

Paleoekológia a diverzita neogénnych chobotnatcov (Proboscidea, Mammalia) na slovenskom území Západných Karpát v závislosti od klimatických zmien a biotických interakcií

CSABA TÓTH

Stredoslovenské múzeum, Radvanská 27, 974 05 Banská Bystrica;
csabamamut@yahoo.com

Paleoecology and diversity of Neogene proboscideans (Proboscidea, Mammalia) from the Slovak part of the Western Carpathians area depending on climatic changes and biotic interactions

Present analysis summarizes the changes in taxonomical and ecomorphological diversity of Neogene proboscideans in Slovak part of the Western Carpathians. Through the time span from Early Miocene to Late Pliocene 14 taxa have been documented, which are ranked to three different ecomorphological groups. Their time and place distribution reflected the main climatic and paleogeographic events in the region of Central Paratethys. Various taxa of two ecomorphological categories (browsers – deinotheres, and mixed browsers/grazers – “mastodonts”) were successfully adapted to regionally heterogeneous habits from Early to Late Miocene. Climatic changes caused the final disappearance of strictly browser deinotheres in Late Miocene. The first taxon of the third category (grazers) occurred here at the end of Pliocene, this indicated shifting from humid biotopes towards more open, woody steppe habitats with the lower amount of precipitation. The extinction of browser/grazers taxa is linked to the environmental changes, but the biotic competition with progressive strictly grazer elephant taxa cannot be also excluded. The comparison of changes in the proboscideans diversity in Slovakia with overall trends in Europe shows a very similar development, however with the absence of endemic taxa mainly restricted to Mediterranean area.

Key words: Neogene proboscideans, diversity, ecomorphology, climate change, Slovakia

Úvod

Chobotnatce prekonalí pomerne rýchly fylogenetický vývoj, počas ktorého niektoré skupiny dosiahli vysoký stupeň špecializácie, iné vo svojom vývoji začali stagnovať. Dominantnou črtou evolúcie tejto skupiny cicavcov je rad adaptívnych posunov, ktoré sa v závislosti od klimatických zmien prejavili hlavne morfológickými modifikáciami zubov a lebky (Maglio, 1973). Popri abiotických činiteľoch mohli dôležitú úlohu v diverzite a celkovej evolúcii chobotnatcov zohrávať aj biotické interakcie, ktoré zahŕňajú kompetície rôzneho druhu (Todd, 2006). V súčasnosti žijú chobotnatce len v etiópskej a indomalajskej zoogeografickej oblasti, preto v európskej faune predstavujú zdanlivo cudzorodý prvok. Dodnes prežili iba tri druhy dvoch rodov čelade slonovitých, ktoré tak tvoria len nepatrné torzo zo svojho niekdajšieho rozkvetu. V období neogénu bola diverzita týchto cicavcov neporovnateľne vyššia, preto mohli intenzívnejšie pôsobiť na celkovú štruktúru a dynamiku ekosystémov. Aj napriek tomu, že paleoekologický význam chobotnatcov nie je až taký veľký ako napr. pri hľadavcoch, mnohé z nich slúžia ako dobré ukazovatele

nielen na základnú rekonštrukciu paleoprostredia, ale aj na definovanie jednotlivých časových horizontov vyššieho rádu a makrobiozonácií.

Chobotnatce tvoria dominantnú skupinu fosilnej makrofauny stavovcov Slovenska. Stratigraficky sú na našom území prítomné od spodného miocénu až po vrchný pleistocén. Hlavným cieľom tohto príspevku je podať prehľad poznatkov o paleoekológii a zmenách diverzity neogénnych chobotnatcov na slovenskom území Západných Karpát.

Materiál a metodika

Analýzované údaje boli získané zo starších publikovaných prác (hlavne Holec, 1985; Schmidt, 1969a, 1969b, 1975), ako aj detailným štúdiom dosiaľ nespracovaného početného fosilného materiálu. Na základe komplexnej revízie nálezov v zmysle najnovších poznatkov boli neogénne chobotnatce z územia Slovenska taxonomicky zaradené do 6 čeladi, 8 rodov a 14 taxónov (Shoshani a Tassy, 1996, 2005; Tóth, 2006a, b). Celkový počet študovaných vzoriek zahŕňa 145 zubov z 31 lokalít.

Väčšina fosílií pochádza z nálezísk nachádzajúcich sa na území západného Slovenska (Záhorská a Podunajská nížina), menšia časť zo stredného (Juhoslovenská nížina) a východného Slovenska (Východoslovenská nížina) (obr. 1).

Pri každom študovanom taxóne boli zaznamenané údaje o prvom (najstaršom) a poslednom (najmladšom) preukázateľnom stratigrafickom výskyte vo fosílnom zázname na území Slovenska. Okrem málopočetných výnimiek je stratigrafické rozšírenie fosílnych chobotnatcov mimoriadne rozsiahle, preto boli informácie o veku jednotlivých lokalít získané na základe paleontologických, geologických a sedimentologických dát. Podľa týchto údajov sa fosílny materiál chobotnatcov z jednotlivých nálezísk zaradil do európskych terestrických cicavčích biozón MN (stratigrafická tabuľka podľa Kováča et al., 2006 a Harshausera a Pillera, 2007). Keďže hranica pliocén/pleistocén s kalibráciou približne 2,6 mil. r. nebola ešte všeobecne akceptovaná, v príspevku uvedenú hranicu definuje kalibrácia na GSSP 1,8 mil. r. Poznatky o charaktere prostredia, v ktorom tieto cicavce žili, boli nadobudnuté pomocou palynologických, paleontologických a litologických štúdií. Informácie o možnom druhu prijímanej potravy nepriamo poskytujú najmä morfológia zubnej korunky, hypsodoncia zubov a sčasti aj celkové telesné rozmery.

Zoznam použitých skratiek:

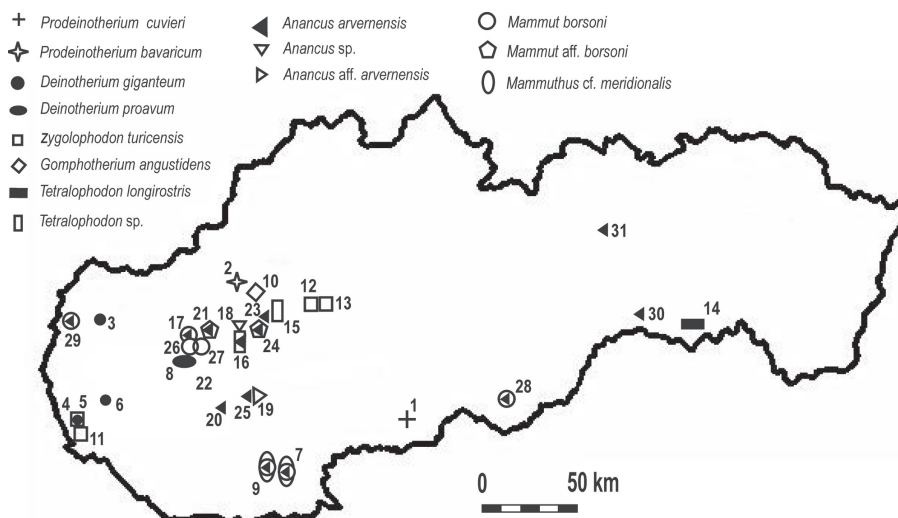
HNMP – Hornonitrianske múzeum, Prievidza
MÁFI – Maďarský štátny geologický ústav, Budapešť, Maďarsko

MMP – Malokarpatské múzeum, Pezinok
NMP – Národné múzeum, Praha, Česká republika
SNM – Slovenské národné múzeum – Prírodovedné múzeum, Bratislava
TMT – Tribečské múzeum, Topoľčany

p – spodný premolár
M – vrchný molár
m – spodný molár
dext. – pravý
sin. – ľavý

Ekomorfológia

Potrava je jedným z primárnych elementov, ktorý najviac reflektuje vzťah medzi organizmom a prostredím. Preto morfológia dentícií veľa napovedá o potenciálnom druhu prijímanej potravy, čo zároveň poukazuje aj na celkový charakter biotopu. Na základe funkčnej morfológie zubov boli taxóny zistené z územia Slovenska zaradené do troch skupín. Prvú skupinu (A) tvoria archaické taxóny s bunolofodontnou dentíciou, ktorá má pri spracovaní potravy len vertikálnu strihaciu funkciu. Okrem primitívnych paleogénnych chobotnatcov sú takéto zuby charakteristickým znakom druhov z čeľade Deinotheriidae. Pri zástupcoch druhej skupiny (B) prebiehalo žuvanie spôsobom drvenia, pričom sánka vykonávala kombinovaný predozadný, laterálny a vertikálny pohyb. Uvedená forma žuvacieho aparátu bola typická pre druhy z čeľade Mammutidae (zygodontné taxóny) (B1), rovnako aj pre bunodontné (B2) trilofodontné (Gomphotheriidae) a tetra-



Obr. 1. Lokality s výskytom neogénnych chobotnatcov na slovenskom území Západných Karpát. 1 – Dolné Plachtince, 2 – Svinná, 3 – Borský Mikuláš, 4 – Devínska Nová Ves – Štokravská vápenka, 5 – Devínska Nová Ves – Sandberg, 6 – Pezinok, 7 – Nová Vieska, 8 – Madunice, 9 – Strekov, 10 – Horné Ozorovce, 11 – Devínska Nová Ves – Bonanza, 12 – Nováky, 13 – Handlová, 14 – Perín, 15 – Prusy, 16 – Topoľčany-Kalvária, 17 – Ivanovce, 18 – Závada, 19 – Slepčany, 20 – Nitra-Kynek, 21 – Kuzmice, 22 – Biskupová, 23 – Klížske Hradište, 24 – Veľké Bielice, 25 – Dolné Obdokovce, 26 – Drahovce, 27 – Veľké Ripňany, 28 – Hajnáčka, 29 – Moravský Svätý Ján, 30 – Včeláre, 31 – Dreveník.

Fig. 1. Localities with the Neogene proboscidean fauna in the Slovak part of the Western Carpathians. For the name of locality see Slovak explanation.

lofodontné formy s nejasným systematickým zaradením na úrovni čeľade (Inc. sedis 1, Inc. sedis 2). Spracovanie potravy v tretej skupine (C), tvorenú predstaviteľmi čeľade Elephantidae s lofodontným typom zubov, sa deje výlučne strihaním v dôsledku horizontálneho predozadného pohybu sánky (Maglio, 1972; Todd, 2006).

Chronologický prehľad

Otnang (MN 4)

Stratigraficky najstaršie datované zvyšky chobotnatcov z územia Slovenska pochádzajú z náleziska v blízkosti obce Dolné Plachtince v Ipelskej kotline. Zvyšky druhu *Prodeinotherium cuvieri* s najväčšou pravdepodobnosťou pochádzajú zo sedimentov bukovinského súvrstvia, ktoré je stratigraficky radené do spodného otnangu (MN 4) (Kováč, 2000).

Báden (MN 6)

Z obdobia stredného a vrchného bádenu je známych niekoľko lokalít s výskytom fosílií chobotnatcov. Prvýkrát boli doložené zvyšky mamutida druhu *Zygodontophodon turicensis* – lokality Štokeravská vápenka, Sandberg a Bonanza (Thenius, 1952; Zapfe, 1954; Holec, 1985, 2002). V rovnakom období sa objavuje prvý zástupca rodu *Deinotherium* (*Deinotherium giganteum*), ktorého nálezy z lokalít Štokeravská vápenka, Sandberg a Borský Mikuláš patria medzi najstaršie v Európe (Thenius, 1952; Zapfe, 1954; Schmidt, 1969a; Tóth, 2006a).

Sarmat (MN 7/8)

Nálezy chobotnatcov s preukázateľným sarmatským vekom (stredná časť biozóny MN 7/8) sú geograficky viazané na územie Hornonitrianskej a Bánovskej kotliny. Z lokality Svinná je doložený jediný výskyt druhu *Prodeinotherium bavaricum* (obr. 2a) na našom území. Ojedinelé nálezy bunodontného trilofodontného druhu *Gomphotherium angustidens* (obr. 2e) boli objavené pri obci Horné Ozorovce (Petrbok, 1930). Zvyšky druhu *Zygodontophodon turicensis* (obr. 2d) z tejto biozóny pochádzajú z viacerých lignitových vrstiev Hornonitrianskej kotliny (lokalita Handlová a Nováky) (Holec, 1985).

Spodný panón (MN 9)

Začiatkom panónu sa odohrali výrazné paleogeografické a klimatické zmeny, ktoré sa prejavili aj v taxonomickom zastúpení chobotnatcov Západných Karpát. Nálezy chobotnatcov sú na území Slovenska v uvedenom období málopočetné a všetky lokality sú stratigraficky viazané do biozóny MN 9. Vo fosilnom zázname sa prvýkrát objavuje tetralofodontný druh *Tetralophodon longirostris* (obr. 2f), ktorého zvyšky boli nájdené pri obci Perín. Deinotéria opätovne reprezentuje zástupca progresívnejšieho rodu *Deinotherium* (druh *D. giganteum*; obr. 2b) z náleziska Pezinok (Holec, 2005;

Tóth, 2006d). Zároveň spomenuté nálezy predstavujú posledný bezpečne zaznamenaný výskyt obidvoch druhov na našom území.

Vrchný panón (pont?) (MN 12 – MN 13?)

V severnej časti Podunajskej nížiny sa nachádza niekoľko významných lokalít s fosilnými chobotnatcami vrchnomiocénneho veku. Všetky zvyšky pochádzajú zo sedimentov beladického súvrstvia (resp. hlavinských vrstiev), ktoré sú na základe litológie radené do vrchného panónu až pontu (Pristaš, 2000; Vass, 2002). Okrem chobotnatcov z uvedených uloženín nepoznáme žiadne pozostatky indexových cicavcov, preto sú predbežne všetky nálezy zaradené do biozóny MN 12 – MN 13 (obr. 4, 5).

Z okolia obce Madunice pochádzajú nálezy posledného zástupcu európskych deinotérií, druhu *Deinotherium proavum* (obr. 2c; Musil, 1959; Tóth, 2006a, d). Z lokalít Topoľčany-Kalvária a Prusy (obr. 2g) bol doložený posledný výskyt bunodontného tetralofodontného taxónu rodu *Tetralophodon* (*Tetralophodon* sp.). Zo sedimentov približne rovnakého veku pochádzajú aj najstaršie nálezy bunodontného tetralofodontného taxónu – *Anancus* sp. (obr. 3c) a *A. arvernensis* – a taktiež zvyšky mamutida – „*Mammut*“ aff. *borsoni* z lokalít Závada, Veľké Bielice, Kliške Hradište a Topoľčany-Kalvária (Schlesinger, 1922; Silnický, 1930; Holec, 1985).

Dák (MN 14 – MN 16)

V dáku sú na našom území naďalej prítomní zástupcovia bunodontných, ako aj zygodontných „mastodontov“. Rod *Anancus* zastupuje druh *A. arvernensis* (lokalita Nitra-Kyneč, Biskupová, Kuzmice, Dolné Obdokovce), ako aj problematický taxón *Anancus* aff. *arvernensis* (lokalita Slepčany a Nováky?, obr. 3d), zrejme s obmedzeným výskytom v období pontu? až bázy dáku. V biozóne MN 13, resp. MN 14 je pravdepodobne stále prítomný taxón „*Mammut*“ aff. *borsoni* (lokalita Kuzmice, obr. 3a), kým prvý výskyt „typického“ druhu „*Mammut*“ *borsoni* je vekovo predbežne radený do biozóny MN 15 (lokalita Ceroviny, Drahovce, Veľké Ripňany a Ivanovce) (Schmidt, 1963; Fejfar a Heinrich, 1985; Holec et al., 2002).

Ruman (MN 16 – MN 17)

Početnejšie zvyšky druhov *A. arvernensis* (obr. 3e) a „*M.*“ *borsoni* sú známe z lokalít Hajnáčka (MN 16) a Moravský Svätý Ján (pravdepodobne MN 16) (Fejfar, 1964; Holec, 1986; Tóth, 2006a). Nálezy bunodontného druhu boli doložené aj z lokalít východného Slovenska (Dreveník a Včeláre), ktoré sú približne datované na rozhranie biozón MN 16 – MN 17 (Tóth, 2006a; Tóth a Krempaská, 2008).

V lokalitách Strekov a Nová Vieska (pravdepodobne báza MN 17) bol spolu s druhmi „*M.*“ *borsoni* (obr. 3b) a *A. arvernensis* prvýkrát zaznamenaný výskyt zvyškov zástupcu čeľade slonovitých (Elephantidae, taxón *Mammuthus* cf. *meridionalis*, obr. 3f) (Schmidt, 1975; Tóth, 2006a, 2007).

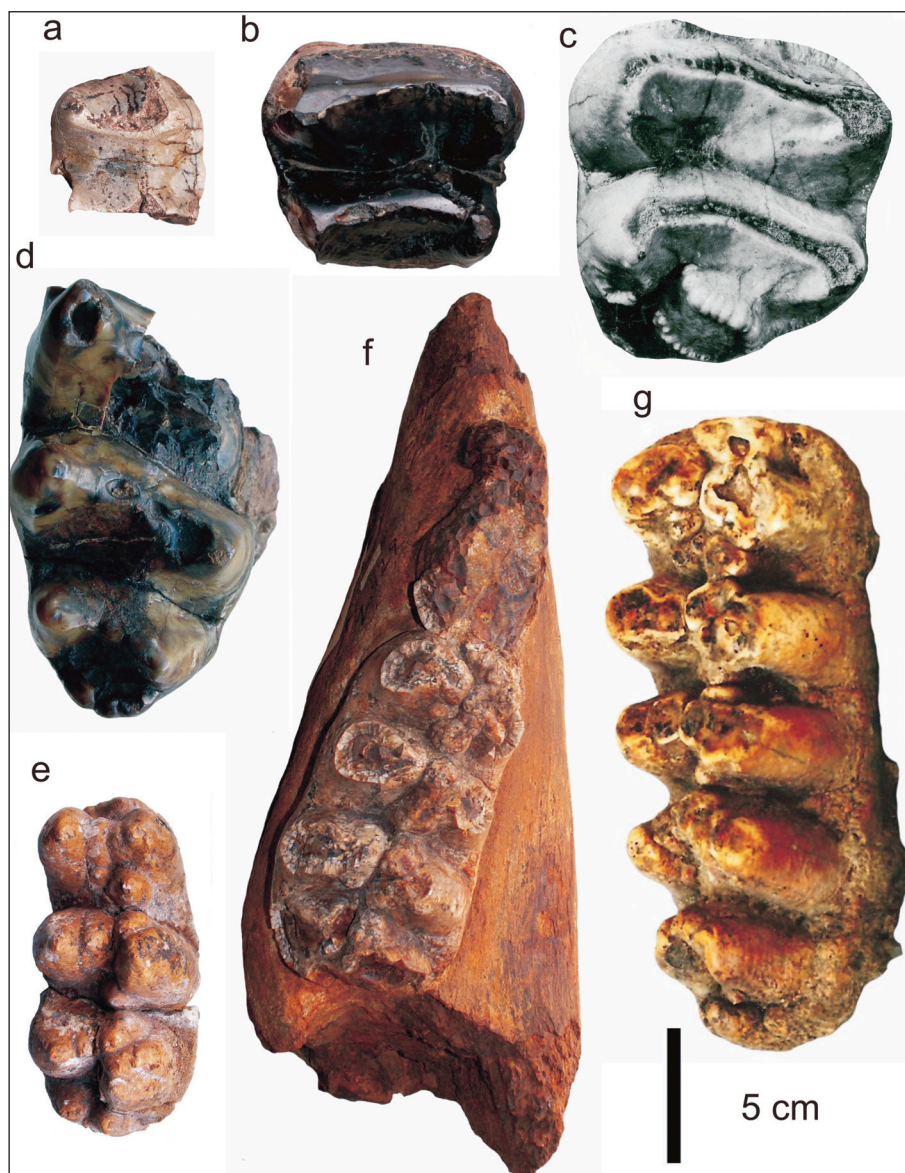
Diverzita

Z chronologického prehľadu vyplýva, že vo väčšine lokalít boli nájdené zvyšky chobotnatcov, ktoré patria len jednému druhu, resp. taxónu. Na niekoľkých málopočetných náleziskách (Štokravská vápenka, Sandberg, Veľké Bielice, Topoľčany-Kalvária, Ivanovce, Hajnáčka a Moravský Svätý Ján) boli zistené dva druhy a len v dvoch prípadoch (Strekov a Nová Vieska) boli doložené až tri druhy.

Zmenu taxonomickej diverzity a ekomorfologických skupín neogénnych chobotnatcov na území Slovenska znázorňujú tab. 1 a obr. 4, 5. Napriek neúplnému fosilnému

záznamu, ako aj celkovému nízkemu počtu druhov, grafy poukazujú na významné trendy v diverzite a paleoekológii týchto cicavcov.

Celková taxonomická diverzita bola počas obdobia neogénu pomerne vyrovnaná. Kolísanie kvantity a zmena kvality taxónov odzrkadľujú významné klimatické, paleoekologické a paleogeografické eventy. V niektorých prípadoch zníženie počtu druhov alebo ich úplná absencia korelujú aj s nedostatkom fosílií z presne datovaných lokalít, hlavne z obdobia spodného a vrchného miocénu (MN 4 až 5, MN 10 – 11). Napriek uvedeným skutočnostiam je možné z hľadiska diverzity rozlíšiť štyri výraznejšie časové



Obr. 2. Dentície chobotnatcov z miocénnych lokalít Slovenska. a – *Prodeinotherium bavaricum*, Svinná, p4 dext. (SNM – Z 2564); b – *Deinotherium giganteum*, Pezinok, M2 sin. (MMP – 2004/2); c – *Deinotherium proavum*, Madunice, M3 dext. (reprodukcia, Schmidt, 1969a); d – *Zygolophodon turicensis*, Nováky, M3 dext. (HNMP – 2850); e – *Gomphotherium angustidens*, Horné Ozorovce, M2 dext. (NMP – 22 649/2); f – *Tetralophodon longirostris*, Perín?, mandibula s M1 – M2 dext. in situ (SNM – Z 429, foto: Denisa Pákozdyová, fotoarchív SNM); g – *Tetralophodon* sp., Prusy, M3 dext. (foto Milan Strieženeček).

Fig. 2. Teeth of proboscideans from Miocene localities of Slovakia.

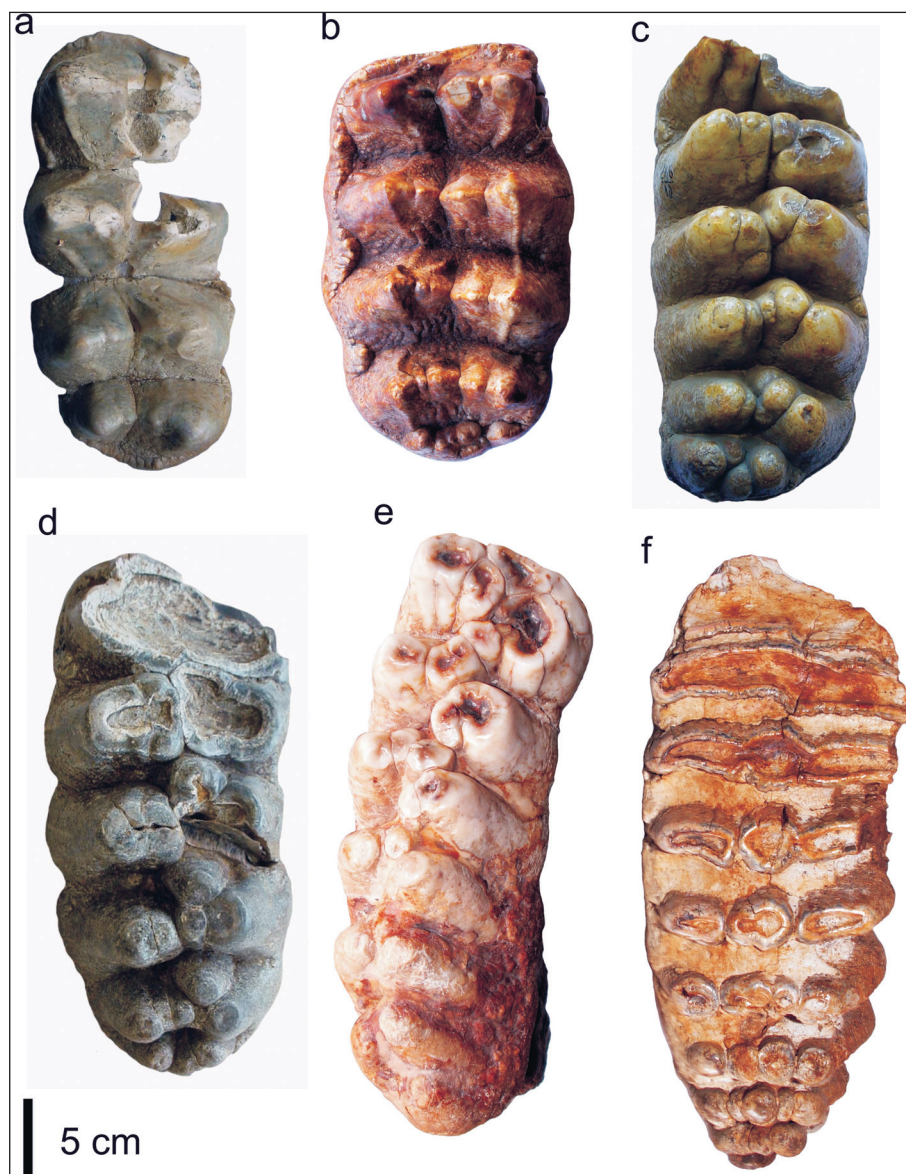
obdobia. Charakterizujú ich typické asociácie druhov rôznych ekomorfologických skupín, pričom hranice medzi nimi predstavujú významné paleoekologické a takisto biostratigrafické markery.

Obr. 4 jasne znázorňuje tri obdobia maximálnej taxonomickej diverzity (MN 6 – 7/8, MN 12 – 13? – 14 a MN 17), pričom z paleoekologického a kvalitatívneho zastúpenia druhov predstavuje dôležité obdobie aj biozóna MN 9.

1. bádén – sarmat (MN 6a – MN 7/8). Typickými druhmi sú mamutid (*Z. turicensis*), gomfotérium (*G. angustidens*) a dva druhy deinotérií (*P. bavaricum*, *D. giganteum*), ktoré zastupujú dve ekomorfologické skupiny (A, B), pričom

z druhej menovanej kategórie sú prítomné obidve vývojové línie (B1 a B2).

2. spodný panón (MN 9). V diverzite nastali hlavne kvalitatívne (taxonomické) a mierne kvantitatívne zmeny (v počte druhov). Zástupcovia zygodontných aj bunodontných „mastodontov“ stredného miocénu vyhynuli. Kontinuálne boli zachované obidve ekomorfologické skupiny (A, B) známe z obdobia bádenu a sarmatu s tým rozdielom, že zástupcovia línie B1 (zygodontné taxóny) absentujú. Prvýkrát bol zaznamenaný výskyt tetralofodontného bunodontného druhu *Tetralophodon longirostris*, deinotériá sú opäť zastúpené druhom *Deinotherium giganteum*.



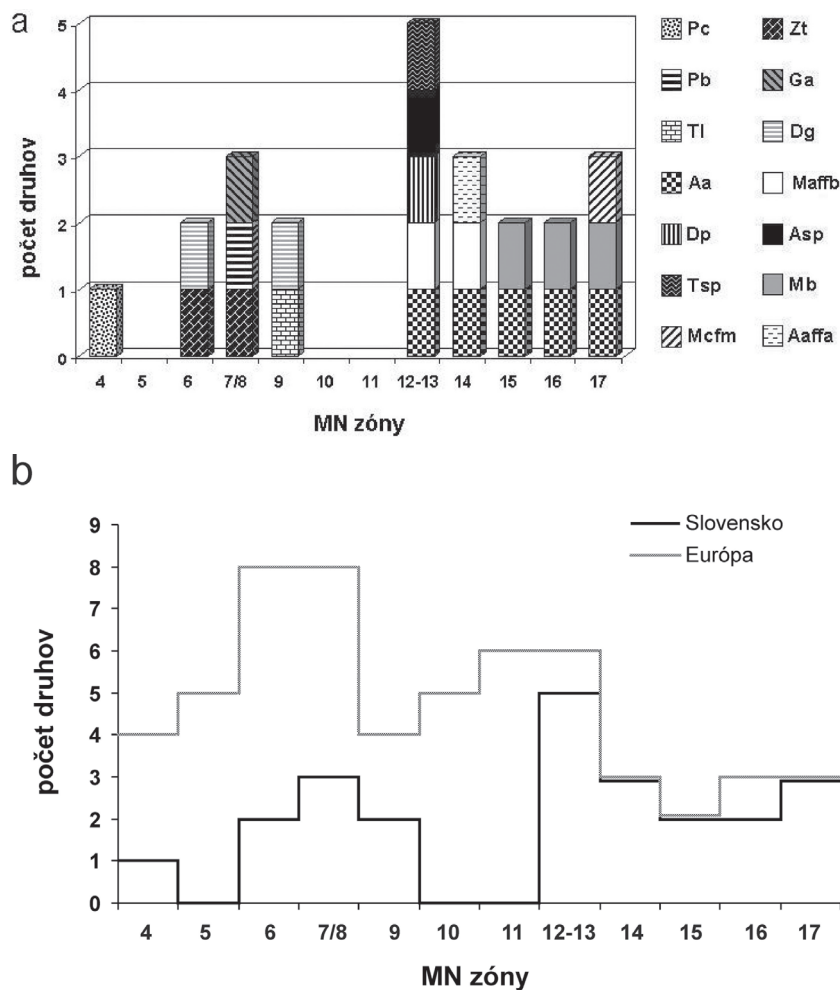
Obr. 3. Tretie moláre chobotnatcov z vrchnomiocénnych až vrchnopliocénnych lokalít Slovenska. a – „*Mammut*“ aff. *borsoni*, Kuzmice, M3 dext. (TMT – Pzv 22); b – „*Mammut*“ *borsoni*, Nová Vieska, M3 sin. (SNM); c – *Anancus* sp., Závada, M3 dext. (MÁFI – Ob 947); d – *Anancus* aff. *arvernensis*, Nováky?, M3 dext. (HNMP – VII 633); e – *Anancus arvernensis*, Hajnáčka, M3 dext. (SNM – Z 25659); f – *Mammuthus* cf. *meridionalis*, Nová Vieska, M3 dext. (SNM).

Fig. 3. Third molars of proboscideans from Late Miocene to Late Pliocene localities of Slovakia.

Tab. 1

Stratigrafický rozsah neogénnych chobotnatcov na slovenskom území Západných Karpát (FAD = prvý zaznamenaný výskyt; LAD = posledný zaznamenaný výskyt)
 Stratigraphical range of Neogene Proboscideans on Slovak territory of the Western Carpathians (FAD = first documented occurrence; LAD = last documented occurrence)

Čeľaď	Druh	Stratigrafický výskyt		Literatúra
		FAD	LAD	
Deinotheriidae	<i>Prodeinotherium cuvieri</i>	MN 4	MN 4	Tóth (2006a)
Deinotheriidae	<i>Prodeinotherium bavaricum</i>	MN 7/8	MN 7/8	
Deinotheriidae	<i>Deinotherium giganteum</i>	MN 6	MN 9	
Deinotheriidae	<i>Deinotherium proavum</i>	MN 12 – 13?	MN 12 – 13?	Thenius (1952), Zapfe (1954), Schmidt (1969a), Holec (2005), Tóth (2006a, b, d)
Mammutidae	<i>Zygolophodon turicensis</i>	MN 6	MN 7/8	Musil (1959), Schmidt (1969a), Tóth (2006a, d)
Mammutidae	„Mammut“ <i>borsoni</i>	MN 15	MN 17	Zapfe (1954), Schmidt (1969b), Holec (1985, 2002), Tóth (2006a)
Mammutidae	„Mammut“ aff. <i>borsoni</i>	MN 12 – 13?	MN 12 – MN 14?	Fejfar (1964), Schmidt (1969b), Holec (1985, 1986), Holec et al. (2002), Tóth (2006a, c)
Gomphotheriidae	<i>Gomphotherium angustidens</i>	MN 7/8	MN 7/8	Schmidt (1963), Čerňanský (2006a)
Inc. Sedis 1	<i>Tetralophodon longirostris</i>	MN 9	MN 9	Petrbok (1930)
Inc. Sedis 1	<i>Tetralophodon</i> sp.	MN 12 – MN 13?	MN 12 – MN 13?	Schmidt (1969b), Tóth (2006a)
Inc. Sedis 2	<i>Anancus arvernensis</i>	MN 12 – MN 13?	MN 17	Silnický (1930), Schmidt (1969b)
Inc. Sedis 2	<i>Anancus</i> sp.	MN 12 – MN 13?	MN 12 – MN 13?	Fejfar (1964), Schmidt (1969b), Holec (1985, 1986), Čerňanský (2006b), Tóth (2006a, b, c)
Inc. Sedis 2	<i>Anancus</i> aff. <i>arvernensis</i>	MN 13 – MN 14?	MN 13 – MN 14?	Schlesinger (1922)
Elephantidae	<i>Mammuthus</i> cf. <i>meridionalis</i>	MN 17	MQ 1	Schmidt (1975), Tóth (2006a, b, c, 2007)

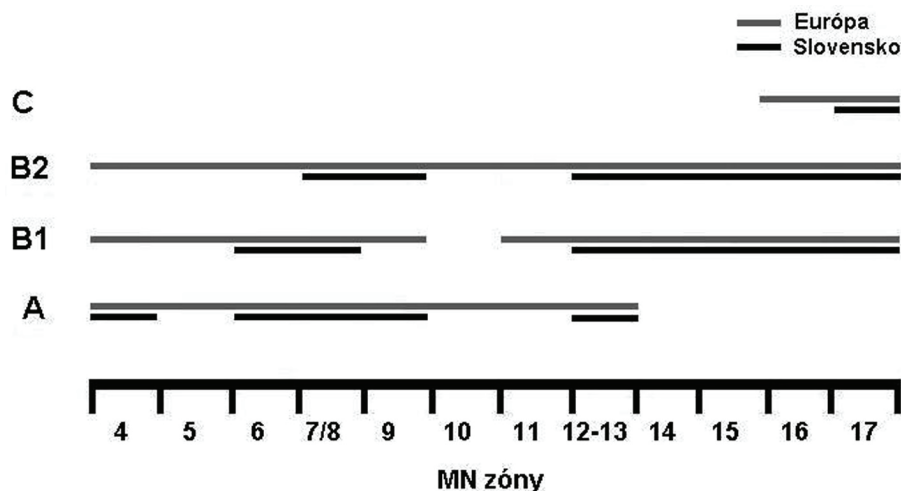


Obr. 4. Taxonomická diverzita neogénnych chobotnatcov na slovenskom území Západných Karpát. a – biostratigrafický výskyt neogénnych taxónov chobotnatcov Slovenska; b – porovnanie diverzity chobotnatcov na Slovensku s celkovou diverzitou na území Európy. Porovnávacie údaje v obr. (b) podľa Göhlich, (1999); Gasparik (2001); Ferretti et al. (2003) a Markov (2008a, b). Pc – *Prodeinotherium cuvieri*, Zt – *Zygolophodon turicensis*, Pb – *Prodeinotherium bavaricum*, Ga – *Gomphotherium angustidens*, Dg – *Deinotherium giganteum*, TI – *Tetralophodon longirostris*, Tsp. – *Tetralophodon* sp., Dp – *Deinotherium proavum*, Aa – *Anancus arvernensis*, Asp. – *Anancus* sp., Aaffa – *Anancus* aff. *arvernensis*, Mb – „Mammut“ *borsoni*, Maffb. – „Mammut“ aff. *borsoni*, Mcfm – *Mammuthus* cf. *meridionalis*.

Fig. 4. Taxonomic diversity of Neogene proboscideans in the Slovak part of the Western Carpathians. a – temporal distribution of taxa reported from Slovak territory; b – comparison of taxonomic diversity in Slovakia and Europe. Comparative data according to Göhlich (1999); Gasparik (2001); Ferretti et al. (2003) and Markov (2008a, b).

Obr. 5. Porovnanie stratigrafického rozšírenia a diverzity ekomorfológických skupín neogénnych chobotnatcov na území Slovenska a Európy. A – deinotéria (čelad Deinotheriidae); B1 – zygodontné taxóny (čelad Mammutidae); B2 – bunodontné trilofodontné a tetralofodontné druhy (čelade Gomphotheriidae, Inc. sedis 1., Inc. sedis 2.); C – elefantidy (čelad Elephantidae).

Fig. 5. Stratigraphical occurrence and diversity of ecomorphological groups of Neogene proboscideans in the Slovak and European territory. A – deinotheres (family Deinotheriidae); B1 – zygodont taxa (family Mammutidae); B2 – bunodont trilophodont and tetralophodont taxa (family Gomphotheriidae and groups Incertae sedis 1 and Incertae sedis 2); C – elephantids (family Elephantidae).



3. vrchný panón-pont? (MN 12 – 13?). Uvedené obdobie je charakterizované definitívne posledným výskytom deinotérií (druh *Deinotherium proavum*) a tetralofodontného „mastodonta“ rodu *Tetralophodon* (*Tetralophodon* sp.). Zároveň sú prítomné najstaršie zvyšky mamutida rodu „*Mammut*“ („*Mammut*“ aff. *borsoni*) a bunodontného tetralofodontného rodu *Anancus* (*Anancus* sp. a *A. arvernensis*, príp. aj *A. aff. arvernensis*). Ekomorfológická diverzita bola v porovnaní s obdobím panónu znovu rozšírená o zástupcu mamutidov, preto je totožná so stavom z obdobia sarmatu.

4. Ruman (MN 17). Najstaršie doložené zvyšky taxónu *Mammuthus* cf. *meridionalis*, jediného neogénneho predstaviteľa tretej ekomorfológickej skupiny (C) na území Slovenska. Ide o posledný zaznamenaný výskyt druhov „*M. borsoni*“ a *A. arvernensis*.

Diskusia

Uvedená analýza biochronológie a diverzity reflektujú aktuálny stav skúmanej problematiky na území Slovenska. Objavenie nových lokalít a pokračujúca taxonomická revízia môžu priniesť menšie zmeny, všeobecný trend v diverzite však – s najväčšou pravdepodobnosťou – zostane nezmenený.

Taxonomická diverzita jednotlivých biozón bola značne ovplyvňovaná paleobiogeografickými a klimatickými zmenami, ale aj biotickými faktormi. Od obdobia spodného miocénu až po koniec pliocénu je badateľné postupné znižovanie priemerných ročných teplôt a rozličné výkyvy v intenzite zrážok. Je však pravdepodobné, že samotný pokles teploty bol len sekundárnym limitujúcim faktorom v rozšírení a v celkovej diverzite spomínaných cicavcov. Takmer všetky chobotnatce sa vyznačujú mimoriadne veľkými telesnými rozmermi, preto sú menej citlivé na zmeny teploty. Jej zmena však značne ovplyvňuje charakter prostredia, teda aj množstvo a druh dostupnej

potravy. V závislosti od týchto činiteľov nastal v priebehu evolúcie neogénnych chobotnatcov postupný posun od prijímania mäkkej, šťavnatej potravy – ovocie, listy drevín – k abrazívnej, vláknitej vegetácii – trávy a byliny (Van der Made a Mazo, 2003).

Otnang (MN 4)

Prvý výskyt chobotnatcov na území Európy v období vrchnej časti spodného miocénu (MN 4) predstavuje významnú biostratigrafickú a paleobiogeografickú udalosť. Takmer súčasne sa v paleozoocenóze objavili zástupcovia mamutidov (*Zygodontodon turicensis*), amebelodontidov (*Archaeobelodon filholli*), gomfotérií (*Gomphotherium sylvaticum*) a deinotérií (*Prodeinotherium cuvieri*), čo dokazuje relatívne vysokú taxonomickú, ako aj ekomorfológickú diverzitu už od ich najstaršieho výskytu na európskom kontinente (Tassy, 1990). Ekologickú a trofickú segregáciu taxónov pravdepodobne zapríčinili rozdiely vo veľkosti telesných rozmerov, odlišná etológia, ako aj dostupnosť zdroja potravy v dôsledku vertikálnej stratifikácie habitatu.

Okrem amebelodontida boli všetky uvedené druhy doložené vo viacerých lokalitách severného Maďarska otnangského veku, čím sa jasne dokazuje ich výskyt aj na území strednej Európy (Gasparik, 2001).

Všetky nálezy chobotnatcov datované do spodného miocénu sú viazané výhradne na vrstvy uholných slojov, čo indikuje rozsiahly výskyt teplého, humidného (močiarného) biotopu bez výškovej diferenciácie vegetácie (Kováčová a Kováč, 2006). Paleobotanické, ale aj paleozoologické štúdie jasne poukazujú na dosiahnutie maxima miocénneho klimatického optima v tomto období, s maximálnou priemernou ročnou teplotou 22 °C (Böhme, 2003). Pre všetky chobotnatce spodnomiocénneho veku sú typické pomerne malé telesné rozmery, čo nasvedčuje, že žili vo viac uzavretých biotopoch. Ich celková výška dosahovala

pravdepodobne maximálne 2 m. Zuby každého taxónu boli brachyodontné, bez cementácie, preto ich potravu mohlo tvoriť výhradne mäkké rastlinstvo, v ktorom prevažovalo ovocie a listie drevín (Van der Made a Mazo, 2003).

Báden a sarmat (MN 6 – MN 7/8)

Začiatkom stredného miocénu nastala ďalšia výrazná imigrácia niekoľkých nových druhov chobotnatcov. V biozóna MN 6 sa na území Európy prvýkrát objavujú druhy *Gomphotherium angustidens*, *Deinotherium giganteum*, *Choerolophodon chioticus*, *Platybelodon danovi* a pravdepodobne aj *Protanancus* sp. Posledné tri menované druhy boli rozšírené len v mediteránnej oblasti. Ich výskyt v strednej Európe dosiaľ nebol zaznamenaný (Tassy, 1990; Markov, 2008a), čo nasvedčuje prvej zoogeografickej diferenciácii druhov chobotnatcov. Paleogeografické zmeny a tektonická reorganizácia centrálnej Paratetýdy výrazne ovplyvnili charakter klímy, ktorá sa v porovnaní s predchádzajúcimi obdobiami vyznačovala prvými sezónnymi osciláciami zrážok a subtropickou vegetáciou. V dôsledku postupnej kontinentalizácie klímy poklesla maximálna priemerná ročná teplota na 18,4 °C (Böhme, 2003; Kováč et al., 2006). Na základe fauny mäsožravcov z lokalít Štokravská vápenka a Sandberg bolo poukázané na zmeny biotopu v období stredného a vrchného báden (Sabol, 2008). V taxonomickej diverzite chobotnatcov sa však tieto zmeny neprejavili. V oboch lokalitách sú prítomné druhy *Z. turicensis* a *D. giganteum*. Výskyt druhu *D. giganteum* v bádeni je zriedkavý a v oblasti centrálnej Paratetýdy ide o jeho prvý potvrdený nález. Zvyšky druhu *G. angustidens*, ktorý mal počas stredného miocénu takmer celoeurópske rozšírenie, v sedimentoch bádenského veku strednej Európy pravdepodobne úplne absentujú a sú limitované len do sarmatu.

Druhovú zloženie chobotnatcov, ako aj iných skupín cicavcov z obdobia sarmatu je na celom území Európy značne podobné v dôsledku existencie morskej bariéry medzi mediteránnou oblasťou a východnou Paratetýdou, ktorá mohla byť limitujúcim faktorom pre imigráciu nových druhov (Rögl, 1999). V porovnaní s taxonickým zložením z obdobia bádeni neboli zaznamenané takmer žiadne zmeny. Codrea a Ursachi (2007) uvádzajú ojedinelé zvyšky druhu *Tetralophodon longirostris* (lokalita Draxeni, Rumunsko), v sarmatskej faune centrálnej Paratetýdy však tento druh nebol preukázaný.

Odlišné spôsoby spracovania potravy u deinotérií a mamutida (t. j. taxónov patriacich k rozdielnym ekomorfologickým skupinám) vysvetľujú výskyt dvoch druhov v rovnakých lokalitách (Štokravská vápenka a Sandberg) bez vzájomnej trofickej konkurencie. Morfológia zubov deinotérií indikuje, že boli vhodné len na spracovanie šľavnatej potravy, pričom dentície mamutida boli viac prispôsobené na abrazívnejší typ vegetácie. Zuby gomfotéria boli najmenej špecializované, pravdepodobne bez striktnnej adaptácie na vymedzený druh potravy. Limitujúcim trofickým faktorom mohol byť regionálne odlišný charakter prostredia, ako aj kompetícia

s inými bylinožravcami. Fosiliférne lignitové horizonty lokalít Handlová a Nováky naznačujú humídne biotopy. Na druhej strane zvyšky flóry indikujú prítomnosť lužných lesov striedajúcich sa s menšími trávnatými plochami s výskytom halofytnej subtropickej vegetácie a menším zastúpením tropických elementov (Planderová, 1990). Je isté, že na charakter prostredia mali vplyv aj lokálne topografické podmienky.

Výskyt amebelodontida druhu *Archaeobelodon filholli* bol doteraz obmedzený na územie západnej Európy, ale revízia materiálu gomfotérií sarmatského veku z lokality Szurdokpüspöki (severné Maďarsko) potvrdila prítomnosť tohto druhu aj v oblasti centrálnej Paratetýdy (Gasparik, ústna informácia 2008).

Z uvedeného vyplýva, že obdobia báden a sarmat sa vyznačovali relatívne vysokou druhovou diverzitou chobotnatcov (obr. 4, 5). Vyhynutie takmer všetkých strednomiocénnych druhov (*Z. turicensis*, *P. bavaricum*, *G. angustidens*) koncom sarmatu je pravdepodobne spojené s postupným znižovaním sa teploty a zväčšovaním sa intenzity sezónnych vegetačných zmien. Chobotnatce uvedeného obdobia boli zrejme úzko viazané na prijímanie menej abrazívnej potravy (rôzne druhy ovocia a listie drevín), ktorá však zo spomínaných dôvodov prestala byť dostupná počas všetkých ročných období. Potenciálnym riešením nedostatku potravy mohli byť prvé periodické migračné trasy (Van der Made a Mazo, 2003).

Spodný panón (MN 9)

Začiatkom vrchného miocénu sa odohrali výrazné paleogeografické a klimatické zmeny, ktoré sa markantne prejavili aj v taxonomickom zastúpení chobotnatcov Západných Karpát. Tobien (1980) spomína typické strednomiocénne druhy *Gomphotherium angustidens* a *Prodeinotherium bavaricum* z lokalít Dinotheriumsande (MN 9), ktoré neboli preukázané už nikde inde na území strednej a juhovýchodnej Európy. Podľa revízie Pickforda (nepublikované údaje) fosilné zvyšky európskych deinotérií valeského veku patria výlučne druhu *Deinotherium giganteum*. K definitívnemu vymiznutiu všetkých typických druhov stredného miocénu (*G. angustidens*, *Z. turicensis* a možno aj *P. bavaricum*) z celej Európy došlo na rozhraní spodného a vrchného valesu (MN 9/MN 10) počas tzv. valeskej krízy (Agustí a Antón, 2002). Ekomorfologická, ako aj druhová diverzita kopírujú na našom území celoeurópsky klesajúci trend (obr. 4b).

Druh *Tetralophodon longirostris* je považovaný za typického predstaviteľa hipariónovej fauny, objavujúcej sa v strednej Európe v biozóna MN 9 (Rögl, 1999; Göhlich, 1999). Je charakteristická prítomnosťou rôznych skupín terestrických cicavcov, ktoré sú prispôsobené na suchšie a otvorenejšie biotopy striedajúce sa s redšími lesnými porastmi s výraznejšími sezónnymi zmenami klímy (Kováč et al., 2006). Ústup subtropických habitátov na úkor opadavých lesov s väčším výskytom otvorenejších biotopov spôsobil, že hipariónová fauna sa v období spodného panónu pomerne rýchlo rozšírila takmer po celej západnej, strednej a juhovýchodnej Európe.

Výsledkom bola značná podobnosť medzi faunami centrálnej a východnej Paratetýdy (Agustí a Antón, 2002).

Adaptáciu imigrantského druhu *T. longirostris* na uvedené životné prostredie naznačujú morfológické znaky zubov, končatín, ako aj celkové telesné proporcie. Zvýšenie počtu hrebeňov intermediálnych zubov, ako aj posledných molárov indikuje prispôsobenie sa abrazívnejšiemu typu potravy. Tiež je pozorovateľné zväčšenie sa hrúbky skloviny, nenastala však výrazná zmena hypsodontie v porovnaní so štruktúrnymi trilofodontnými predkami. Rovnako ako u deinotérií, celkové telesné proporcie dosahujú v porovnaní so strednomiocénnymi druhmi značné rozmery. Nárast telesných rozmerov súvisel s konzumáciou väčšieho objemu potravy nižšej nutričnej hodnoty, preto bolo nutné zväčšenie tráviaceho ústrojenstva. Predĺženie končatín a semidigitigrádne usporiadanie metapodií poukazujú na lepšiu adaptáciu na pohyb po tvrdom teréne (Tobien, 1962; Harris, 1973). Z dôvodu nižšej produktivity habitatov chobotnatce boli pravdepodobne nútené obývať rozsiahlejšie teritória.

Lokalita Perín má na základe stratigrafického zaradenia sedimentov pravdepodobne identický vek s lokalitou Rudabánya, ktorá paleogeograficky ležala na okraji rozsiahleho Panónskeho jazera. Z tohto náleziska bolo opísané bohaté spoločenstvo cicavcov (69 druhov) s výraznou prevahou brachyodontných taxónov. Nepatrné zastúpenie hypsodontných taxónov, ako aj zvyšky flóry naznačujú, že v blízkosti jazera prevládalo humídne lesné prostredie. Podľa menšieho počtu fosílií chobotnatcov sa predpokladá, že spolu s nosorožcami a hyenami uprednostňovali skôr otvorené habitaty, vyskytujúce sa v odľahlejších oblastiach od brehu jazera (Bernor et al., 2004). Vzdialenosť medzi lokalitami Perín a Rudabánya je len niekoľko desiatok kilometrov, preto môžeme predpokladať, že nálezisko Perín mohlo spadať do širšieho okruhu lesostepných biotopov severného okraja Panónskeho jazera.

Vrchný panón (pont?) (MN 12 – MN 13?)

Obdobie vrchného panónu v Európe charakterizuje zmena miernej humídnej klímy na kontinentálnu xerothermnú, čo spôsobilo značnú redukciu lesných biotopov. V dôsledku zníženia intenzity zrážok sa začali vo väčšom rozsahu šíriť trávnaté plochy a spolu s nimi sa objavilo rozmanité spoločenstvo veľkých bylinožravcov, vrátane chobotnatcov, ktoré preferovali práve takéto otvorené habitaty (Agustí a Antón, 2002). Severná časť Dunajskej panvy sa vyznačovala prostredím aluviálnych nížin s močiarnymi plytkými jazerami. Z viacerých lokalít uvedenej oblasti boli zdokumentované spoločenstvá mäkkýšov, v ktorých však dominovali lesné druhy (Kováč et al., 2005).

Nálezy druhu *Deinotherium proavum*, ako aj taxónu „*Mammuth*“ aff. *borsoni* na území Slovenska predstavujú pravdepodobne vrchný stratigrafický výskyt druhov, ktoré sa na územie východnej Európy dostali už koncom spodného, resp. začiatkom vrchného panónu (MN 10?

až MN 11) a postupne sa rozšírili do západnej Európy (Markov, 2008b). Na rozdiel od Stredozemia so suchším charakterom prostredia v strednej Európe pretrvávali humídnejšie biotopy podstatne dlhšie. Preto nemožno vylúčiť prežitie druhu *Tetralophodon longirostris* v tejto oblasti až do vrchného panónu. Predbežne sú nálezy rodu *Tetralophodon* z lokalít Topolčany-Kalvária a Prusy zaradené ako *Tetralophodon* sp. Mediteránna oblasť sa vyznačovala niektorými endemickými druhmi chobotnatcov (*Choerolophodon pentelici*, *Stegotetrabelodon syrticus* a *Tetralophodon atticus*), ktoré vo vrchnopanónskej faune centrálnej Paratetýdy s najväčšou pravdepodobnosťou absentujú (Göhlich, 1999; Ferretti et al., 2003).

Silnický (1930) a Schmidt (1963) opísali zvyšky druhu „*Mastodont*“ *grandincisivus*, pochádzajúce z uloženín vrchného panónu, resp. pontu. Taxonomická revízia uvedených náleзов jednoznačne poukázala na chybnú determináciu, preto prítomnosť tohto problematického druhu na našom území nie je dosiaľ potvrdená (Tóth, 2006a; Čerňanský, 2006a).

Pred 7 mil. rokov, čo približne zodpovedá vrchnej časti biozóny MN 12, sa hranice otvorených trávnatých biotopov grécko-iránskej bioprovincie rozšírili do celej Európy (Spassov et al., 2006). V tomto období sa objavuje prvý zástupca rodu *Anancus* (A. sp.) (Markov, 2008b) a zrejme o niečo neskôr aj progresívnejší druh *A. arvernensis*.

Zníženie intenzity zrážok spôsobilo značnú redukciu lesných biotopov. Asociácia uvedených zmien zapríčinila definitívne vyhynutie deinotérií, ktoré boli úzko špecializované na konzumáciu stromovej vegetácie. Ekomorfologická skupina (A) bola veľmi úspešná (obr. 5), ale zároveň aj najkonzervatívnejšia. Bez výrazných morfológických zmien zubov sa deinotéria na území Európy, vrátane nášho územia, vyskytovali od otnangu (MN 4) až po vrchný panón (pont?) (MN 12 – MN 13?) (Huttunen, 2002; Markov, 2008b).

V období vrchného panónu (pontu?) je zastúpenie jednotlivých ekomorfologických skupín identické ako v sarmate (obr. 5). Taxonomická diverzita je však vyššia a zároveň dosahuje svoje maximum počas celého obdobia výskytu chobotnatcov na území Slovenska (obr. 4a, b). Je to jediné obdobie, v ktorom sa vyskytuje viac taxónov rovnakej ekomorfologickej skupiny. Teoreticky to môže indikovať, že progresívnejší taxón *Anancus* sp. predstavoval biotického konkurenta pre taxón *Tetralophodon* sp., čo mohlo spôsobiť jeho vyhynutie. Na druhej strane konkurencia mohla nastať aj medzi odlišnými taxónmi rodu *Anancus*, na čo poukazuje aj krátkodobý výskyt taxónu *Anancus* sp. V období pontu, resp. začiatkom pliocénu dokonca nemožno vylúčiť ani epizodickú migráciu afrických taxónov rodu *Anancus* (*Anancus* aff. *arvernensis*) na územie Európy.

Pri všetkých turolských taxónoch chobotnatcov je pozorovateľná ich progresívna adaptácia dentície na spracovanie abrazívnejšej mezofytickej vegetácie, ktorá bola ovplyvňovaná prejavujúcimi sa výkyvmi teplôt a hlavne kolísaním množstva zrážok. Pri druhu *D. proavum* došlo k zvýrazneniu entolofidu, pri mamutidovi k zosilneniu semilofodontnosti hrebeňov. Pre taxóny rodu *Anancus*

je charakteristická alternácia polhrebeňov, na mliečnych premolároch ptychodoncia a choerodoncia, čím sa značne zväčšuje povrch žuvacej plochy, a to bez výrazného nárastu celkových rozmerov zubov (Lehmann, 1950). Pri žiadnom taxóne však nebolo zaznamenané výrazné zvýšenie hypsodoncie, ktorá bola už v tomto období charakteristická pre viacero skupín bylinožravcov (Agustí a Antón, 2002). Trend narastania telesných rozmerov pokračoval aj počas turolu. Druh *D. proavum* dosahoval výšku viac ako 4 m a patrili medzi najväčšie chobotnatce vôbec.

Podľa analýzy izotopu uhlíka ^{13}C zo skloviny zubov deinotérií sa zistilo, že boli úzko špecializované na konzumáciu C3 vegetácie – listie a vetvičky stromov. Pri zástupcoch druhej ekomorfologickej skupiny (mamutidy a bunodontné taxóny) bola potvrdená postupná zmena adaptácie na C4 vegetáciu – tráv a bylín (Cerling et al., 1999). Van der Made a Mazo (2003) predpokladajú, že C4 vegetácia sa v strednej Európe prvýkrát vyskytovala vo väčšej miere až v období vrchného panónu a pontu, čo je v súlade s vrchným stratigrafickým výskytom deinotérií.

Dák (MN 14 – MN 15)

V spodnom pliocéne oblasť Západných Karpát charakterizovali mozaikovité lesné biotopy s miernou až subtropickou klímou s malými ročnými výkyvmi teplôt a sezónnymi monzúnovými zrážkami (Kováč et al., 2005). V tomto období je na území Slovenska prítomná len jedna ekomorfologická skupina chobotnatcov, v rámci ktorej tiež došlo k značnému zníženiu taxonomickej diverzity (obr. 4, 5). Rod *Tetralophodon* už nie je preukázaný. Jedinými zástupcami sú taxóny rodov „*Mammut*“ a *Anancus*. V spodnom dáku je pravdepodobne naďalej prítomný taxón „*Mammut*“ aff. *borsoni*, ktorého následne nahrádza „typický“ druh „*Mammut*“ *borsoni*. Podobný trend klesajúcej taxonomickej diverzity je pozorovateľný na celom území Európy (obr. 4b).

Od spodného pliocénu sa v Európe pravdepodobne vyskytoval len jeden druh rodu *Anancus* – *A. arvernensis*. Adaptáciu na abrazívnejšiu C4 vegetáciu jasne naznačujú morfologické znaky zubov mamutidov aj bunodontného druhu. Pri mamutidoch došlo k celkovému zosilneniu a zaostreniu hrebeňov molárov. Pri druhu „*M.*“ *borsoni* je v porovnaní s taxónom „*M.*“ aff. *borsoni* badateľné zväčšenie krescentoidov a zvlnenie skloviny, čím sa zväčšila žuvacia plocha zuba. Posledné moláre druhu *A. arvernensis* charakterizuje zvýšenie počtu hrebeňov a v ojedinelých prípadoch aj výskyt cementovej vrstvy. Pri obidvoch vývojových líniiach je badateľný progresívny trend hypsodoncie. Približne pred 4 mil. rokov nastalo krátkodobé ochladenie, ktoré spôsobilo imigráciu stepných arvikolidných hlodavcov na územie Európy (Agustí a Antón, 2002). Zrejme do tohto obdobia spadá posledný výskyt taxónu „*M.*“ aff. *borsoni* a tiež redukcia populácií druhu *A. arvernensis* s pomerne nízkou korunkou zubov. Zároveň sa objavuje „typický“ progresívnejší druh „*M.*“ *borsoni* (s. *stricto*) (lokalita Drahovce, Ceroviny a Velké Ripňany) a pri druhu *A. arvernensis* je badateľné prvé zvýšenie hypsodoncie.

Ruman (MN 16 – MN 17)

V biozóne MN 16 sú prítomné len druhy *A. arvernensis* a „*M.*“ *borsoni*. Ich spoločný výskyt je pomerne častý, bol zaznamenaný v lokalitách Moravský Svätý Ján (pravdepodobne MN 16), Ivanovce (MN 15) a Hajnáčka (MN 16) (Holec, 1985; Fejfar, 1964; Fejfar a Heinrich, 1985). V obidvoch posledne menovaných lokalitách sa uvedené druhy vyskytovali spolu s ekologicky rôznorodou faunou, pričom na nálezisku Ivanovce mierne prevažujú faunistické elementy charakteristické pre suchšie, otvorenejšie biotopy (Fejfar a Heinrich, 1985). Na nálezisku Hajnáčka sa obidva druhy vyskytujú v asociácii cicavcov, ktoré sú považované za typických obyvateľov humídnych, listnatých a zmiešaných lesných biotopov (*Tapirus*, *Stephanorhinus*). V približne rovnakom pomere sú tu však prítomní aj zástupcovia rodov *Hyena*, *Sus*, *Megantereon*, indikujúcich otvorenejší, mozaikovitý typ prostredia (Sabol et al., 2004). Na základe odlišných typov zubov sa predpokladá, že druh „*M.*“ *borsoni* bol ekologicky viac viazaný na lesné biotopy, kým *A. arvernensis* mohol preferovať menej uzavreté habitaty s väčším zastúpením trávnych plôch.

Vrchný stratigrafický výskyt obidvoch druhov „mastodontov“ siaha do konca biozóny MN 17. Vo vrchnej časti biozóny MN 16 sa v južnej Európe objavuje prvý zástupca slonovitých (ekomorfologická skupina C), druh *Mammuthus rumanus*. V strednej Európe, vrátane Slovenska, nebol tento druh dosiaľ bezpečne preukázaný. Nálezy slonovitých z lokalít Strekov a Nová Vieska boli priradené taxónu *Mammuthus* cf. *meridionalis*. Podľa Garutta (1986) boli rané eurázijské elephantidy v porovnaní s kvartérnymi druhmi troficky relatívne málo špecializované, pretože strihacia efektivita ich zubov bola pomerne nízka (malý počet lamiel, nižší stupeň hypsodoncie zubnej korunky). Za hlavnú časť potravy najstarších elephantidov sa považujú vetvičky drevín, čiastočne xerofytických tráv a bylín. Nemôžeme však vylúčiť zmeny potravinového spektra počas striedania ročných období. Elephantidy s lofodontnými zubami bol však zjavne lepšie adaptovaný na konzumáciu viac abrazívneho rastlinstva suchších lesostepných a savanovitých habitatov, ktoré sa na území Európy v tom čase rozšírili (Radulescu et al., 2003). Preto nemožno vylúčiť, že k vyhynutiu druhov „*M.*“ *borsoni* a *A. arvernensis* prispela biotická interakcia v kombinácii s podnebnými zmenami. Vymretie uvedených druhov predstavuje súčasne zánik druhej ekomorfologickej skupiny, ktorá predstavovala mimoriadne úspešný a progresívny evolučný model počas celého obdobia neogénu (obr. 5). Od začiatku až po koniec pleistocénu sú druhy dvoch rodov (*Elephas* a *Mammuthus*) čelade Elephantidae jedinými predstaviteľmi chobotnatcov v Európe.

Záver

Diverzita taxónov, ako aj zastúpenie jednotlivých ekomorfologických skupín chobotnatcov boli počas neogénu značne ovplyvnené zmenami klímy, reliéfu a paleogeografie a biotickými interakciami.

Najstaršie nálezy chobotnatcov druhu *Prodeinotherium cuvieri* ottnangského veku (MN 4) predstavujú dôležitý paleogeografický, ako aj biostratigrafický marker. Palynologické štúdie naznačujú, že tieto chobotnatce žili v humídnych a teplých biotopoch.

Od stredného miocénu až po vrchný pliocén je možné na základe kvantitatívnych a kvalitatívnych zmien taxónov a ekomorfologických skupín vyčleniť štyri výrazné obdobia diverzity chobotnatcov na území Slovenska.

1. Stredný miocén (vrchný bádén – sarmat, MN 6 až 7/8) charakterizuje pomerne široké spektrum taxónov dvoch ekomorfologických skupín (špecializované deinotéria a dve evolučné línie „mastodontov“ bez užšej potravinovej špecializácie), ktoré potenciálne poukazujú na rôznorodé mozaikovité biotopy. V žiadnej lokalite neboli preukázané zvyšky viacerých taxónov z rovnakej ekomorfologickej skupiny, čo indikuje ich odlišné ekologické požiadavky.

2. Spodná časť vrchného miocénu (panón, MN 9) sa vyznačovala nahradením takmer všetkých strednomiocénnych taxónov progresívnejšími druhmi, ktoré na územie strednej Európy imigrovali v závislosti od paleogeografických a klimatických zmien. Obidve predchádzajúce ekomorfologické skupiny boli kontinuálne zachované. Celková diverzita je nižšia, doposiaľ nebola z nášho územia doložená prítomnosť mamutida z obdobia spodného panónu. Typickými druhmi sú *Tetralophodon longirostris* a *Deinotherium giganteum*.

3. Vrchná časť vrchného miocénu (vrchný panón – pont?, MN 12 – MN 13?) je charakterizovaná najvyššou diverzitou taxónov počas celého obdobia neogénu, ekomorfologická diverzita je totožná s obdobím sarmatu. Nálezy chobotnatcov zrejme dokumentujú vrchný stratigrafický výskyt taxónu „*Mammut*“ aff. *borsoni*, resp. druhu *Deinotherium proavum*, ktoré sa na území Európy objavili na hranici valesu a turolu (MN 10 – MN 11). Definitívne vymiznutie deinotérií pravdepodobne spôsobila výrazná aridizácia klímy a ústup lesných biotopov. Zároveň je zaznamenaný prvý výskyt zástupcov rodu *Anancus* (*Anancus* sp., *A. arvernensis*, v ponte pravdepodobne aj *A. aff. arvernensis*), pričom na územie Európy migrovali v dôsledku rozšírenia viac otvorených trávnatých biotopov, resp. vytvorením suchozemských migračných ciest. Vyhynutie taxónu *Tetralophodon* sp. môže súvisieť s biotickou kompetíciou imigrantských taxónov rodu *Anancus*.

4. Vrchný pliocén (vrchný ruman – MN 17) sa vyznačoval výraznými klimatickými zmenami, ktoré spôsobili rozšírenie otvorených suchších lesostepných biotopov na úkor súvislých lesných porastov. V tomto období sa na území Slovenska objavuje prvý predstaviteľ elefantidov, taxón *Mammuthus* cf. *meridionalis*. Súčasne je zaznamenaný posledný výskyt druhov *Anancus arvernensis* a „*Mammut*“ *borsoni*, ktoré kontinuálne prežívali od obdobia vrchného dáku. Ich vyhynutie pravdepodobne spôsobila kombinácia zmien environmentálnych faktorov s prípadnou biotickou konkurenciou elefantida.

Podakovanie. Chcel by som sa poďakovať prof. RNDr. Petrovi Holecovi, CSc. a doc. Martinovi Sabolovi, PhD. za vecné

pripomienky, Dr. Mihályovi Gasparikovi, prof. Martinovi Pickfordovi a Dr. Georgimu Markovovi za poskytnutie nepublikovaných informácií. V neposlednom rade moja vďaka patrí prof. RNDr. Michalovi Kováčovi, DrSc., RNDr. Alexandrovi Nagyovi, CSc., RNDr. Klementovi Fordinálovi, PhD., Mgr. Lubomírovi Slivovi, PhD., Mgr. Petrovi Joniakovi, PhD. a Mgr. Martinovi Vlačíkymu za odborné konzultácie ohľadom stratigrafie jednotlivých lokalít. Výskum bol realizovaný vďaka finančnej podpore grantových agentúr Ministerstva školstva Slovenskej republiky (VEGA 1/3053/06) a UK (320/2007).

Literatúra

- AGUSTÍ, J. & ANTÓN, M., 2002: Mammoths, Sabertooths and Hominids. Columbia University Press. New York, 316.
- BERNOR, R. L., KORDOS, L., ROOK, L., AGUSTÍ, J., ANDREWS, P., ARMOUR-CHÉLU, M., BEGUN, D. R., CAMERON, D. W., DAMUTH, J., DAXNER-HÖCK, G., DE BONIS, L., FEJFAR, O., FESSAHA, N., FORTÉLIUS, M., FRANZEN, J., GASPARIK, M., GENTRY, A., HEISSIG, K., HERNYÁK, G., KAISER, T., KOUFOS, G. D., KROLOPP, E., JÁNOSY, D., LLENNAS, M., MÉSZÁROS, L., MÜLLER, P., RENNE, P., ROČEK, Z., SEN, S., SCOTT, R., SZYNDLAR, Z., TOPÁL, GY., UNGAR, P. S., UTESCHER, T., VAN DAM, J. A., WERDELIN, L. & ZIEGLER, R., 2004: Recent advances on multidisciplinary research at Rudabánya, Late Miocene (MN 9), Hungary: A compendium. *Palaeontogr. italica*, 89, 3 – 36.
- BÖHME, M., 2003: The Miocene Climatic Optimum: Evidence from ectothermic vertebrates of Central Europe. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. (Amsterdam)*, 195, 380 – 401.
- CERLING, T. E., HARRIS, J. M. & LEAKEY, M. G., 1999: Browsing and grazing in elephants: The isotope record of modern and fossil proboscideans. *Oecologia*, 120, 364 – 374.
- CODREA, V. & URSACHI, L., 2007: The Sarmatian vertebrates from Draxeni (Moldavian platform, Romania). *Stud. Univ. Babeş-Bolyai, Ser. Geol.*, 52, 2, 19 – 28.
- ČERNÁNSKÝ, A., 2006a: Revision of a mastodon find from the Neogene at Kuzmice near Topoľčany (Slovakia). *Slovak Geol. Mag. (Bratislava)*, 12, 1, 57 – 62.
- ČERNÁNSKÝ, A., 2006b: Nález mastodonta *Anancus arvernensis* CROIZET et JOBERT na lokalite Biskupová v okrese Topoľčany. *Miner. Slov. (Bratislava)*, 38, 1, 61 – 66.
- FEJFAR, O., 1964: The Lower Villafranchian Vertebrates from Hajnáčka near Filakovo in Southern Slovakia. *Rozpr. Ústř. Úst. geol.*, 30, 1 – 115.
- FEJFAR, O. & HEINRICH, W. D., 1985: Zur Bedeutung der Wirbeltierfundstätten von Ivanovce und Hajnáčka für die Säugetierpaläontologie im Pliozän und frühen Pleistozän in Europa: Kenntnisstand und Probleme. *Věst. Ústř. Úst. geol.*, 60, 4, 213 – 224.
- FERRETTI, M., ROOK, L. & TORRE, D., 2003: *Stegotetralodon* (Proboscidea, Elephantidae) from the Late Miocene of Southern Italy. *J. Vertebrate Paleontology*, 23, 3, 659 – 666.
- GARUTT, W. E., 1986: The origin and phylogeny of the Elephantida. *Treatises of the Zoological Institute of the Russian. Acad. Sci.*, 149, 15 – 32 (In Russian).
- GASPARIK, M., 2001: Neogene proboscidean remains from Hungary: An overview. *Fragm. mineral. palaeont. (Budapest)*, 19, 61 – 77.
- GÖHLICH, U., 1999: Order Proboscidea. In: Rössner, G. G. & Heissig, K. (eds.): *The Miocene Land Mammals of Europe*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 157 – 168.
- HARRIS, J. M., 1973: *Prodeinotherium* from Gebel Zelten, Libya. *Bull. Brit. Mus. natur. Hist., Ser. Geol.*, 23, 5, 283 – 384.
- HARZHAUSER, M. & PILLER, W. E., 2007: Benchmark data of a changing sea – Palaeogeography, Palaeobiogeography and events in the Central Paratethys during the Miocene. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. (Amsterdam)*, 212, 295 – 314.
- HOLEC, P., 1985: Finds of Mastodon (Proboscidea, Mammalia) Relics in Neogene and Quaternary Sediments of Slovakia (ČSSR). *Západ. Karpaty, Sér. Paleont.*, 10, 13 – 53.

- HOLEC, P., 1986: Reste von Mastodonten (Mammalia, Proboscidea) aus dem Neogen des Beckens bei Moravský Ján (Slowakei). *Acta geol. geogr. Univ. Comen., Geol.*, 41, 135 – 144.
- HOLEC, P., 2002: *Zygodontodon turicensis* (SCHINZ, 1833) (Vertebrata, Mammalia, Proboscidea) z lokality Devínska Nová Ves (Slovensko). *Miner. Slov. (Bratislava)*, 34, 53 – 56.
- HOLEC, P., 2005: *Deinotherium giganteum* KAUP (Proboscidea, Mammalia) z panónskych sedimentov hliniska tehne v Pezinku. *Miner. Slov. (Bratislava)*, 37, 551 – 554.
- HOLEC, P., KOVÁČ, M., SLIVA, L., VOJTOK, R. & JONIAK, P., 2002: Nález mastodonta *Mammot borsoni* (HAYS, 1834) pri Cerovinách – litologické pomery a stratigrafia. *Miner. Slov. (Bratislava)*, 34, 353 – 358.
- HUTTUNEN, K., 2002: Systematics and Taxonomy of the European Deinotheriidae (Proboscidea, Mammalia). *Ann. Naturhist. Mus. (Wien)*, 103 A, 237 – 250.
- KOVÁČ, M., 2000: Geodynamický, paleogeografický a štruktúrny vývoj karpatsko-panónskeho regiónu v miocéne: Nový pohľad na neogénne panvy Slovenska. *Bratislava, Veda*, 202 s.
- KOVÁČ, M., BARÁTH, I., FORDINÁL, K., GRIGOROVICH, A. S., HALÁSOVÁ, E., HUDÁČKOVÁ, N., JONIAK, P., SABOL, M., SLAMKOVÁ, M., SLIVA, L. & VOJTOK, R., 2006: Late Miocene to Early Pliocene sedimentary environments and climatic changes in the Alpine – Carpathian – Pannonian junction area: A case study from the Danube Basin northern margin (Slovakia). *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. (Amsterdam)*, 238, 32 – 52.
- KOVÁČOVÁ, M. & KOVÁČ, M., 2006: Miocénna klíma a vegetácia karpato-panónskej oblasti v paleogeografickom kontexte. In: Kováč, M. & Dubíková, K. (eds.): *Celoživotné odborné vzdelávanie a príprava pracovníkov v oblasti geovied – Nové metódy a výsledky výskumu v geológii Západných Karpát*. Zbor. Príf UK – Geografika, Bratislava, 109 – 112.
- LEHMANN, U., 1950: Über Mastodontenreste in der Bayerischen Staatssammlung in München. *Palaeontographica, Abt. A*, 99, 121 – 228.
- MAGLIO, V. J., 1972: Evolution of mastication in the Elephantidae. *Evolution*, 26, 638 – 658.
- MAGLIO, V. J., 1973: Origin and evolution of the Elephantidae. *Trans. Philosoph. Soc. Amer.*, 63, 3, 1 – 149.
- MARKOV, G., 2008a: Fossil proboscideans (Mammalia) from the vicinities of Varna: A rare indications of Middle Miocene vertebrate fauna in Bulgaria. *Historia naturalis bulgarica*, 19, 137 – 152.
- MARKOV, G. N., 2008b: The Turolian proboscideans (Mammalia) of Europe: Preliminary observations. *Historia naturalis bulgarica*, 19, 153 – 178.
- MUSIL, R., 1959: První nález druhu *Deinotherium gigantissimum* STEFANESCU, 1892, na našem území. *Acta Mus. Morav.*, 44, 81 – 88.
- PETRBOK, J., 1930: *Mastodon angustidens* Cuv. v andezitových tufech u Bánovcu na Slovensku. *Věda přír.*, 11, 3 – 6.
- PLANDEROVÁ, E., 1972: Pliocénne sporomorfy z oblasti Západných Karpát a ich stratigrafická interpretácia. *Geol. Práce, Spr.*, 59, 209 – 284.
- PLANDEROVÁ, E., 1990: Miocene microflora of Slovak Central Paratethys and its biostratigraphical significance. *Manuskript. Bratislava, Geol. Úst. D. Štúra*, 144 p.
- PRISTAŠ, J. (ed.), 2000: Vysvetlivky ku geologickej mape Podunajskej nížiny – Nitrianskej pahorkatiny 1 : 50 000. *Bratislava, ŠGÚDŠ, Vyd. D. Štúra*, 250 s.
- RADULESCU, C., SAMSON, P. M., PETCULESCU, A. & STIUCĂ, E., 2003: Pliocene Large Mammals of Romania. *Coloquios de Paleontología*, 1, 549 – 558.
- RÖGL, F., 1999: Circum-Mediterranean Miocene Paleobiogeography. In: Rössner, G. G. & Heissig, K. (eds.): *The Miocene Land Mammals of Europe*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 39 – 48.
- SABOL, M., 2008: Fosílna mäsožravce kenozoika Slovenska. Habilitačná práca. *Archív Katedry geológie a paleontológie Príf UK, Bratislava*.
- SABOL, M., VASS, D., ELEČKO, M., KONEČNÝ, V., HENSEL, K., HOLEC, P., HUDÁČKOVÁ, N., KERNÁTSOVÁ, J., KLEMBARA, J., PIPÍK, R. & SLAMKOVÁ, M., 2004: Reconstruction and Evolution of the Hajnáčka I Paleoenvironment. In: Sabol, M. (ed.): *Early Villanyian site of Hajnáčka I (Southern Slovakia). Gemer-Malohont museum in Rimavská Sobota*, 131 – 141.
- SCHLESINGER, G., 1922: Die Mastodonten der Budapester Sammlungen. *Geologica hung.*, 2, 1, 1 – 284.
- SCHMIDT, Z., 1963: *Tetralophodon grandincisivus* SCHLESINGER, 1917 z pliocénu (Pontu) v Kuzmiciach pri Topolčanoch. *Geol. Práce, Zpr.*, 27, 169 – 174.
- SCHMIDT, Z., 1969a: Deinotherioidea Karpatských nížin na Slovensku. *Manuskript. Bratislava, archív ŠGÚDŠ*, 31 s.
- SCHMIDT, Z., 1969b: Mastodontoidné chobotnatce slovenských Karpát a nížin. *Manuskript. Bratislava, archív ŠGÚDŠ*, 64 s.
- SCHMIDT, Z., 1975: Elefantoidné chobotnatce slovenských Karpát a nížin. *Manuskript. Bratislava, archív ŠGÚDŠ*, 74 s.
- SHOSHANI, J. & TASSY, P., 1996: The Proboscidea. Evolution and Palaeoecology of Elephants and the new ir relatives. *Oxford University Press*, 472 p.
- SHOSHANI, J. & TASSY, P., 2005: Advances in proboscidean taxonomy & classification, anatomy & physiology, and ecology & behavior. *Quaternary International*, 126 – 128, 5 – 20.
- SILNICKY, K., 1930: Zpráva o náleze zbytkov kostry mastodonta v Topolčanoch. *Sbor. Muz. slov. Spoloč.*, 24, 1 – 2, 98 – 100.
- SPASSOV, N., TZANKOV, T. & GERAADS, D., 2006: Late Neogene stratigraphy, biochronology, faunal diversity and environments of South-West Bulgaria (Struma River Valley). *Geodiversitas*, 28, 3, 477 – 498.
- TASSY, P., 1990: The “Proboscidean Datum Events”: How many Proboscideans and how many Events? In: Lindsay, E. H., Fahlbusch, V. & Mein, P. (eds.): *European Neogene Mammal Chronology*. NATO ASI Series, (A) 180, 237 – 252. New York (Plenum Press).
- THENIUS, E., 1952: Die Säugetierfauna aus dem Torton von Neudorf an der March (ČSR). *Neu. Jb. Geol. Paläont., Abh.; Mh.*, 96, 1, 27 – 136.
- TOBIEN, H., 1962: Über Carpus und Tarsus von *Deinotherium giganteum* KAUP (Mammalia, Proboscidea). *Paläontologische Zeitschrift*, 231 – 238.
- TOBIEN, H., 1980: A Note on the Mastodont taxa (proboscidea, Mammalia) of the “Dinotheriensande” (Upper Miocene, Rheinhausen, Federal Republic of Germany). *Mainzer geowiss. Mitt.*, 9, 187 – 201.
- TODD, N. E., 2006: Trends in Proboscidean Diversity in the African Cenozoic. *J. Mammalian Evolution*, 13, 1, 1 – 10.
- TÓTH, Cs., 2006a: Osteologická morfometria, paleogeografia a paleoekológia terciérnych a kvartérnych chobotnatcov (Proboscidea, Mammalia) Slovenska. Písomná časť skúšky postgraduálneho štúdia. *Manuskript. Bratislava, archív Katedry geológie a paleontológie Príf UK*, 100 s.
- TÓTH, Cs., 2006b: Paleoekológia a stratigrafické rozšírenie chobotnatcov (Proboscidea, Mammalia) vrchného terciéru a kvartéru Slovenska. Ekosystémy vrchného miocénu, pliocénu a kvartéru – indikátor veku a klimatických zmien. *Manuskript. Bratislava, Vedecko-technický projekt Ministerstva školstva Slovenskej republiky*, 27 s.
- TÓTH, Cs., 2006c: Nálezy chobotnatcov (Proboscidea, Mammalia) z lokalít Strekov a Nová Vieska (Hronská pahorkatina, Slovensko). In: Ábelová, M. & Ivanov, M. (eds.): *Kvartér 2006*. Brno, *Sborník abstraktov*, 28 – 29.
- TÓTH, Cs., 2006d: Deinotheres (Proboscidea, Mammalia) of Slovakia, an overview. *Miner. Slov., Geovestník (Bratislava)*, 38, 4, 13.
- TÓTH, Cs., 2007: Nálezy primitívnych elefantidov z lokality Nová Vieska (Hronská pahorkatina). Študentská vedecká konferencia, 18. apríl 2007, Bratislava. In: *Zbor. príspevkov*. 2. Zv., 178 – 180.
- TÓTH, Cs. & KREMPÁSKÁ, Z., 2008: Pliocene Proboscidea remains from travertine Drevenik site (near Spišské Podhradie, Slovakia). In: *Krempáská, Z. (ed.): 6th Meeting*

- of the European Association of Vertebrate Palaeontologists. Volume of Abstracts, Spišská Nová Ves, 116 p.
- VAN DER MADE, J. & MAZO, A., 2003: Proboscidean dispersals from Africa towards Western Europe. In: Reumer, J. W. F., De Vos, J. & Mol, D. (eds.): *Advances in Mammoth Research*. Deinsea, 9, 437 – 452.
- VASS, D., 2002: Litostratigrafia Západných Karpát: neogén a budínsky paleogén. Bratislava, ŠGÚDŠ, 202 s.
- ZAPFE, H., 1954: Die Fauna der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf a. d. March (ČSR) Proboscidea. Sitz.-Ber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl. 1, 163, 71 – 87.

Rukopis doručený 2. 2. 2010
Revidovaná verzia doručená 18. 10. 2010
Rukopis akceptovaný red. radou 8. 12. 2010

Paleoecology and diversity of Neogene proboscideans (Proboscidea, Mammalia) from the Slovak part of the Western Carpathians area depending on climatic changes and biotic interactions

Proboscideans represent the important elements of the Neogene large mammal community in Slovak territory of the Western Carpathians. Paleobiogeographical configurations, climatic fluctuations and orogen building radically influenced the taxonomic composition and the ecomorphological diversity of these mammals. Present study analyses the fossil material found at 31 localities in Slovakia, biostratigraphically dated from Ottnangian (MN 4) up to Late Pliocene (MN 17).

The first occurrence of deinotheres (*Prodeinotherium cuvieri*) in Slovakia from the Lower Miocene strata is a key paleobiogeographical and biostratigraphical marker (Tassy, 1990). However, due to the lack of more numerous finds, we have only fragmentary data concerning proboscideans diversity from Early Miocene. From the time between Middle Miocene to Late Pliocene the findings are more frequent, and four distinct periods of proboscidean diversity have been recognized. The boundary between them marked both the considerable environmental and the faunal turnovers linked with quantitative and qualitative changes of proboscidean taxa (Figs. 1 and 2).

1. Badenian/Sarmatian (MN 6–MN 7/8) association of proboscidean taxa belongs to two ecomorphological groups – browsers (deinotheres–*Prodeinotherium bavaricum* and *Deinotherium giganteum*) and non-specialized browsers/grazers (trilophodont bunodont species *Gomphotherium angustidens* and mammutid – *Zygolophodon turicensis*). Relatively high diversity of taxa indicates variable ecological adaptation to the different niches in subtropical, regionally heterogeneous environment.

2. In Early Pannonian (MN 9) the considerable paleogeographic changes took place. They controlled the diversity of proboscideans by both the numeric reduction and the quantitative change of taxa. Both Middle Miocene “mastodonts” disappeared and were replaced by immigrant species of typical “hipparion fauna” – *Tetralophodon longirostris*, which was ecologically better adapted to open

grassy areas with the sparse forests. Beside *T. longirostris*, a deinotheres (*D. giganteum*) is known from this period. Representation of both previous ecomorphological groups are continually presented, but no remains of mammutid taxa are known from the entire period of Vallesian in Slovakia. All Vallesian finds of proboscideans are restricted to biozone MN 9 only, which corresponds with the scarcity of localities.

3. In the Late Pannonian-Pontian (MN 12–MN 13?), a maximal diversity of taxa has been documented. Some of them probably represent an upper stratigraphical occurrence of taxa (“*Mammut*” aff. *borsoni* and *Deinotherium proavum*) which were present in Europe at the boundary of Vallesian and Turolian (Markov, 2008b). On the other hand new progressive immigrant taxa of genus *Anancus* (A. sp., slightly later *A. arvernensis* and probably *A. aff. arvernensis*) firstly appeared in the area of Slovakia. Co-existence of an assemblage of browser/grazer species indicates their ecological differentiation in feeding habits. However, competition between *Tetralophodon* sp. and immigrant taxa of genus *Anancus*, which could cause the final disappearance of the first mentioned one, can not be excluded. Also in this period, the last occurrence of probably strictly browser *Deinotherium proavum* is documented, which extincts in the consequence of the gradual humidity decrease and the disappearance of its particular niche of forested habitats.

4. “*Mammut*” aff. *borsoni* was still present in Pontian–Early Dacian (MN 13–MN 14), “typical” “*Mammut*” *borsoni* is documented from MN 15. *A. arvernensis* and “*M. borsoni*” co-occurred more or less continually up to the Late Romanian (MN 17). Their different molar morphology permits partitioning of the mosaic woodland niches. Also in the Late Romanian (MN 17), the first occurrence of elephantid – *Mammuthus* cf. *meridionalis* (member of the third ecomorphological group – strictly grazer) is documented, which indicates the gradual spreading and

enlargement of open woody steppe biotopes with lowered humidity to the territory of Central Europe. Climatic and drastic environmental changes together with the possible biotic competition of this immigrant progressive taxon

could lead to the definitive extinction of "*M.* *borsoni*" and *A. arvernensis*. For the whole period of Pleistocene, solely highly specialized taxa of two genera of the Elephantidae are present in the fossil record Slovakia.