle Pleistocene, Cromerian complex); 5 – Čejč (Holocene). Location of the Mladeč Caves (Early Pleistocene – Middle Pleistocene) is marked by a circle (IVANOV, 1995, 1996, 1997a, b, in press; MŁYNARSKI, 1964; SKUTIL, 1960).

naw: šířka centra obratle
or: rozpětí hodnot

2. Systematická část

Podtřída: Amphibia LINNAEUS, 1758
Infratřída: Caudata OPPEL, 1811
Řád: Salamandroidea NOBLE, 1931
Čeleď: Salamandridae GRAY, 1825
Rod: *Triturus* RAFINESQUE, 1815
Triturus cf. *cristatus* (LAURENTI, 1768)

Triton cristatus LAURENTI, 1768: 39.
Triturus cristatus (LAURENTI, 1768): BARUŠ, OLIVA *et al.* (1992a).

Materiál: Mladeč 2 – vrchní část profilu: 1 prekaudální obratel (ML2ih-1); Mladeč 2 – vrstva ±4 (380–400 cm): 1 prekaudální obratel (ML2ih-2).

Prekaudální obratle (obr. 2A–C): Lépe dochovaný obratel je částečně fragmentární s odlomeným levým příčným výběžkem pro uchycení žeber a nedochovanými postzygapofýzami. Centrum obratle je poměrně velké. Z laterálního pohledu je trnový výběžek po celé své délce nápadně nízký, vyvinut je prakticky pouze ve střední části délky obratlů. Kaudální část neurálního oblouku se postupně dorzálně zvedá. Přední zygapofyzální hřebínek je umístěn níže než zadní. Střední část délky obratlového centra je výrazně dorzálně vyklenutá. Kondyl je umístěn na šíji bez konstrikce, jeho kraniální okraj je výrazně plochý s dochovanou notochordální jamkou v jeho centrální části. Z dorzálního pohledu se začíná kraniální okraj trnového výběžku zvedat přibližně na úrovni kaudálního okraje protáhle oválných prezygapofyzálních artikulárních plošek. Příčné výběžky jsou namířeny výrazně postero-laterálně. Z ventrálního pohledu se přední ventrální hřebínek táhne až k bázi šíje kondylu, zadní ventrální hřebínek je jasně kratší. Na ventrálním povrchu obratle se vyskytuje několik dobře patrných subcentrálních otvorů, často navzájem propojených. Z kraniálního pohledu je přední okraj neurálního oblouku výrazně klenutý, prezygapofýzy jsou mírně dorzálně ukloněny, stejně jako báze příčných výběžku pro uchycení žeber.

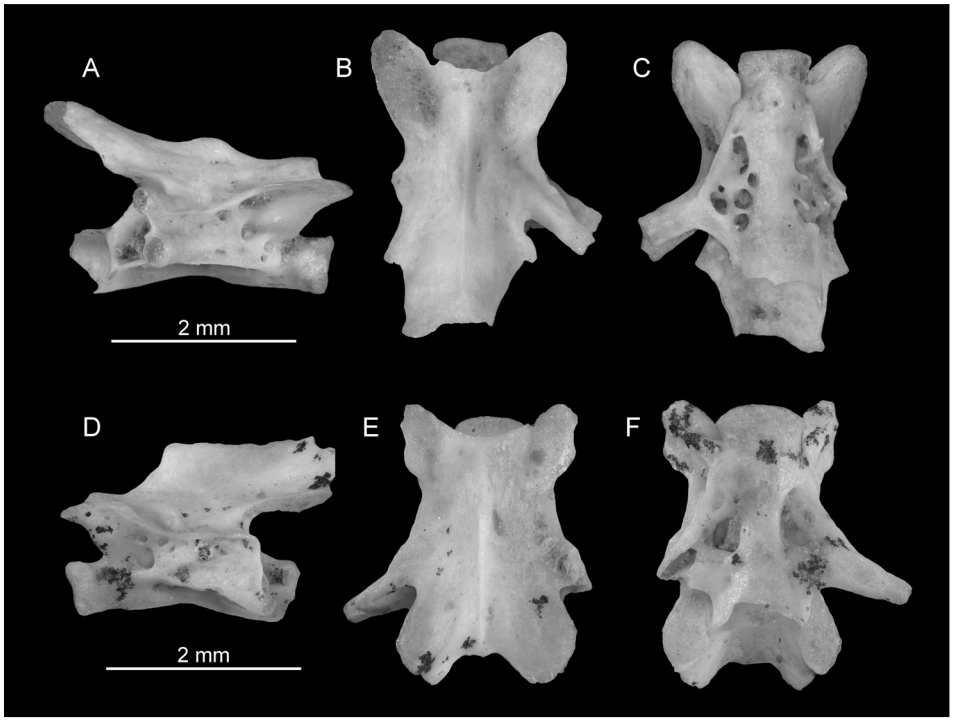
Poznámka: Kompletnější obratel se vyznačuje velmi nízkým trnovým výběžkem a dorzálně zvednutou kaudální částí neurálního oblouku. Tyto znaky jsou typické (HODROVÁ 1984) pro zástupce druhu *Triturus cristatus*, fragmentární kaudální ohraničení neurálního oblouku však znemožňuje detailnější srovnání (HOLMAN 1998).

Rod: *Triturus* RAFINESQUE, 1815
Triturus vulgaris LINNAEUS, 1758

Lacerta vulgaris LINNAEUS, 1758: 206.
Triturus vulgaris (LINNAEUS, 1758): BARUŠ, OLIVA *et al.* (1992a).

Materiál: Mladeč 2 – vrchní část profilu: 1 prekaudální obratel (ML2ih-3).

Prekaudální obratel (obr. 2D–F): Obratel je částečně fragmentární s odlomeným pravým příčným výběžkem pro uchycení žeber a poškozeným kaudálním okrajem obratlového centra. Z laterálního pohledu je trnový výběžek vysoký s mírně kaudálně ukloněným kraniálním okrajem. Přední zygapofyzální hřebínek je výrazně delší než zadní. Kaudální část neurálního oblouku se příkře dorzálně zvedá. Centrum obratle je krátké, dorzálně prohnuté. Kraniální okraj kotylu je plochý s náznakem notochordální jamky, na bázi kondylu se nachází dobře patrná konstrikce. Z dorzálního pohledu se kraniální okraj trnového vý-



Obr. 2. *Triturus* cf. *cristatus* (LAURENTI, 1768) z lokality Mladeč 2 (střední pleistocén, holsteinský komplex, $Q3_2$ sensu HORÁČEK a LOŽEK 1988), vzorek z vrchní části profilu. A–C: prekaudální obratel (ML2ih-1). Pohled: A – laterální, B – dorzální, C – ventrální. *Triturus vulgaris* LINNAEUS, 1758 z lokality Mladeč 2 (střední pleistocén, holsteinský komplex, $Q3_2$ sensu HORÁČEK a LOŽEK 1988), vrstva ±4 (380–400 cm). D–F: prekaudální obratel (ML2ih-3). Pohled: D – laterální, E – dorzální, F – ventrální.

Fig. 2. *Triturus* cf. *cristatus* (LAURENTI, 1768) from the Mladeč 2 site (Middle Pleistocene, Holsteinian complex, $Q3_2$ sensu HORÁČEK and LOŽEK 1988), a sample from the upper part of profile. A–C: Precaudal vertebra (ML2ih-1). A – lateral, B – dorsal, C – ventral views. *Triturus vulgaris* LINNAEUS, 1758 from the Mladeč 2 site (Middle Pleistocene, Holsteinian complex, $Q3_2$ sensu HORÁČEK and LOŽEK 1988), layer number ±4 (380–400 cm). D–F: Precaudal vertebra (ML2ih-3). D – lateral, E – dorsal, F – ventral views.

běžku rychle zvedá přibližně na úrovni kaudálního okraje částečně poškozených prezygapofyzálních artikulárních plošek. Poté pokračuje až ke kaudálnímu okraji neurálního oblouku, aniž by se vidličnatě větvil. Levý příčný výběžek pro uchycení žeber s poškozeným dorzálním výběžkem je namířen výrazně postero-laterálně. Z ventrálního pohledu lze pozorovat dobře vyvinutý přední ventrální hřebínek přichycený k bázi ventrálního výběžku nosiče žeber. Zadní ventrální hřebínek je poškozen. Na bázi každého z obou příčných výběžků je vyvinut výrazný subcentrální otvor. Z kraniálního pohledu je přední okraj neurálního oblouku výrazně klenutý, prezygapofýzy jsou dorzálně zvednuté. Ventrální výběžek příčného výběžku je namířen ventrálně, dorzální výběžek směřuje dorzálně.

Poznámka: Trnový výběžek, jenž je v přední polovině délky obratle vysoký, a dorzálně příkře zvednutá kaudální část neurálního oblouku (jeho zadní třetina) jsou zaky charakteristické pro zástupce *Triturus vulgaris* a *Triturus alpestris* (LAURENTI, 1768). Neurální hřebínek druhu *Triturus alpestris* je však výrazně nižší (HODROVÁ 1984). Kaudální okraj neurálního oblouku se poměrně úzkým zářezem tvaru obráceného písmene „W“ (cf. HODROVÁ 1984; HOLMAN 1998) shoduje se zástupci druhu *Triturus vulgaris*.

Infratřída: Salientia LAURENTI, 1768
Řád: Anura RAFINESQUE, 1815
Podřád: Neobatrachia REIG, 1958
Čeleď: Ranidae GRAY, 1825
Genus: *Rana* LINNAEUS, 1758
Rana temporaria LINNAEUS, 1758

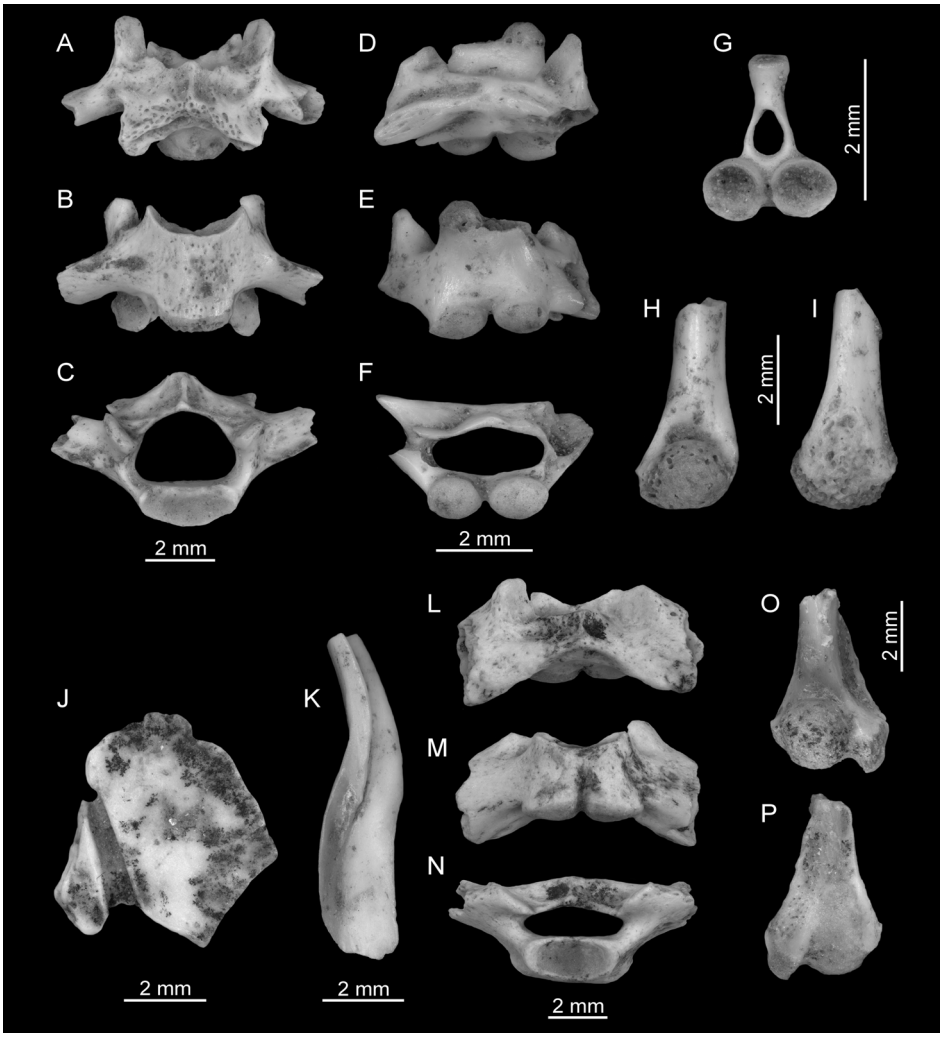
Rana temporaria LINNAEUS, 1758: 212, partim.
Rana muta LAURENTI, 1768
Rana fusca THOMAS, 1855 (sec. BOULENGER 1898)
Rana temporaria LINNAEUS, 1758: MERTENS a MÜLLER (1928: 20).
Rana temporaria LINNAEUS, 1758: BARUŠ, OLIVA *et al.* (1992a).

Materiál: Mladeč 2 – vrstva ±2 (180–230 cm): 3 presakrální obratle (ML2ih-4–6); Mladeč 2 – vrstva ±4 (380–400 cm): 2 presakrální obratle (ML2ih-7–8), 3 sakrální obratle (ML2ih-9–11), 2 urostyly (ML2ih-12–13), 1 humerus (sin.) (ML2ih-14).

Presakrální obratle (obr. 3A–C): Obratle jsou procélní, poslední presakrální obratel však má na kaudálním okraji obratlového centra vyvinut kotyl pro napojení na sakrální obratel. Z dorzálního pohledu jsou prezygapofýzy vzájemně odděleny širokým kraniálním okrajem neurálního oblouku. Příčné výběžky jsou namířeny postero-laterálně. Z kraniálního pohledu se kaudální část neurálního oblouku výrazně zvedá a vybíhá v nízký, na bázi široký trnový výběžek. Neurální kanál se vyznačuje velkým průměrem, je vysoký, široce zaobleně triangulární. Okraj vždy poškozeného kondylu je naopak velmi úzký, oválně protažený.
Sakrální obratle (obr. 3D–F): Obratle se vyznačují přítomností párového kondylu na kaudálním okraji obratlového centra a přítomností velkého nepárového kondylu na jeho kraniálním okraji. Ten je u nalezeného materiálu buď odlomen, nebo pouze částečně zachován. U jednoho z nálezů (ML2ih-11) lze pozorovat srůst sakrálního obratle s posledním presakrálním obratlem. Sakrální apofýzy jsou většinou odlomeny již na bázi, u jednoho z fragmentů je dochována úzká postero-laterálně namířená levá sakrální apofýza. Laterální hřebínky neurapofýz jsou krátké, široké, většinou umístěné uprostřed velmi krátkého neurálního oblouku. Z ventrálního pohledu jsou kaudálně umístěné kondyly navzájem odděleny výrazným hlubokým zářezem. Z kraniálního pohledu je neurální oblouk plochý, neurální kanál je oválný.
Urostyl (obr. 3G): Vyznačuje se plochým ventrálním povrchem a z kraniálního pohledu navzájem jasně oddělenými jamkami pro napojení na párový kondyl sakrálního obratle. Neurální kanál je vysoký, tvaru dorzálně protaženého rovnoramenného trojúhelníku.
Humerus (obr. 3H, I): Dochoval se pouze fragment radioulnárního konce levého humeru. Epicondylus ulnaris je odlomen. Z ventrálního pohledu se nad hlavou humeru (eminentia capitata) nachází mělká široká jamka (fossa cubitalis ventralis). Mediální hřebínek (crista medialis) je velmi slabě vyvinut, stejně jako hřebínek laterální (crista lateralis). Osa otisku po kloubním pouzdře (impressio olecraneana) je z dorzálního pohledu umístěna ve střední ose kosti a má přibližně pravidelně parabolický obrys.

Poznámka: Presakrální obratle se vyznačují krátkým neurálním obloukem se široce oddělenými prezygapofýzami a příčnými výběžky namířenými postero-laterálně. Těmito znaky se materiál shoduje s recentními zástupci (cf. RATNIKOV 2001). Také sakrální obratle a dochované urostyly se neodlišují od recentních zástupců (cf. BÖHME 1977; RATNIKOV 2001). Radioulnární konec levého humeru, nelišící se od recentního materiálu, nemá vyvinut výrazný mediální hřebínek, což svědčí o možném přiřazení k samici druhu *Rana temporaria*.

Čeleď: Bufonidae GRAY, 1825
Rod: *Bufo* LAURENTI, 1768
Bufo bufo (LINNAEUS, 1758)



Obr. 3. *Rana temporaria* LINNAEUS, 1758 z lokality Mladeč 2 (střední pleistocén, holsteinský komplex, $Q3_2$ sensu HORÁČEK a LOŽEK 1988), vrstva ±2 (180–230 cm) a vrstva ±4 (380–400 cm). A–C: presakrální obratel (ML2ih-5); D–F: sakrální obratel (ML2ih-9); G: urostyl (ML2ih-12); H, I: humerus (sin.) (ML2ih-14). Pohled: A, D, I – dorzální, B, E, H – ventrální, C, G – kraniální, F – kaudální. *Bufo bufo* LINNAEUS, 1758 z lokality Mladeč 2 (střední pleistocén, holsteinský komplex, $Q3_2$ sensu HORÁČEK a LOŽEK 1988), vrstva ±4 (380–400 cm). J: frontoparietale (sin.) (ML2ih-15); K: praearticulare (dext.) (ML2ih-16); L–N: sakrální obratel (ML2ih-19); O, P: humerus (dext.) (ML2ih-20). Pohled: J, K, L, P – dorzální, M, O – ventrální, N – kraniální.

Fig. 3. *Rana temporaria* LINNAEUS, 1758 from the Mladeč 2 site (Middle Pleistocene, Holsteinian complex, $Q3_2$ sensu HORÁČEK and LOŽEK 1988), layer number ±2 (180–230 cm) and layer number ±4 (380–400 cm). A–C: Presacral vertebra (ML2ih-5); D–F: Sacral vertebra (ML2ih-9); G: Urostyle (ML2ih-12); H, I: Left humerus (ML2ih-14). A, D, I – dorsal, B, E, H – ventral, C, G – cranial, F – caudal views. *Bufo bufo* LINNAEUS, 1758 from the Mladeč 2 site (Middle Pleistocene, Holsteinian complex, $Q3_2$ sensu HORÁČEK and LOŽEK 1988), layer number ±4 (380–400 cm). J: Left frontoparietal (ML2ih-15); K: Right praearticular (ML2ih-16); L–N: Sacral vertebra (ML2ih-19); O, P: Right humerus (ML2ih-20). J, K, L, P – dorsal, M, O – ventral, N – cranial views.

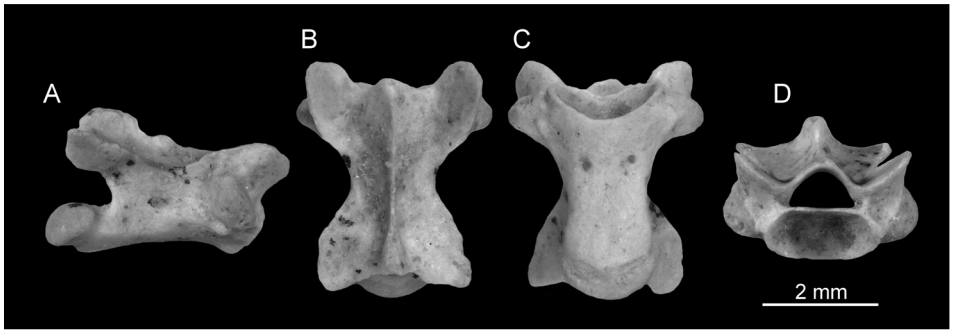
Rana bufo LINNAEUS, 1758: 210.
Bufo vulgaris LAURENTI, 1768: 28.
Bufo bufo (LINNAEUS, 1758): BARUŠ, OLIVA *et al.* (1992a).
Materiál: Mladeč 2 – vrstva ±4 (380–400 cm): 1 frontoparietale (sin.) (ML2ih-15), 1 praearticulare (dext.) (ML2ih-16), 3 sakrální obratle (ML2ih-17–19), 3× humerus (dext.) (ML2ih-20–22).

Frontoparietale (obr. 3J): Fragment levé kaudální části frontoparietale má z dorzálního pohledu na bázi prootikálního výběžku (processus prooticalis – sensu BÖHME 1977; processus lateralis – sensu SANCHÍZ 1998) vyvinut hluboký široký zářez. Dorzální povrch kosti je plochý a zcela hladký.
Praearticulare (obr. 3K): Dochoval se fragment kaudální části esovitě prohnuté pravé kosti praearticulare (angulospleniale – sensu HOSSINI a RAGE 2000; goniale – sensu RATNIKOV 2001). Processus coronoideus je nízký, crista paracoronoidea zcela mizí uprostřed báze výběžku koronoidu.
Sakrální obratle (obr. 3L–N): Obratle jsou procélní, sakrální apofýzy jsou již na bázi odlomené. Z dorzálního pohledu v kraniálním směru vybíhají prezygapofyzální artikulární plošky oválného obrysu. Ty svírají s kraniálním okrajem neurálního oblouku přibližně pravý úhel. Processus spinosus je nízký. Laterální hřebínky neurapofýz jsou posunuty výrazně dozadu, část neurálního oblouku těsně za neurapofýzami je velmi krátká. Z ventrálního pohledu je nápadný párový kondyl, kondyly jsou navzájem jasně odděleny. Z kraniálního pohledu má kotyl protáhle oválný obrys, prezygapofýzy se široce oválnými prezygapofyzálními artikulárními ploškami svírají s kraniálním okrajem neurálního oblouku úhel téměř 90°. Z kaudálního pohledu mají oba kondyly eliptický obrys.
Humerus (obr. 3O, P): Dochovaly se pouze radioulnární konce humerů. U nejkompletnějšího fragmentu je zachován epicondylus ulnaris, mediální hřebínek (crista medialis) je dobře patrný, není však silně vyvinut. Jeho mediální okraj je zahnut mírně dorzálně. Laterální hřebínek (crista lateralis) je méně nápadný. Dobře patrná jamka (fossa cubitalis ventralis) je vyvinutá nad centrální částí hlavy humeru (eminentia capitata). Z dorzálního pohledu je osa otisku po kloubním pouzdře (impressio olecraneana) výrazně posunuta k laterálnímu okraji kosti.

Poznámka: Fragment frontoparietalie se shoduje s recentním srovnávacím materiálem, typické jsou hladký dorzální povrch a přítomnost hlubokého širokého zářezu na bázi prootikálního výběžku (BÖHME 1977). Processus coronoideus a crista paracoronoidea svým tvarem a průběhem odpovídají (cf. RATNIKOV 2001) recentním zástupcům *Bufo bufo*. Též sakrální obratle jsou typické pro *Bufo bufo*, odlišují se od *Bufo viridis* LAURENTI, 1768 absencí struktury tvaru obráceného písmene „W“ tvořenou více dopředu posunutými laterálními hřebínky neurapofýz a delším kaudálně namířeným mediálním hřebínkem (DELFINO a BAILON 2000). Humerus rodu *Bufo* je typický posunem osy otisku po kloubním pouzdře (impressio olecraneana) k laterálnímu okraji kosti (RATNIKOV 2001). Morfologie dorzálně zvednutého mediálního hřebínku a průběh fossa cubitalis ventralis svědčí o přiřazení ke druhu *Bufo bufo*.

Infratřída: Diapsida
Řád: Squamata OPPEL, 1811
Podřád: Sauria MCCARTNEY, 1802
Čeleď: Anguidae GRAY, 1825
Rod: *Anguis* LINNAEUS, 1758
Anguis fragilis LINNAEUS, 1758

Anguis fragilis LINNAEUS, 1758: 229.
Anguis fragilis LINNAEUS, 1758: BARUŠ, OLIVA *et al.* (1992b).
Materiál: Mladeč 2 – vrchní část profilu: 1 trupový obratel (ML2ih-23).



Obr. 4. *Anguis fragilis* LINNAEUS, 1758 z lokality Mladeč 2 (střední pleistocén, holsteinský komplex, $Q3_2$ sensu HORÁČEK a LOŽEK 1988), vzorek ze svrchní části profilu. A–D: trupový obratel (ML2ih-23). Pohled: A – laterální, B – dorzální, C – ventrální, D – kraniální.

Fig. 4. *Anguis fragilis* LINNAEUS, 1758 from the Mladeč 2 site (Middle Pleistocene, Holsteinian complex, $Q3_2$ sensu HORÁČEK and LOŽEK 1988), a sample from the upper part of profile. A–D: Trunk vertebra (ML2ih-23). A – lateral, B – dorsal, C – ventral, D – cranial views.

Trupový obratel (obr. 4A–D): Dochovaný obratel se vyznačuje mírně zaobleným ventrálním povrchem bez stop po hemálním kýlu a laterálními ventrálními okraji centra obratle, které jsou přibližně paralelní. Na ventrálním povrchu jsou vyvinuty dva jasně patrné subcentrální otvory. Trnový výběžek je poměrně nízký, prezygapofyzální artikulární plošky dorzálně ukloněných prezygapofýz jsou velké a mají široce oválný obrys. Z kraniálního pohledu je kotyl výrazně dorzo-ventrálně zploštělý.

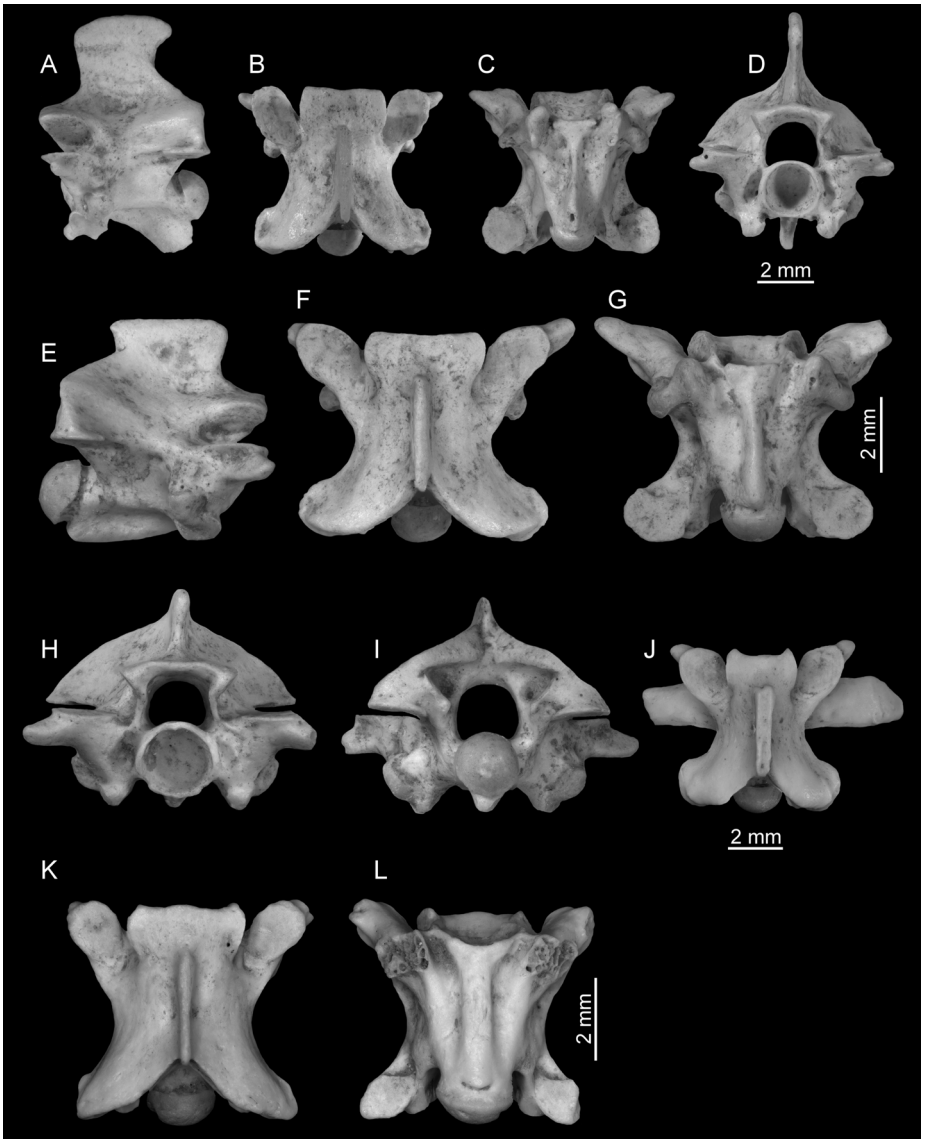
Poznámka: Průběh laterálních ventrálních okrajů obratlového centra a absence hemálního kýlu na ventrálním povrchu dokládají (HOLMAN 1998) přiřazení k zástupcům druhu *Anguis fragilis*.

Podřád: Serpentes LINNAEUS, 1758 (Ophidia BRONGNIART, 1800)
Čeleď: Colubridae OPPEL, 1811
Podčeleď: Colubrinae OPPEL, 1811
Rod: *Elaphe* FITZINGER, 1883
Elaphe longissima (LAURENTI, 1768)

Natrix longissima LAURENTI, 1768: 74.
Elaphe longissima (LAURENTI, 1768): BARUŠ, OLIVA *et al.* (1992b).

Materiál: Mladeč 2 – vrstva ±2 (180–230 cm): 7 krčních obratlů (ML2ih-24–30), 3 trupové obratle (ML2ih-31–33), 2 kaudální obratle (ML2ih-34–35); Mladeč 2 – spodní část profilu: 3 krční obratle (ML2ih-36–38), 32 trupových obratlů (ML2ih-39–70), 7 kaudálních obratlů (ML2ih-71–77); Mladeč 2 – vrchní část profilu: 6 krčních obratlů (ML2ih-78–83), 24 trupových obratlů (ML2ih-84–107), 3 kaudální obratle (ML2ih-108–110); Mladeč 2 – vrstva ±4 (380–400 cm): 52 krčních obratlů (ML2ih-111–162), 176 trupových obratlů (ML2ih-163–309; ML2ih-1234–1262), 16 kaudálních obratlů (ML2ih-310–325).

Krční obratle (obr. 5A–D): Obratle se z laterálního pohledu vyznačují krátkým centrem a vysokým trnovým výběžkem, jehož kraniální okraj se mírně naklání dopředu. Hypapofýza, většinou odlomená poblíž báze, je nejčastěji tenká a distálně špičatá. Parapofyzální výběžky jsou krátké, kraniálně namířené. Z dorzálního pohledu je kraniální okraj zygosfénu většinou takřka přímý s jasnými laterálními laloky. Prezygapofyzální artikulární plošky jsou přibližně oválné, prezygapofyzální výběžky jsou krátké, tenké a špičaté. Z kraniálního pohledu je neurální oblouk klenutý, neurální kanál okrouhlý. Parakotylární otvory se nacházejí po obou stranách okrouhlého kotylu.



Obr. 5. *Elaphe longissima* (LAURENTI, 1768) z lokality Mladeč 2 (střední pleistocén, holsteinský komplex, $Q3_2$ sensu HORÁČEK a LOŽEK 1988), vrstva ±4 (380–400 cm) a vzorek ze spodní části profilu. A–D: krční obratel (ML2ih-132); E–I: trupový obratel (ML2ih-225); J: kaudální obratel (ML2ih-74). Pohled: A, E – laterální, B, F, J – dorzální, C, G – ventrální, D, H – kraniální, I – kaudální. *Elaphe* sp. z lokality Mladeč 2 (střední pleistocén, holsteinský komplex, $Q3_2$ sensu HORÁČEK a LOŽEK 1988), vrstva ±4 (380–400 cm). K, L: trupový obratel (ML2ih-326). Pohled: K – dorzální; L – ventrální.

Fig. 5. *Elaphe longissima* (LAURENTI, 1768) from the Mladeč 2 site (Middle Pleistocene, Holsteinian complex, $Q3_2$ sensu HORÁČEK and LOŽEK 1988), layer number ±4 (380–400 cm), a sample from the lower part of profile. A–D: Cervical vertebra (ML2ih-132); E–I: Trunk vertebra (ML2ih-225); J: Caudal vertebra (ML2ih-74). A, E – lateral, B, F, J – dorsal, C, G – ventral, D, H – cranial, I – caudal views. *Elaphe* sp. from the Mladeč 2 site (Middle Pleistocene, Holsteinian complex, $Q3_2$ sensu HORÁČEK and LOŽEK 1988), layer number ±4 (380–400 cm). K, L: Trunk vertebra (ML2ih-326). K – dorsal, L – ventral views.

Trupové obratle (obr. 5E–I): Obratle se vyznačují nízkým poměrem cl/naw. Z laterálního pohledu je trnový výběžek asi 2× delší než vyšší, s kraniálním okrajem ukloněným dopředu poněkud méně než dozadu. Interzygapofyzální hřbety nejsou ostré, dobře patrné laterální otvory jsou umístěny v depresi. Parapofýzy a diapofýzy jsou přibližně stejně velké, shora míří diapofýzy výrazně laterálně. Krátké subcentrální hřbety jsou dorzálně prohnuté. Z dorzálního pohledu se mezi laterálními laloky zygosfénu většinou nachází široký mediální lalok. Prezygapofyzální artikulární plošky jsou většinou široce oválné, prezygapofyzální výběžky jsou krátké a relativně tupé. Z ventrálního pohledu je hemální kýl tenký, v blízkosti kondylu se někdy lopatkovitě rozšiřuje. Subcentrální hřbety a rýhy jsou obvykle dobře vyvinuty, subcentrální otvory jsou často velmi malé. Postzygapofyzální artikulární plošky mají suborbikulární až nepravidelný obrys. Z kraniálního pohledu je neurální oblouk méně klenutý než u krčních obratlů. Neurální kanál je okrouhlý, zygosfén je slabě konvexní. Parakotylární otvory jsou malé, kotyl je okrouhlý. Metrika (n = 20): cl: or = 4,60–6,40 mm; naw: or = 3,80–5,23 mm; cl/naw: or = 1,09–1,22, průměr 1,19 ±0,03.
Kaudální obratle (obr. 5J): Obratle se vyznačují na bázi silně stavěnými pleurapofýzami, jejichž zužující se kaudální konce z laterálního pohledu míří slabě postero-ventrálně. Trnový výběžek se naklání přibližně ve stejné míře dopředu i dozadu. Hemapofýzy jsou z laterálního pohledu široké a tupé, namířené ventrálně, jejich ventrální okraj je vždy poškozen. Z dorzálního pohledu má kraniální okraj zygosfénu vyvinuty laterální laloky a široký mediální lalok, jenž u největších obratlů chybí. Prezygapofyzální výběžky jsou tenčí a špičatější než u trupových obratlů. Pleurapofýzy předních kaudálních obratlů jsou namířeny výrazně laterálně. Z kraniálního pohledu lze vidět drobné parakotylární otvory. Kotyl je dorzo-ventrálně zploštělý.

Poznámka: Prekaudální obratle z lokality Mladeč 2 se nijak neodlišují od typických recentních zástupců druhu *Elaphe longissima*. U kaudálních obratlů je jejich determinace často komplikována poškozením pleurapofýz a hemapofýz. U rodu *Elaphe* jsou pleurapofýzy kaudálních obratlů obecně gracilní, přičemž druh *E. longissima* se vyznačuje distálně se zužujícími pleurapofýzami. Ty jsou z laterálního pohledu namířeny postero-ventrálně (Szyndlar 1984), čímž se fosilní materiál shoduje s recentními zástupci *E. longissima* (ZZSiD 19, ZZSiD 234, ZZSiD 435).

Rod: *Elaphe* Fitzinger, 1883
Elaphe sp.

Typ rodu: *Elaphe parreyssii* Fitzinger, 1833 = *Elaphe quatuorlineata sauromates* (Pallas, 1814): Baruš, Oliva *et al.* (1992b).

Materiál: Mladeč 2 – vrstva ±4 (380–400 cm): 1 trupový obratel (ML2ih-326).

Trupový obratel (obr. 5K, L): Fragmentární obratel nemá dochovány prezygapofyzální výběžky, synapofýzy a dorzální ukončení trnového výběžku. Z laterálního pohledu byl trnový výběžek přibližně 2× delší než vyšší. Interzygapofyzální hřbety jsou krátké a tupé, těsně pod nimi jsou umístěny velké laterální otvory. Krátké subcentrální hřbety jsou mírně dorzálně klenuté. Z dorzálního pohledu má kraniální okraj zygosfénu vyvinuty dva laterální laloky a široký tupý mediální lalok. Epizygapofyzální hřbety jsou nevýrazné. Prezygapofyzální artikulární plošky jsou oválné. Z ventrálního pohledu je nápadný po celé své délce stejně široký hemální kýl, v přední části obratle laterálně ohraničený poměrně hlubokými subcentrálními žlábky. Postzygapofyzální artikulární plošky mají nepravidelný obrys. Z kraniálního pohledu je neurální oblouk klenutý. Přední okraj zygosfénu je mírně dorzálně klenutý, neurální kanál má vyvinuty výrazné laterální sinusy. Drobné parakotylární otvory se nacházejí po obou stranách okrouhlého kotylu. Metrika obratle: cl = 4,34 mm; naw = 3,45 mm; cl/naw = 1,26.
Poznámka: Tvar kraniálního okraje zygosfénu naznačuje, že se s největší pravděpodobností jedná o zástupce rodu *Elaphe*, u rodu *Hierophis* je přední okraj zygosfénu většinou

Obr. 6. *Coronella* cf. *austriaca* LAURENTI, 1768 z lokality Mladeč 2 (střední pleistocén, holsteinský komplex, $Q3_2$ sensu HORÁČEK a LOŽEK 1988), vrstva ±4 (380–400 cm). A–C: trupový obratel (ML2ih-327). Pohled: A – dorzální; B – ventrální; C – kraniální.

Fig. 6. *Coronella* cf. *austriaca* LAURENTI, 1768 from the Mladeč 2 site (Middle Pleistocene, Holsteinian complex, $Q3_2$ sensu HORÁČEK and LOŽEK 1988), layer number ±4 (380–400 cm). A–C: Trunk vertebra (ML2ih-327). A – dorsal, B – ventral, C – cranial views.

přímý nebo konkávní (SZYNDLAR 1991). Determinačně důležité prezygapofyzální výběžky jsou však na bázi odlomeny. Široký hemální kýl (rozšiřující se často v kaudálním směru) je u rodu *Hierophis* typický pro zástupce druhu *Hierophis viridiflavus* (LACÉPÈDE, 1789). Hemální kýl těchto zástupců je však výrazně plochý narozdíl od ventrálně mírně zaobleného hemálního kýlu *Elaphe* sp. z lokality Mladeč 2.

Rod: *Coronella* LAURENTI, 1768
Coronella cf. *austriaca* LAURENTI, 1768

Coronella austriaca LAURENTI, 1768: 84.
Coronella austriaca LAURENTI, 1768: BARUŠ, OLIVA *et al.* (1992b).

Materiál: Mladeč 2 – vrstva ±4 (380–400 cm): 2 trupové obratle (ML2ih-327–328).

Trupové obratle (obr. 6A–C): Obratle se z laterálního pohledu vyznačují velmi nízkým trnovým výběžkem, báze kraniálního okraje trnového výběžku jednoho z obratlů (ML2ih-328) je přibližně vertikální, u druhého se trnový výběžek nedochoval. Nápadně jsou vyvinuty interzygapofyzální hřbety. Synapofýzy jsou značně poškozené, parapofýzy se nedochovaly. Z dorzálního pohledu má zygosfén na kraniálním okraji dobře vyvinuty laterální laloky, mediální lalok chybí nebo je méně patrný. Prezygapofyzální artikulární plošky mají oválný obrys, prezygapofyzální výběžky jsou na bázi odlomené. Z ventrálního pohledu je hemální kýl zadního trupového obratle dobře vyvinut, zvýrazněn je hlubokými subcentrálními žlábky. Subcentrální otvory jsou velmi malé. Z kraniálního pohledu je neurální oblouk jasně dorzo-ventrálně zploštělý, neurální kanál má zaobleně čtvercový průřez. Kraniální okraj zygosfénu je takřka přímý. Metrika většího obratle: cl = 2,75 mm; naw = 2,11 mm; cl/naw = 1,30. Metrika menšího obratle: cl = 2,68 mm; naw = 2,03 mm; cl/naw = 1,32.

Poznámka: Nejisté druhové zařazení vyplývá z absence některých determinačně důležitých struktur, např. synapofýz a prezygapofyzálních výběžků (SZYNDLAR 1984, 1991). Charakteristicky široký hemální kýl je vyvinut v závislosti na poloze v páteři (IVANOV 1997c), u předních prekaudálních obratlů může být užší a méně patrný.

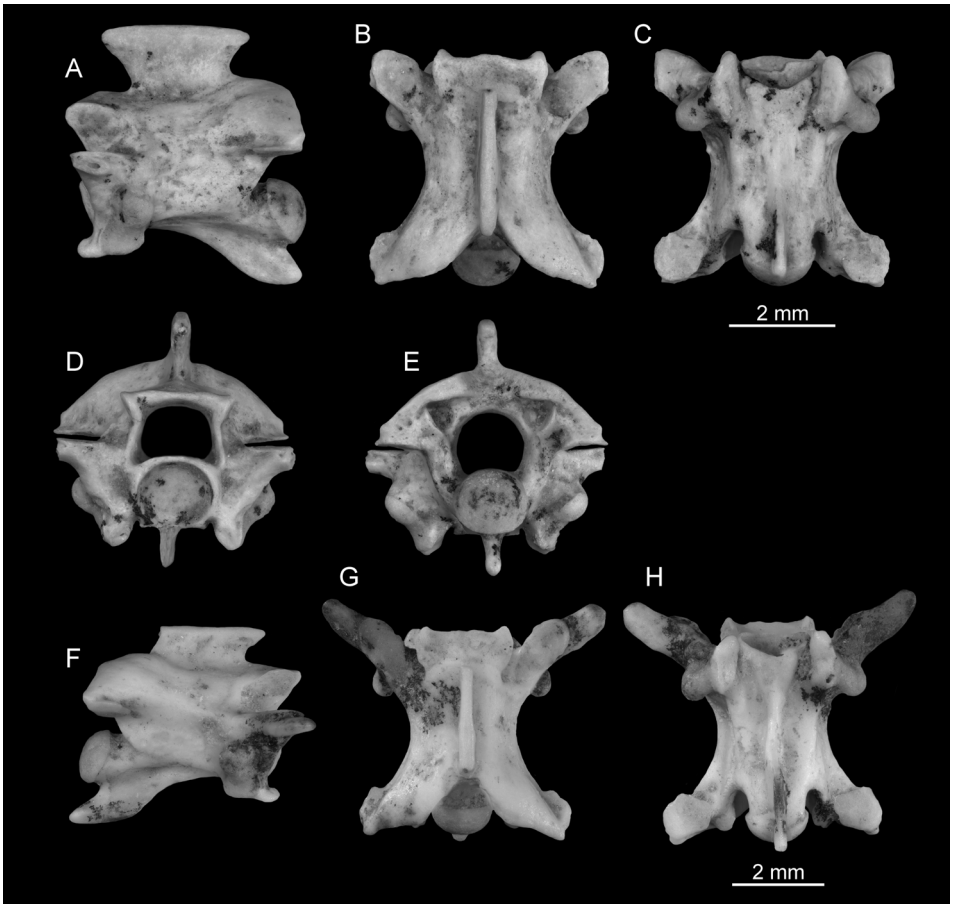
Podčeleď: Natricinae BONAPARTE, 1838
Rod: *Natrix* LAURENTI, 1768
Natrix natrix (LINNAEUS, 1758)

Coluber Natrix LINNAEUS, 1758: 220.
Natrix vulgaris LAURENTI, 1768: LAURENTI (1768).
Natrix natrix (LINNAEUS, 1758): BARUŠ, OLIVA *et al.* (1992b).

Materiál: Mladeč 2 – vrstva ±2 (180–230 cm): 1 maxilla (dext.) (ML2ih-329), 42 prekaudálních obratlů (ML2ih-330–371), 8 kaudálních obratlů (ML2ih-372–379); Mladeč 2 – spodní část profilu: 46 prekaudálních obratlů (ML2ih-380–425); Mladeč 2 – vrchní část profilu: 159 prekaudálních obratlů (ML2ih-426–584), 18 kaudálních obratlů (ML2ih-585–602); Mladeč 2 – vrstva ±4 (380–400 cm): 193 prekaudálních obratlů (ML2ih-603–795), 13 kaudálních obratlů (ML2ih-796–808).

Maxilla: Dochoval se fragment kaudální části levé maxilly s ektopterygoidovým výběžkem s úzkou bázi. Mediální konec výběžku je namířen mírně rostrálně. Pozorovat lze celkem 9 zubních pozic, zuby však chybí.
Prekaudální obratle (obr. 7A–E): Přítomnost hypapofýz u všech prekaudálních obratlů způsobuje obtíže při odlišení krčního a trupového oddílu páteře. Z laterálního pohledu je trnový výběžek krčních obratlů přibližně stejně dlouhý jako vysoký, u ostatních prekaudálních obratlů je asi 2× delší než vyšší. Kraniální okraj trnového výběžku se naklání dopředu, kaudální okraj je výrazně protažen dozadu. Interzygapofyzální hřbety jsou dobře vyvinuty. Laterální otvory jsou malé, umístěné v mělkých depresích. Para- a diapofýzy jsou navzájem jasně odděleny, diapofýzy krčních obratlů jsou namířeny z dorzálního pohledu postero-laterálně, silně stavěné parapofyzální výběžky jsou z laterálního pohledu namířeny kraniálně až antero-ventrálně. U prekaudálních obratlů ze středního oddílu páteře míří diapofýzy z dorzálního pohledu laterálně. Masivní parapofyzální výběžky jsou z laterálního pohledu namířeny kraniálně. Hypapofýzy krčních obratlů jsou dlouhé, tupé a postero-ventrálně namířené, u ostatních prekaudálních obratlů jsou hypapofýzy kratší, kaudálně namířené a většinou distálně zaoblené. Z dorzálního pohledu má kraniální okraj zygosfénu vyvinuty výrazné laterální laloky a často i mediální lalok. Prezygapofyzální artikulární plošky jsou přibližně oválné, prezygapofyzální výběžky jsou relativně dlouhé (poněkud menší než prezygapofyzální plošky) a tupé. Centra obratlů jsou cylindrická. Epizygapofyzální hřbety jsou většinou dobře vyvinuty. Z ventrálního pohledu jsou subcentrální hřbety vždy dobře vyvinuty, subcentrální žlábky jsou hluboké pouze u zadních prekaudálních obratlů. Dlouhé parapofyzální výběžky jsou distálně zaoblené. Postzygapofyzální artikulární plošky mají nepravidelný obrys. Z kraniálního pohledu je neurální oblouk vždy silně klenutý, neurální kanál je okrouhlý, okraj zygosfénu je přímý nebo konkávní (časté u obratlů z trupového oddílu páteře). Po stranách okrouhlého kotylu, na jehož ventrálním okraji jsou často laterálně vyvinuty dvě malé subkotylární tuberkuly, se v depresích nacházejí drobné parakotylární otvory. Metrika (n = 20): cl: or = 3,61–5,18 mm; naw: or = 2,32–3,24 mm; cl/naw: or = 1,34–1,82, průměr 1,56 ± 0,12.
Kaudální obratle: Z laterálního pohledu je trnový výběžek předních kaudálních obratlů asi 2× delší než vyšší, je ukloněn slabě dopředu a jeho kaudální ohraničení je takřka kolmé. U zadních kaudálních obratlů se trnový výběžek snižuje a jeho kraniální okraj je většinou silně ukloněn dopředu. Vždy poškozené gracilní pleurapofýzy předních kaudálních obratlů jsou namířeny ventrálně, hemapofýzy jsou vždy odlomeny poblíž báze. Z dorzálního pohledu je kraniální okraj zygosfénu tvořen třemi laloky, prezygapofyzální artikulární plošky jsou oválné. Tenké a špičaté prezygapofyzální výběžky mají délku asi 1/2 délky prezygapofyzálních plošek. Z ventrálního pohledu jsou pleurapofýzy předních kaudálních obratlů namířeny laterálně, pleurapofýzy zadních kaudálních obratlů se silnou bází jsou namířeny výrazně kraniálně.

Rod: *Natrix* LAURENTI, 1768
Natrix cf. *tessellata* (LAURENTI, 1768)
Coronella tessellata LAURENTI, 1768: 87.



Obr. 7. *Natrix natrix* (LINNAEUS, 1758) z lokality Mladeč 2 (střední pleistocén, holsteinský komplex, $Q3_2$ sensu HORÁČEK a LOŽEK 1988), vrstva ±4 (380–400 cm) a vzorek ze spodní části profilu. A–E: prekaudální obratel (ML2ih-412). Pohled: A – laterální, B – dorzální, C –ventrální, D – kraniální, E – kaudální. *Natrix* cf. *tessellata* (LAURENTI, 1768) z lokality Mladeč 2 (střední pleistocén, holsteinský komplex, $Q3_2$ sensu HORÁČEK a LOŽEK 1988), vrstva ±2 (180–230 cm). F–H: prekaudální obratel (ML2ih-809). Pohled: F – laterální, G – dorzální, H – ventrální.

Fig. 7. *Natrix natrix* (LINNAEUS, 1758) from the Mladeč 2 site (Middle Pleistocene, Holsteinian complex, $Q3_2$ sensu HORÁČEK and LOŽEK 1988), layer number ±4 (380–400 cm), a sample from the lower part of profile. A–E: Precaudal vertebra (ML2ih-412). A – lateral, B – dorsal, C – ventral, D – cranial, E – caudal views. *Natrix* cf. *tessellata* (LAURENTI, 1768) from the Mladeč 2 site (Middle Pleistocene, Holsteinian complex, $Q3_2$ sensu HORÁČEK and LOŽEK 1988), layer number ±2 (180–230 cm). F–H: Precaudal vertebra (ML2ih-809). F – lateral, G – dorsal, H – ventral views.

Natrix tessellata (LAURENTI, 1768): BARUŠ, OLIVA *et al.* (1992b).

Materiál: Mladeč 2 – vrstva ±2 (180–230 cm): 2 prekaudální obratle (ML2ih-809–810); Mladeč 2 – vrchní část profilu: 1 prekaudální obratel (ML2ih-811); Mladeč 2 – vrstva ±4 (380–400 cm): 9 prekaudálních obratlů (ML2ih-812–820).

Prekaudální obratle (obr. 7F–H): Morfologií se obratle shodují s obratli druhu *Natrix natrix*. Rozdíly lze pozorovat pouze ve stavbě parapofyzálních výběžků, které jsou u druhu *Natrix tessellata* z laterálního pohledu vždy tenké. Hypapofýza má vždy ostré distální ukon-

čení, u některých obratlů má kosočtverečný obrys (SZYNDLAR 1984; HOLMAN 1998). V některých případech může distální konec hypapofýzy přesahovat kaudální okraj kondylu. Metrika dvou nejlépe zachovaných obratlů, větší obratel: cl = 4,01 mm; naw = 2,39 mm; cl/naw = 1,68. Menší obratel: cl = 3,60 mm; naw = 2,27 mm; cl/naw = 1,59.

Poznámka: Na pleistocenních lokalitách střední Evropy je z rodu *Natrix* zastoupen převážně druh *Natrix natrix*, v menší míře *Natrix tessellata*. Oba druhy lze vzájemně odlišit (SZYNDLAR 1984; HOLMAN 1998) na základě: 1. tvaru hypapofýzy – u *N. natrix* má být její distální ukončení vždy zaoblené, zatímco u *N. tessellata* má být špičaté a hypapofýza má často kosočtverečný obrys; 2. tvaru parapofyzálních výběžků – ty jsou u *N. natrix* silněji stavěny než u *N. tessellata*. Výzkumy spodnopleistocenních hadů sondy II (IVANOV 1997a) v Mladči i srovnání s recentním materiálem však ukazují, že oba druhy nelze jednoduše odlišit pouze na základě špičatého distálního ukončení hypapofýzy. Většina obratlů z lokality Mladeč – sonda II má hypapofýzy výrazně špičaté (znak který by měl být charakteristický pro druh *N. tessellata*), což však není v souladu s vysokým počtem nalezených kraniálních kostí, které evidentně náležejí druhu *N. natrix*. Nelze vyloučit možnost, že se tvar distálního ukončení hypapofýzy mění během růstu, jelikož zaoblené hypapofýzy byly v Mladči pozorovány většinou u největších obratlů (tedy zcela jistě u dospělých jedinců). Snadněji lze druhy *N. natrix* a *N. tessellata* odlišit na základě tvaru parapofyzálních výběžků. Jasně lze oba druhy morfologicky odlišit vzájemným srovnáním komplexu atlas-axis (JANDZÍK a BARTÍK 2004), tyto elementy se však ve fosilním stavu nacházejí poměrně vzácně.

Rod: *Natrix* LAURENTI, 1768
Natrix sp.

Typ rodu: *Natrix vulgaris* LAURENTI, 1768 = *Natrix natrix* (LINNAEUS, 1758): BARUŠ, OLIVA *et al.* (1992b).

Materiál: Mladeč 2 – vrstva ±2 (180–230 cm): 52 prekaudálních obratlů (ML2ih-821–872); Mladeč 2 – vrstva ±4 (380–400 cm): 337 prekaudálních obratlů (ML2ih-873–1209).

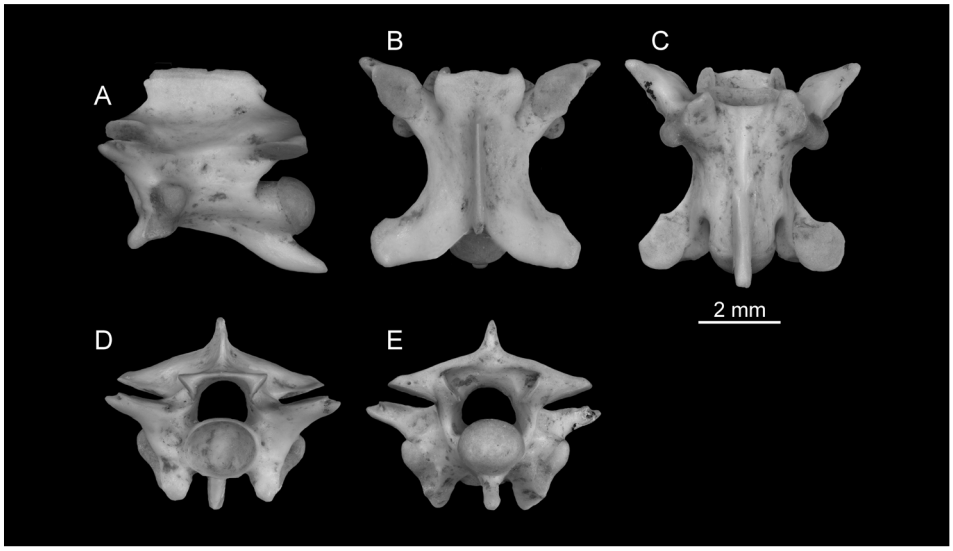
K blíže nespecifikovaným zástupcům rodu *Natrix* jsou zahrnuty všechny prekaudální obratle, které jsou příliš fragmentární pro bližší než rodovou determinaci.

Čeleď: Viperidae OPPEL, 1811
Podčeleď: Viperinae OPPEL, 1811
Rod: *Vipera* LAURENTI, 1768
Vipera berus (LINNAEUS, 1758)

Coluber berus LINNAEUS, 1758: 217.
Vipera berus (LINNAEUS, 1758): BARUŠ, OLIVA *et al.* (1992b).

Materiál: Mladeč 2 – vrstva ±2 (180–230 cm): 11 prekaudálních obratlů (ML2ih-1210–1220); Mladeč 2 – spodní část profilu: 4 prekaudální obratle (ML2ih-1221–1224); Mladeč 2 – vrchní část profilu: 7 prekauálních obratlů (ML2ih-1225–1231), 2 kaudální obratle (ML2ih-1232–1233)

Prekaudální obratle (obr. 8A–E): Trnové výběžky jsou nízké, s kolmým nebo mírně kaudálně ukloněným kraniální okrajem. U předních prekaudálních obratlů (krčních obratlů) jsou trnové výběžky vyšší s kraniálním okrajem ukloněným dopředu. Kaudálně namířené gracilní hypapofýzy jsou distálně ukončeny špicí. Rozdělení na para- a diapofýzy je dobře patrné, diapofýzy míří shora postero-laterálně, parapofyzální výběžky jsou většinou dlouhé, antero-ventrálně namířené. Z kraniálního pohledu jsou parapofyzální výběžky od centra obratle odděleny výrazným zářezem, sahajícím téměř k parkotylárním otvorům. Interzygapofyzální hřbety jsou výrazné, epizygapofyzální hřbety chybí. Z dorzálního pohledu je zygosfén tvořen dvěma laterálními a jedním mediálním lalokem, prezygapofyzální



Obr. 8. *Vipera berus* (LINNAEUS, 1758) z lokality Mladeč 2 (střední pleistocén, holsteinský komplex, $Q3_2$ sensu HORÁČEK a LOŽEK 1988), vzorek ze spodní části profilu. A–E: prekaudální obratel (ML2ih-1224). Pohled: A – laterální, B – dorzální, C – ventrální, D – kraniální, E – kaudální.

Fig. 8. *Vipera berus* (LINNAEUS, 1758) from the Mladeč 2 site (Middle Pleistocene, Holsteinian complex, $Q3_2$ sensu HORÁČEK and LOŽEK 1988), a sample from the lower part of profile. A–E: Precaudal vertebra (ML2ih-1224). A – lateral, B – dorsal, C – ventral, D – cranial, E – caudal views.

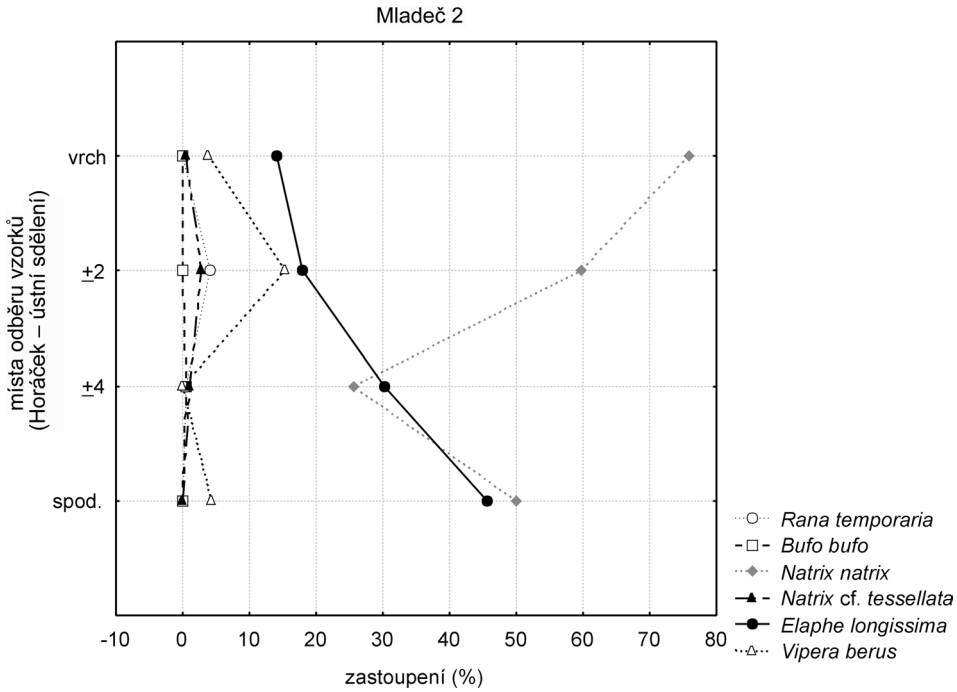
artikulární plošky jsou oválné. Subcentrální hřbety a rýhy jsou výrazné pouze u zadních prekaudálních obratlů. Z kraniálního pohledu je neurální oblouk silně dorzo-ventrálně zploštělý, neurální kanál je okrouhlý. Prezygapofýzy jsou zvednuty dorzálně, okraj zygosfénu je přímý, konvexní u obratlů krčního oddílu. Parakotylární otvory jsou drobné. Kotyl je okrouhlý. Metrika (n = 10): cl: or = 3,35–4,32 mm; naw: or = 2,04–2,61 mm; cl/naw: or = 1,45–1,73, průměr 1,60±0,10.

Kaudální obratle: Vyznačují se drobnými rozměry, velmi nízkými trnovými výběžky a gracilními obloukovitě ventrálně namířenými pleurapofýzami předních kaudálních obratlů.

3. Paleoekologické vyhodnocení

Herpetofauna lokality Mladeč 2 zahrnuje celkem 12 taxonů: *Triturus* cf. *cristatus, Triturus vulgaris, Rana temporaria, Bufo bufo, Anguis fragilis, Elaphe longissima, Elaphe* sp., *Coronella* cf. *austriaca, Natrix natrix, Natrix* cf. *tessellata, Natrix* sp. a *Vipera berus*.

Studium gastropodů na lokalitě doložilo přítomnost několika druhů dnes obývajících jihozápadní Evropu – *Azeca goodalli* (FERUSSAC, 1821), *Zonitoides sepultus* LOŽEK, 1964, *Acicula diluviana* HOCKER, 1907, *Fusulus interruptus* (PFEIFFER, 1828), *Cepea nemoralis* (LINNAEUS, 1758) (HORÁČEK a LOŽEK 1988). Hepretologické studium však přítomnost mediteránních zástupců na lokalitě Mladeč 2 neprokázalo. Tím se společenstvo výrazně odlišuje od zástupců determinovaných v sondě II v „Dómu mrtvých“, získaných výzkumem na konci 50. let 20. století (JELÍNEK 1959), odkud byla doložena řada mediteránních zástupců (IVANOV 1997a, 1997b). Herpetologické společenstvo lokality Mladeč 2 obecně indikuje lesostepní prostředí s blízkostí bažinatých biotopů i aktivně tekoucích vodních toků s teplotami vyššími než jsou v dané oblasti dnes. Ve všech odebraných fosiliferních vrstvách (obr. 9) je nejvíce zastoupen rod *Natrix*, bližší identifikace je ve většině případů vzhle-



Obr. 9. Zastoupení termofilních (černě zbarvené značky) a boreálních (nevyplněné značky) herpetologických druhů v jednotlivých vrstvách lokality Mladeč 2.

Fig. 9. Representation of thermophilous (blackish coloured symbols) and boreal (unfilled symbols) herpetological species in individual layers of the Mladeč 2 site.

dem k fragmentárnosti dochovaného materiálu nemožná. Nejvíce materiálu pochází z vrstvy č. 4 a z jejího okolí. Tato vrstva nejspíše zachycuje také období klimatického optima, o čemž svědčí vysoké zastoupení druhu *Elaphe longissima*. Ještě vyšší zastoupení tohoto druhu ve spodní části profilu je třeba brát s rezervou, neboť tento vzorek neobsahuje statisticky průkazné množství materiálu. Lépe reprezentované vzorky z okolí vrstvy 2 a ze svrchní části profilu ukazují na pokles relativního zastoupení termofilních zástupců *Elaphe longissima* a především vyšší množství klimaticky nenáročného eurytopního druhu *Natrix natrix*, jenž je v rámci celého společenstva zastoupen přibližně 60 %. Tento fakt ukazuje na trend zvyšování podílu prvků otevřené krajiny. Objevují se zde vedle sebe biotopy sušší (přítomnost *Vipera berus*) i vlhčí (*Bufo bufo, Rana temporaria, Natrix natrix*). Vrchní část profilu ukazuje na pokles diverzity druhů včetně termofilních zástupců (*Elaphe longissima, Natrix tessellata*) a výraznou převahu druhu *Natrix natrix*, což nejspíše indikuje konec klimatického optima.

4. Závěr

Herpetologické společenstvo lokality Mladeč 2 je typickým příkladem výrazného interglaciálního společenstva poslední teplé fáze holsteinského komplexu, kdy zde již i přes vysoké průměrné roční teploty nebyli zjištěni žádní zástupci mediteránní herpetofauny. V tomto kontextu je přítomnost západoevropských mediteránních taxonů malakofauny zajímavá, neboť se zde otevírá otázka možné existence teplých refugií v průběhu chladných cyklů.

Absence recentních mediteránních zástupců herpetofauny na lokalitách střední Evropy (severně od panonské nížiny) je patrná již v době od počátku cromerského komplexu, což bylo doloženo studiem na lokalitách Stránská skála (IVANOV 1995, 1997a) a nově i na lokalitě Mladeč 2.

Absence klimaticky náročných mediteránních zástupců herpetofauny pravděpodobně souvisí se změnou délky glaciálních cyklů ze 40 ka ještě v průběhu spodního biharu na 100 ka od druhé poloviny svrchního biharu (tj. zhruba od počátku středního pleistocénu). Velmi důležitou roli zde patrně sehrála vzrůstající asymetrie glaciálně-interglaciálních oscilací, kdy se dlouhé glaciální intervaly střídaly s krátkými rychlými intervaly deglaciace (ASHKENAZY a TZIPERMAN 2004). Chladné klimatické cykly se od svrchního biharu vyznačují výrazným snižováním průměrných ročních teplot (např. OIS 22, OIS 16, OIS 10). Mediteránní herpetofauna, která se v průběhu prvních chladných cyklů svrchního biharu stáhla do refugií v oblasti Balkánského poloostrova, zřejmě nestačila znovu osídlit širší oblasti Evropy v průběhu sice intenzivních, avšak relativně krátkou dobu trvajících pozdějších teplých klimatických výkyvů.

Ačkoliv ani z četných dalších lokalit střední Evropy dosud mediteránní herpetologické taxony v daném období nebyly doloženy, bude v budoucnu zapotřebí detailních studií na dalších dobře stratifikovaných středopleistocenních lokalitách.

Poděkování

Za zapůjčení osteologického materiálu ke studiím vděčím I. Horáčkovi (Katedra zoologie Přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy, Praha). Za četné připomínky k textu bych rád poděkoval R. Brzobohatému a R. Musilovi (Ústav geologických věd Přírodovědecké fakulty Masarykovy Univerzity, Brno). Publikace vznikla za podpory výzkumného záměru MSM 0021622412.

LITERATURA:

ASHKENAZY, Y., TZIPERMAN, E., 2004: Are the 41 kyr glacial oscillations a linear response to Milakovich forcing?. – *Quaternary Science Reviews*, 23, 1879–1890.

BARUŠ, V., OLIVA, O., *et al.*, 1992a: Fauna ČSFR – Obojživelníci (Amphibia). – *Fauna ČSFR*, sv. 25, 338 p. Academia, Praha.

BARUŠ, V., OLIVA, O., *et al.*, 1992b: Fauna ČSFR – Plazi (Reptilia). – *Fauna ČSFR*, sv. 26, 222 p. Academia, Praha.

BÖHME, G., 1977: Zur Bestimmung quartärer Anuren Europeas an Hand von Skelettenelementen. – Wissenschaftliche Zeitschrift der Humboldt-Universität zu Berlin, *Mathematisch-Naturwissenschaftliche Reihe*, 26: 283–300.

DELFINO, M., BAILON, S., 2000: Early Pleistocene Herpetofauna from Cava Dell'Erba and Cava Pirro (Apulia, Southern Italy). – *Herpetological Journal*, 10: 95–110.

DEMEK, J., *et al.*, 1987: Hory a nížiny. *Zeměpisný lexikon ČSR.* – 584 p. Academia, Praha.

HODROVÁ, M., 1984: Salamandridae of the Upper Pliocene Ivanovce locality (Czechoslovakia). – *Acta Universitatis Carolinae, Geologica*, 1984/4: 331–352.

HOLMAN, J. A., 1998: Pleistocene Amphibians and Reptiles in Britain and Europe. – *Oxford Monographs on Geology and Geophysics*, 38, 254 p. Oxford University Press, Oxford.

HORÁČEK, I., LOŽEK, V., 1984: Z výzkumu výplně Mladečské jeskyně u Litovle. – *Československý Kras*, 34: 98–100.

HORÁČEK, I., LOŽEK, V., 1988: Palaeozoology and the Mid-European Quaternary past: scope of the approach and selected results. – *Rozpravy Československé akademie věd, Řada matematických a přírodních věd*, 98, 4: 102 p.

HOSSINI, S., RAGE, J.-C., 2000: Palaeobatrachid frogs from the Earliest Miocene (Agenian) of France, with description of a new species. – *Geobios*, 33, 2: 223–231.

IVANOV, M., 1993: Plazi pleistocenních lokalit na Moravě. – 110 p. *MS* – diplomová práce, Ústav geologických věd, Př. F. Masarykovy univerzity, Brno.

IVANOV, M., 1995: Pleistocene Reptiles at the Locality of the Stránská skála Hill. – In: R. Musil (ed.): Stránská Skála Hill. Excavation of open-air sediments 1964–1972. Moravian Museum, Brno, *Anthropos series*, Vol. 26, (N. S. 18): 93–109. Brno.

IVANOV, M., 1996: Old Biharian Reptiles from the Malá Dohoda Quarry (Moravian Karst). – *Scripta Fac. Sci. Nat. Univ. Masaryk. Brun.*, (Geology), 24 (1994): 9–26.

IVANOV, M., 1997a: Hadi evropského kenozoika. – 217 p. *MS* – disertační práce, Ústav geologických věd, Př. F. Masarykovy univerzity, Brno.

IVANOV, M., 1997b: Vývoj kenozoické hadí fauny Evropy. – In: Š. Hladilová (ed.): *Dynamika vztahů marinního a kontinentálního prostředí*: 59–91. Masarykova univerzita, Brno.

IVANOV, M., 1997c: Old Biharian Reptiles of the Żabia Cave (Poland). – *Acta Zoologica Cracoviensia*, 40, 2: 249–267.

IVANOV, M., v tisku: Obojživelníci a plazi z lokality „Za hájovnou", Javoříčský kras (Amphibians and reptiles from the "Za hájovnou" Cave, Javoříčko Karst, Moravia). – *Přírodovědné studie Muzea Prostějovska*, 8: 85–104.

JANDZÍK, D., BARTÍK, I., 2004: Differences in morphology of the atlas-axis complex in *Natrix natrix* and *N. tessellata* (Serpentes: Colubridae). – *Biologia*, Bratislava, 59, 15: 219–229.

JELÍNEK, J., 1959: Dokumentační deník z výzkumu Mladečské jeskyně v letech 1958–1959. – 39 p. + 70 p. *MS*, archív Moravského zemského muzea v Brně, Brno.

LAURENTI, J. N., 1768: Austriaci Viennensis specimen medicum, exhibens synopsin reptilium emendatam cum experimentis circa Venena et antidota reptilium Austriacorum quod authoritate et consensu. – 214 p. Joan. Thomae, Caes. Reg. Aulae Typogographi, Wien.

LINNAEUS, C., 1758: Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus 1., Pars 1. –824 p. Laurentii Salvius, Stockholm.

MERTENS, R., MÜLLER, L., 1928: Liste der Amphibien und Reptilien Europas. – *Abhandlungen der Senckenbergische Naturforschende Gesellschaft*, 41: 1–62.

MIYNARSKI, M., 1964: Nálezy želvy bahenní (*Emys orbicularis* (LINNAEUS, 1758)) ze starého pleistocénu v jeskyni C 718 na Zlatém koni u Koněprus (Lower Pleistocene discoveries of the turtle *Emys orbicularis* (LINNAEUS, 1758) from the cave C 718 at Zlatý kůň near village of Koněprusy). – *Věstník Ústředního ústavu geologického*, 39, 6: 449–453.

RATNIKOV V. J., 2001: Osteology of Russian toads and frogs for paleontological research. – *Acta Zoologica Cracoviensia*, 44, 1: 1–23.

ROČEK, Z., 2002: Historie obratlovců – evoluce, fylogeneze, systém. – 512p. Academia, Praha.

SANCHÍZ, B., 1998: Salientia. – In: P. Wellnhofer (ed.): *Handbuch der Paläoherpetologie*, Teil 4. – 275 p., Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München.

SKUTIL J., 1960: Nález želvích zbytků ze slovanské mohyly v Čejči na Hodonínsku. – *ČSAV Archeologický ústav, pobočka Brno, sborník* 1: 83–88.

SZYNDLAR, Z., 1984: Fossil snakes from Poland. – *Acta Zoologica Cracoviensia*, 28, 1: 3–156.

SZYNDLAR, Z., 1991: A rewiew of Neogene and Quaternary snakes of Central and Eastern Europe. Part I: Scolecophidia, Boidae, Colubridae. – *Estudios geológicos*, 47: 103–126.