

SLOVENSKÝ KRAS (ACTA CARSOLOGICA SLOVACA)	XLV	185 – 198	LIPTOVSKÝ MIKULÁŠ 2007
--	-----	-----------	------------------------

MORFODYNAMICKÁ ANALÝZA ČRENOVÝCH ZUBOV MEDVEĎOV JASKYNNÝCH Z JASKYNE TMAVÁ SKALA (MALÉ KARPATY, SLOVENSKO)

MARTIN SABOL, KATARÍNA ŠÁNDOROVÁ

ÚVOD

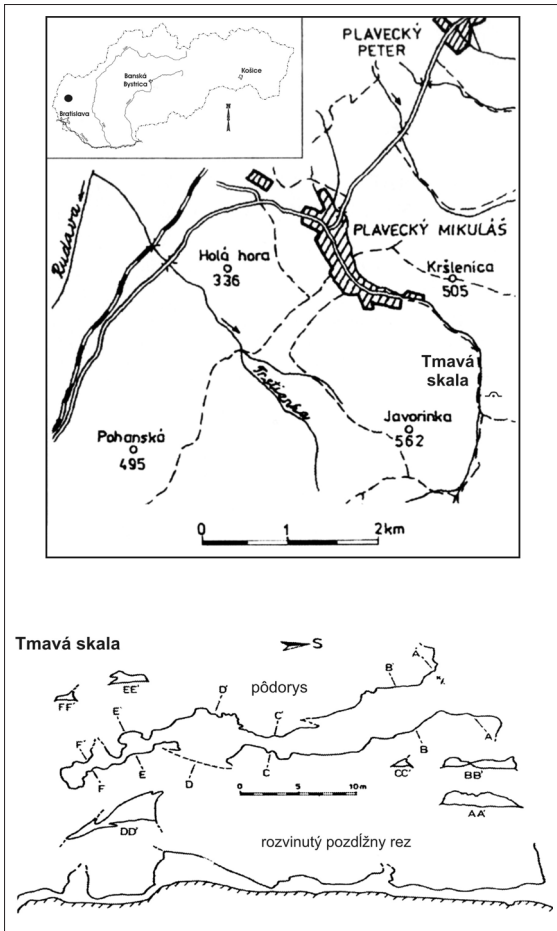
Medvede jaskynné zo skupiny „*spelaeus*“ žili v Európe pred 270 000 až 10 000 rokmi. Vyvinuli sa niekedy na rozhraní interglaciálu holstein a glaciálu sál (Musil, 1981) z niektorej lokálnej populácie strednopleistocénnych medveďov zo skupiny „*deningeri*“. Vyhyli na konci poslednej doby ľadovej pred 15 000 až 10 000 rokmi, hoci v izolovaných oblastiach (napr. na Kaukaze) mohli prežiť až do začiatku holocénu (Musil, 1981). Boli to najväčší predstavitelia radu mäsožravcov (Carnivora) počas pleistocénu. Ich hmotnosť sa pohybovala od 300 do 1000 kg. Ako samotárske zvieratá obývali prevažne ihličnaté a zmiešané lesy mierneho pásma s prítomnosťou vhodných jaskynných priestorov, ktoré využívali počas zimných mesiacov na hibernáciu a rodenie mláďat. Boli to eurytermné živočíchy so širokou ekologickou valenciou a s extrémne veľkou geografickou a individuálnou variabilitou (Musil, 1981). Podľa najnovších poznatkov (Weinstock, 2000) to boli pravdepodobne všežravce, v strave ktorých mierne dominovala rastlinná zložka.

Na základe morfológickej analýzy a analýzy fosilnej DNK medveďov jaskynných z vysokohorských lokalít v alpskej oblasti stanovil Rabeder a kol. (2004) tri nové taxóny, reprezentujúce samostatné vývojové, reprodukčne oddelené línie v rámci skupiny „*spelaeus*“ – *Ursus ingressus*, *U. spelaeus ladanicus* a *U. spelaeus eremus*. Typové nálezy druhu *U. spelaeus* Rosenmüller 1794 patria v ponímaní týchto autorov typovému poddruhu *Ursus spelaeus spelaeus*, rozšírenému na západ od Álp. V karpatskej oblasti sa pravdepodobne vyskytoval len *U. ingressus*, ktorý sem migroval z Álp (Rabeder, ústna informácia).

Nálezy medveďov jaskynných (pre nedostatok podrobných analýz predbežne determinované len ako *Ursus „spelaeus“*) sú pomerne časté aj na území Slovenska. Ich fosilné zvyšky sú dosiaľ známe z viac ako 60 slovenských jaskýň (Sabol, 2001). Jedným z najbohatších nálezísk skamenelín medveďov jaskynných na území západného Slovenska bola jaskyňa Tmavá skala, ktorej pôvodná sedimentárna výplň s fosilným záznamom je dnes už nenávratne zničená neodbornou činnosťou amatérskych zberateľov fosílií.

LOKALITA

Jaskyňa Tmavá skala (obr. 1) sa nachádza juhovýchodne od Plaveckého Mikuláša na území Plaveckého krasu pod vrchom Polámané v pravom svahu Mokrej doliny v nadmorskej výške 500 m (Bella a Holúbek, 1999). Otvor do jaskyne leží asi 40 m nad potokom pretekajúcim dolinou oproti jaskyni Dzeravá skala v 3 až 10 m vysokej skalnej stene, ktorú tvoria nadložné anické annaberské vápence a podložné verfenské kremité pieskovce (Liška, 1976). Jaskyňu tvorí 45 m dlhá chodba severojužného smeru, v ktorej sú hlavné priestory široké maximálne 8,5 m a vysoké 1,5 až 4 m (Šmída, 1996). Lokalita reprezentuje typickú



Obr. 1. Lokalizácia jaskyne Tmavá skala s pôdorysom a rozvinutým pozdĺžnym rezom lokality (Bárta, 1980; Šmída, 1996; upravené)

Fig. 1. Location of the Tmavá skala Cave with its ground plan and the unfurled longitudinal cross-section of the site (Bárta, 1980; Šmída, 1996; modified)

medvediu jaskyňu, ktorú pre jej pomerne stálu teplotu a rozmernejšie subhorizontálne priestory s dostatočným množstvom vody v minulosti využívali desiatky až stovky jedincov medveďov jaskynných na hibernáciu a rodenie mláďat počas pomerne dlhého časového obdobia vrchného pleistocénu (Holec, et al., 1998).

Hoci jaskyňu navštevovali ľudia už v stredoveku kvôli netopieriemu guánu (Bárta, 1980), prvé archeologické výkopy sa na lokalite uskutočnili až koncom 19. storočia. V roku 1923 viedol v Tmavej skale výskum F. Horálek, ktorý odtiaľto opísal nálezy zubov a kostí medveďa jaskynného so stopami po ľudskej činnosti (Skutil, 1938). Prvú stratigrafiu jaskynných sedimentov však vypracoval až J. Pelíšek v rokoch 1950 – 1951, keď bol v jaskyni realizovaný overovací sondážny výskum. Na jeho základe bola mocnosť sedimentárnej výplne lokality odhadnutá na 4 až 5 m a jej vek bol stanovený na ém až holocén, s možnosťou výskytu sedimentov už z predposledného zafadnenia (Pelíšek, 1951). Genézou jaskyne sa v druhej polovici minulého storočia zaoberal J. Dosedla, ktorý zároveň kládol vznik štrkovej akumulácie (obsahujúcej fosílie stavovcov) v rámci sedimentárnej výplne lokality na koniec pleistocénu

a vysvetľoval ho prudkým a náhlym privalom vôd (Liška, 1976). Jaskyňa pravdepodobne predstavuje starú vyvieracku (Liška, 1976), ktorej činnosť súvisela s kolísaním hladiny podzemných vôd viazaným na klimatické výkyvy počas vrchného pleistocénu. V období émskeho interglaciálu a interštádiálov vislanu sa fluvialnou činnosťou podzemného toku hromadili humózne hliny s valúnmi a osteologickým materiálom, pričom transport prebiehal z JJV na SSZ. V obdobiach chladných výkyvov počas poslednej doby ľadovej hladina podzemných vôd poklesla a na tvorbe jaskynných sedimentov sa zúčastňovala hlavne eolická činnosť, ktorou vznikli sprašové série. V závere vislanu prestala občasná vyvieracka fungovať v dôsledku poklesnutia hladiny podzemných vôd a v holocéne nastúpila sedimentácia humóznej hliny s ostrohrannými úlomkami opadanými zo stropu jaskyne (Holec, et al., 1998). Posledný sondážny výskum v jaskyni uskutočnil P. Holec s kolektívom v roku 1983. Sondy však boli pravdepodobne kopané už v sekundárne redeponovanom sedimente, takže podrobnejšia

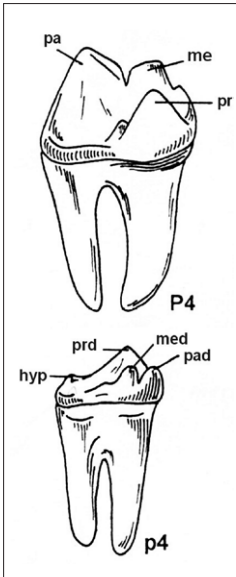
stratigrafia ich jednotlivých vrstiev nebola možná. Vek nájdeného fosilného spoločenstva bol odhadnutý len na obdobie posledného zaľadnenia až začiatok holocénu (Holec, et al., 1998), čo bolo v zhode so zistením Sabola (1998), ktorý z dôvodu nejistej stratigrafickej pozície datoval nálezy medveďov jaskynných z lokality len do obdobia vrchného pleistocénu, pravdepodobne posledného zaľadnenia. Keďže sa na lokalite dosiaľ neuskutočnilo datovanie fosilných nálezov pomocou rádiouhlíkovej metódy (C^{14}), bola za účelom stanovenia presnejšieho veku skamenelín medveďov jaskynných použitá nová metóda morfolodynamickej analýzy, pomocou ktorej je možné určiť vývojovú úroveň skúmanej paleopopulácie na základe morfológického štúdia vrchných a spodných štvrtých črenových zubov (P4, p4) a v porovnaní s ostatnými lokalitami aj jej približný vek.

METODIKA

Pomocou morfolodynamickej analýzy (ďalej len MDA) je možné vyjadriť vývojové procesy, ktoré spôsobujú zmeny v morfológii hlavných znakov na molarizovaných korunkách štvrtých premolárov medveďov jaskynných počas geologického času, čím je možné nepriamo stanoviť aj približný vek skúmaných nálezov, často podporený rádiometrickým datovaním. Autorom tejto metódy je G. Rabeder (1983, 1999). Metóda pozostáva z nasledujúcich krokov: 1. stanovenie jednotlivých morfotypov v skúmanej vzorke na základe morfológie korúnek premolárov; 2. určenie hodnotových faktorov (w) pre jednotlivé zistené morfotypy pomocou morfolodynamickej schémy, vypracovanej na základe morfológických znakov študovaných zubov, odzrkadľujúcich množstvo vývojových krokov, ktoré vedú k danému morfotypu; 3. stanovenie percentuálnej frekvencie (f), s ktorou sa jednotlivé morfotypy vyskytujú v skúmanej vzorke; 4. výpočet morfolodynamickeho indexu/-ov pomocou celkovej percentuálnej frekvencie jednotlivých morfotypov ($f_i = f_1 + f_2 + \dots + f_n = 100\%$) a celkového produktu hodnotových faktorov ($w_i = [w_1 \times p_1] + [w_2 \times p_2] + \dots + [w_n \times p_n]$): $i = (f_i \times w_i) / p_i$, kde p_{1-n} je počet jednotlivých zistených morfotypov a p_i je celkový počet zistených morfotypov; 5. štandardizovanie vypočítaného indexu/-ov a ich následná korelácia z dôvodu porovnania rýchlostí zmien rôznych znakových komplexov (ako štandard slúži fosilný materiál z rakúskej jaskyne Gamssulzen (štandardný index = 100), na základe štúdia ktorého bola vypracovaná MDA); a 6. grafické znázornenie časovej závislosti zmien jednotlivých znakov a metrických posunov vo forme jednoduchých diagramov. Chronologická výpoveď vypočítaných morfolodynamických indexov závisí od počtu zachovaných, resp. morfológicky určených morfotypov študovaných črenových zubov. Z porovnania radiometrického datovania jednotlivých skúmaných faun vyplýva, že viac ako 20 zubov udáva pomerne presnú chronologickú výpoveď (Rabeder, 1999).

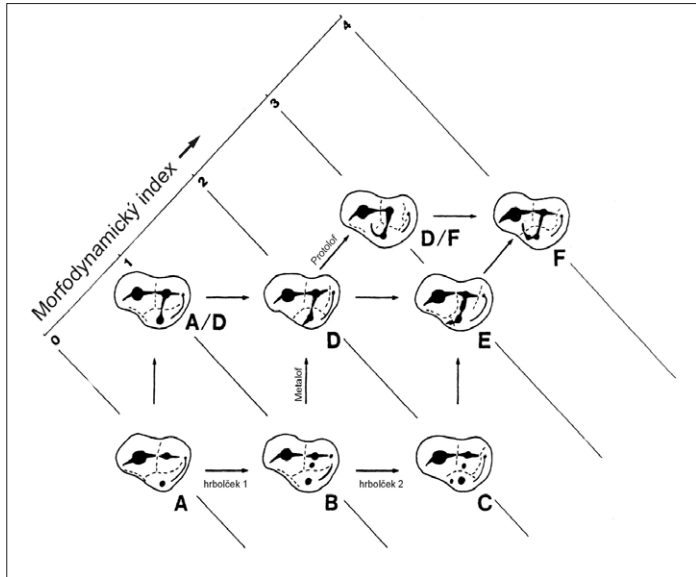
Okrem dostatočného počtu skúmaných premolárov medveďov jaskynných je dôležitým aspektom pre úspešnosť analýzy aj ich dobrý stav zachovania tak, aby bolo možné rozlíšiť na korunkách zubov jednotlivé morfológické znaky. Na korunkách P4 rozlišujeme 3 hlavné hrbolčeky (parakon, metakon a protokon; obr. 2), zatiaľ čo korunky p4 pozostávajú len z 1 hlavného hrbolčeka (protokonid) a niekoľkých vedľajších v závislosti na stupni morfológického vývoja (parakonid, metakonid, hypokonid, entokonid; obr. 2), ktorý je odrazom procesu molarizácie týchto črenových zubov, súvisiaceho s potravnými nárokmi medveďov jaskynných. Takto okrem hlavných hrbolčiekov môžu byť na korunkách vyvinuté ešte ďalšie sekundárne hrbolčeky a hrebene s väčším alebo s menším významom. Na základe tohto rozlišujeme pri P4 nasledovné základné morfotypy (Rabeder, 1992; obr. 3):

Morfotyp A – vyvinuté sú tri hlavné hrbolčeky (parakon, metakon, protokon), sekundárne hrbolčeky alebo hrebene medzi hlavnými hrbolčkami nie sú prítomné, distálne sa nachádza bazálne cingulum, vyvinuté v priestore medzi sekundárnym hrbolčekom za metakonom (metastyl) a protokonom;



Obr. 2. Základná morfológia korúnok vrchných a spodných štvrtých premolárov medveďov jaskynných. hyd – hypokonid, me – metakon, med – metakonid, pa – parakon, pad – parakonid, pr – protokon, prd – protoconid

Fig. 2. Basic crown morphology of cave bear P4 and p4. hyd – hypocone, me – metacone, med – metaconid, pa – paracone, pad – paraconid, pr – protocone, prd – protoconid



Obr. 3. Morfo-dynamická schéma pre vrchné štvrté premoláre medveďov jaskynných (Rabeder a Tsoukala, 1990; upravené). A, B, C, ... – morfotypy
Fig. 3. Morphodynamic scheme for P4-surface of cave bears (Rabeder & Tsoukala, 1990; modified). A, B, C, ... – morphotypes

Morfotyp A/B – ako morfotyp A, ale medzi protokonom a metakonom sa nachádza len náznak malého sekundárneho hrbolčeka bez funkčného významu;

Morfotyp B – ako morfotyp A, ale s výrazným metakonulusom (sekundárny hrbolček na vnútornej strane metakonu);

Morfotyp C – ako morfotyp B, ale so sekundárnym hrbolčekom na mezo-lingválnej strane protokonu, metalof (hrebeňovitá hrana na vnútornej strane metakonu, spájajúca ho s protokonom) nie je vyvinutý;

Morfotyp A/D – ako morfotyp A, ale so slabo vyvinutou hrebeňovitou hranou medzi protokonom a metakonom, bez metakonulusu;

Morfotyp D – ako morfotyp A/D, ale s výrazným hrebeňom medzi protokonom a metakonom (metalof) alebo ako morfotyp B, ale s metakonulusom včleneným do metalofu;

Morfotyp E – ako morfotyp C, ale všetky distálne hrbolčeky (protokon, metakon, metakonulus a sekundárny hrbolček pri protokone) sú spojené metalofom;

Morfotyp D/F – ako morfotyp D, ale s dodatočným hrebeňom medzi protokonom a bázou parakonu (protolof). Tento hrebeň je prepojený cez malý sekundárny hrbolček, ktorý sa môže

nachádzať aj pri pôvodných morfotypoch (napr. A a B) po oboch stranách ryhy, ktorá oddeľuje protokon od parakonu; **Morfotyp F** – ako morfotyp E, ale s parafom (hrebeňovitá hrana na distálno-lingválnej strane parakonu), vyvinutým ako hrebeň alebo ako rad sekundárnych hrbolčekov.

Spodné štvrté črenové zuby vykazujú väčšiu variabilitu, ktorá sa prejavuje v rozlišovaní jednotlivých podtypov nasledovných základných morfotypov (Rabeder, 1992; obr. 4):

Morfotyp A – jednohrbolčekové štádium len s protokonidom;

Morfotyp B – ako morfotyp A, ale už s vyvinutým parakonidom, no ešte bez metakonidu (v rámci morfotypu rozlišujeme ešte podtypy B1 s parakonidom, B2 s parakonidom a hypokonidom a B3 s parakonidom, hypokonidom a aj entokonidom);

Morfotyp B/C – na mieste metakonidu sú vyvinuté jeden alebo viac malých hrbolčekov;

Morfotyp C – ako morfotyp A, ale už s vyvinutým parakonidom aj metakonidom (podobne ako pri morfotype B, aj pri tomto základnom morfotype rozlišujeme ešte podtypy C1 až C3);

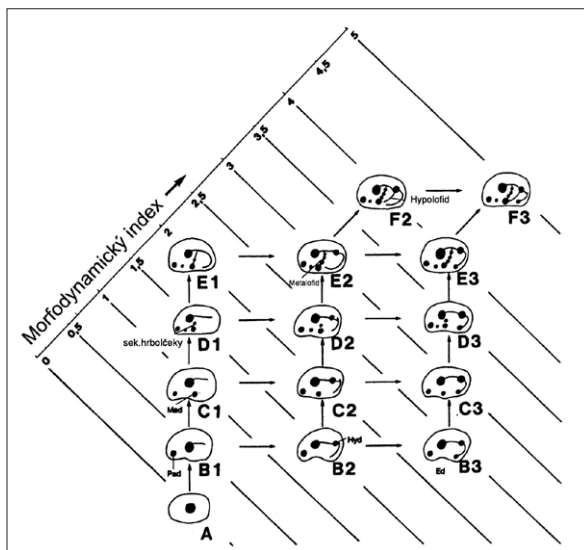
Morfotyp D – so sekundárnym hrbolčekom na trigonide, situovaným buďálne od metakonidu; začiatok tvorby metalofidu (v závislosti od stupňa molarizácie rozlišujeme ešte podtypy D1 až D3);

Morfotyp D/E – metalofid (hrebeňovitá hrana na vnútornej strane metakonidu) nie je ešte kompletne vyvinutý;

Morfotyp E – metakonid je spojený s radom hrbolčekov v rámci metalofidu s hlavným hrebeňom, vedúcim od protokonidu k hypokonidu (v závislosti od stupňa molarizácie rozlišujeme ešte podtypy E1 až E3);

Morfotyp F – medzi distálnou časťou metakonidu a hypokonidu sa nachádza druhý priečny hrebeň – hypolofid (v rámci morfotypu rozlišujeme ešte podtypy F2 bez entokonidu a F3 s entokonidom).

Na území Slovenska bola MDA použitá doposiaľ len pri nálezoch medveďov jaskynných z lokality Trojuholník v Borinskom kráse (Sabol, 2005), kde však z dôvodu štatisticky nepreukázateľnej vzorky (nízky počet študovaných premolárov) sú zistené výsledky otáznе.



Obr. 4. Morfodynamická schéma pre spodné štvrté premoláre medveďov jaskynných (Rabeder a Tsoukala, 1990; upravené). A, B1, C1, ... – morfotypy; Ed – entokonid, Hyd – hypokonid, Med – metakonid, Pad – parakonid

Fig. 4. Morphodynamic scheme for p4-surface of cave bears (Rabeder & Tsoukala, 1990; modified). A, B1, C1, ... – morphotypes; Ed – entoconid, Hyd – hypoconid, Med – metaconid, Pad – paraconid

VÝSLEDKY

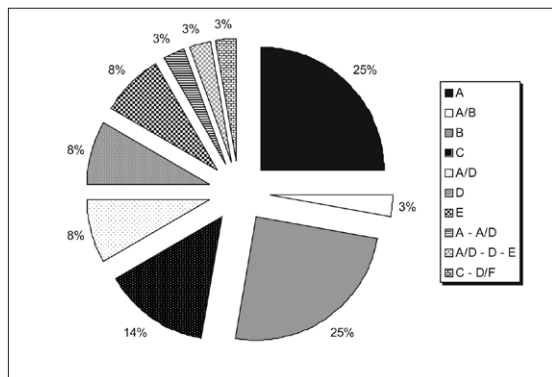
Celkovo bolo z jaskyne Tmavá skala preskúmaných 124 štvrtých črenových zubov medveďov jaskynných – 50 kusov bolo determinovaných ako vrchné premoláre, zatiaľ čo spodných premolárov bolo 74. Z dôvodu nejasných nálezových okolností, vyplývajúcich

z neistej stratigrafickej pozície fosiliférnych sedimentov, boli vzorky skúmané ako celok. Skúmané premoláre sa vo väčšine prípadoch zachovali v pomerne dobrom stave, čo umožnilo ich podrobnú analýzu. Každý zub bol podrobne študovaný z morfológického hľadiska, na základe ktorého bol následne zaradený do konkrétneho morfotypu. Zároveň boli jednotlivé nálezy zmerané (tabuľka 1) a pri každom z nich sa stanovil aj stupeň abrázie zubnej korunky, pomocou ktorého sa zisťoval ontogenetický vek jedincov ako aj vekové zloženie skúmanej populácie medveďov jaskynných.

Tabuľka 1. Rozmery P4 a p4 medveďov jaskynných z jaskyne Tmavá skala
Table 1. Measurements of cave bear P4s and p4s from the Tmavá skala Cave

	počet	dĺžka			šírka		
		min.	max.	priemer	min.	max.	priemer
P4	43	17,85	22,60	20,15	10,50	19,80	14,13
p4	73	11,70	19,10	16,35	8,30	12,80	10,38

Pri vrchných premolároch prevládajú morfotypy A a B (tabuľka 2) s rovnakým počtom (9), zatiaľ čo k najmenej sa vyskytujúcim morfotypom patria A-B, A-A/D, A/D-D-E, C-D/F (obr. 5). Premoláre morfotypu A sa vyznačujú primitívnou stavbou a pozostávajú len z 3 hlavných hrbolčekov (parakon, metakon, protokon). Premoláre morfotypu B sú podobné morfotypu A, ale už s vyvinutým výrazným metakonulusom. Obidva morfotypy vyjadrujú pomerne nízku evolučnú úroveň a odrzkrdávajú pleziomorfny stav vývoja (zdedený po evolučných predkoch).



Obr. 5. Grafické znázornenie frekvencie výskytu morfotypov P4 v skúmanej vzorke premolárov medveďov jaskynných z jaskyne Tmavá skala (pozri tabuľku 2)

Fig. 5. Graphic representation of the frequency occurrence of P4 morphotypes within the study sample of cave bear premolars from the Tmavá skala Cave (see also Table 2)

Pri spodných premolároch domiňuje morfotyp C3 s počtom 15 kusov a morfotyp C1 s počtom 13 zubov (tabuľka 3). Stavba týchto morfotypov je viacmenej ešte primitívna. Premoláre morfotypu C1 majú okrem hlavného hrbolčeka (protokoid) vyvinutý ešte parakoid a metakoid, pričom stavba premolárov morfotypu C3 je len o niečo zložitejšia, keď už je vyvinutý aj hypokoid spolu s entokoidom. Vo vzorke sú najmenej zastúpené morfotypy E1, C1-C3 a C1-E1 (obr. 6). Podobne ako pri vrchných premolároch, aj spodné takto vyjadrujú ešte pomerne primitívny stav evolučnej úrovne, sú však už na pokročilejšom stupni morfológického vývoja a vyjadrujú väčší rozsah procesu molarizácie.

Vynesením vypočítaných morfodynamických indexov a štandardov do korelačných diagramov (obr. 7 a 8), v ktorých sú vyjadrené indexové hodnoty rôznych európskych lokalít spolu s vekom nálezov, sa stanovil vek skúmanej vzorky premolárov medveďov z lokality Tmavá skala, ako aj ich vývojová úroveň. Z tohto grafického znázornenia vyplynulo, že predpokladaný vek študovaných fosílií a tým aj celej medvedej populácie z jaskyne Tmavá skala je viac ako 25 000 – 30 000 rokov BP. Z hľadiska kvartérnej stratigrafie (Lowe a Walker, 1997) poukazuje zistený časový údaj na obdobie interštádiálu denekamp (32 000 – 28 000

Tabuľka 2. Vyhodnotenie morfodynamických indexov štvrtých vrchných premolárov (základné a prechodné morfortypy) z jaskyne Tmavá skala (P4 index (i) = Produkt (w_i) x Frekvencia (100 %) / Počet (p_i))
 Table 2. Evaluation of P4 morphodynamic indices from the Tmavá skala Cave (P4 index (i) = Product (w_i) x Frequency (100 %) / Amount (p_i))

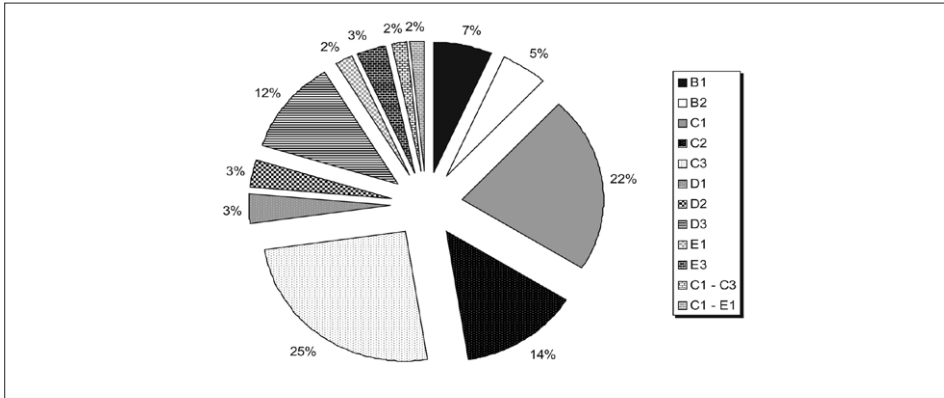
Morfotyp	Počet	Faktor	Produkt	Frekvencia %	P4-index	P4-štandard
A	9	0	0	25		
A/B	1	0,5	0,5	2,78		
B	9	1	9	25		
C	5	2	10	13,89		
A/D	3	1	3	8,33		
D	3	2	6	8,33		
E	3	3	9	8,33		
A - A/D	1	0,5	0,5	2,78		
A/D - D - E	1	2	2	2,78		
C - D/F	1	2,5	2,5	2,78		
	36		42,5	100	118,06	46,17

Tabuľka 3. Vyhodnotenie morfodynamických indexov štvrtých spodných premolárov (základné a prechodné morfortypy) z jaskyne Tmavá skala (P4 index (i) = Produkt (w_i) x Frekvencia (100 %) / Počet (p_i))
 Table 3. Evaluation of p4 morphodynamic indices from the Tmavá skala Cave (P4 index (i) = Product (w_i) x Frequency (100 %) / Amount (p_i))

Morfotyp	Počet	Faktor	Produkt	Frekvencia %	P4-index	P4-štandard
B1	4	0,5	2	6,78		
B2	3	1,5	4,5	5,08		
C1	13	1	13	22,03		
C2	8	2	16	13,56		
C3	15	3	45	25,42		
D1	2	1,5	3	3,39		
D2	2	2,5	5	3,39		
D3	7	3,5	24,5	11,86		
E1	1	2	2	1,69		
E3	2	4	8	3,39		
C1 - C3	1	2	2	1,69		
C1 - E1	1	1,5	1,5	1,69		
	59		126,5	99,97	214,41	108,18

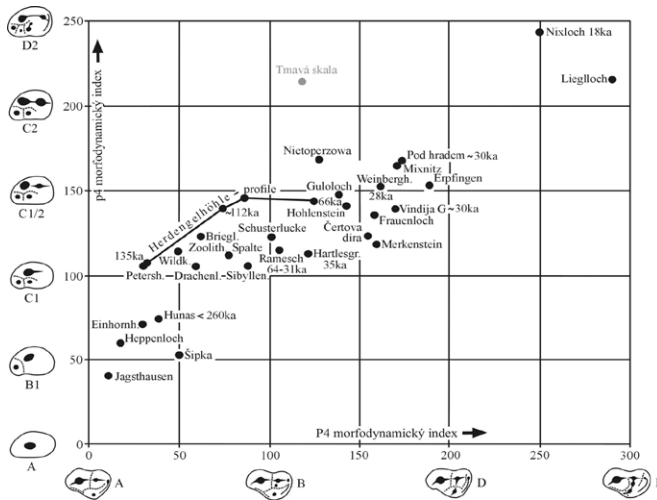
BP), resp. na obdobie pred týmto vislanským interštádiom, čo z hľadiska stratigrafie morských sedimentov zodpovedá štádiu OIS 3 (Oxygen Isotope Stage 3; 58 000 – 23 000 BP). Určený vek nálezov súhlasí zároveň so zistenou morfológickou úrovňou pri prevládajúcich morfortypoch, čím sa nepriamo potvrdzuje aj predpoklad Rabedera o prítomnosti druhu *Ursus ingressus* v karpatskej oblasti, reprezentujúcej najstaršiu a najprimitívnejšiu vývojovú líniu medvedov zo skupiny *spelaeus*.

Z ontogenetického hľadiska (obr. 9) boli v študovanej vzorke premolárov zastúpené všetky vekové štádiá (juvenilné, dospelé a senilné štádium), pričom analýza abrázie korúnok vrchných čenových zubov preukázala dominanciu mladých dospelých až senilných jedincov (abrázne štádium IV až VIII), zatiaľ čo väčšina spodných čenových zubov patrila juvenilným jedincom až subadultným jedincom (abrázne štádium I až IV).



Obr. 6. Grafické znázornenie frekvencie výskytu morfotypov p4 v skúmanej vzorke premolárov medveďov jaskynných z jaskyne Tmavá skala (pozri tabuľku 3)

Fig. 6. Graphic representation of the frequency occurrence of p4 morphotypes within the study sample of cave bear premolars from the Tmavá skala Cave (see also Table 3)



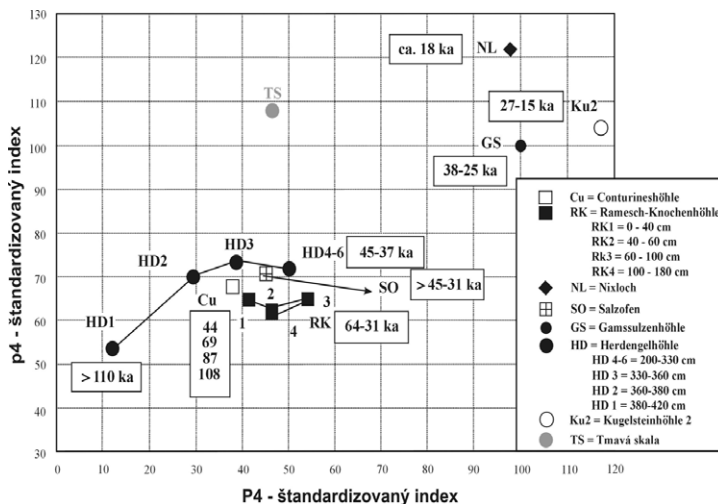
Obr. 7. Grafické vyhodnotenie morfodynamických indexov štvrtých vrchných a spodných premolárov z jaskyne Tmavá skala (Rabeder, 1992; upravené)

Fig. 7. Diagram of the morphodynamic indices of P4 and p4 from the Tmavá skala Cave (Rabeder, 1992; modified)

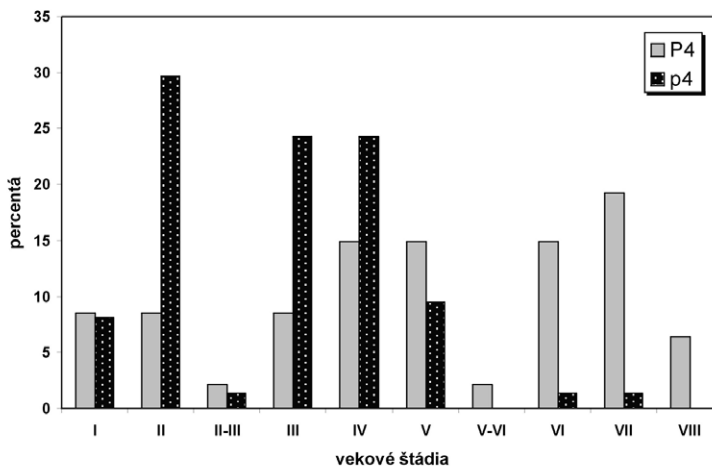
DISKUSIA

Hodnotové indexy, definujúce evolučnú úroveň vrchných a spodných premolárov, spolu úzko súvisia a sú dobrým ukazovateľom pri porovnaní nálezov medveďov jaskynných z rôznych pleistocénnych nálezísk. Pre porovnanie skúmaného materiálu z lokality Tmavá skala s inými obdobnými nálezmi sa použili získané poznatky z už preskúmaných lokalít Gamssulzenhöhle (Rabeder, 1995), Nixloch (Rabeder, 1992), Petralona (Rabeder a Tsoukala, 1990) a Trojuholník (Sabol, 2005) (tabuľka 4 a 5).

Lokalita Trojuholník sa nachádza na našom území v Borinskom kráse pri Bratislave. Na tejto lokalite sa našlo len veľmi malé množstvo premolárov, čo ovplyvnilo aj grafické

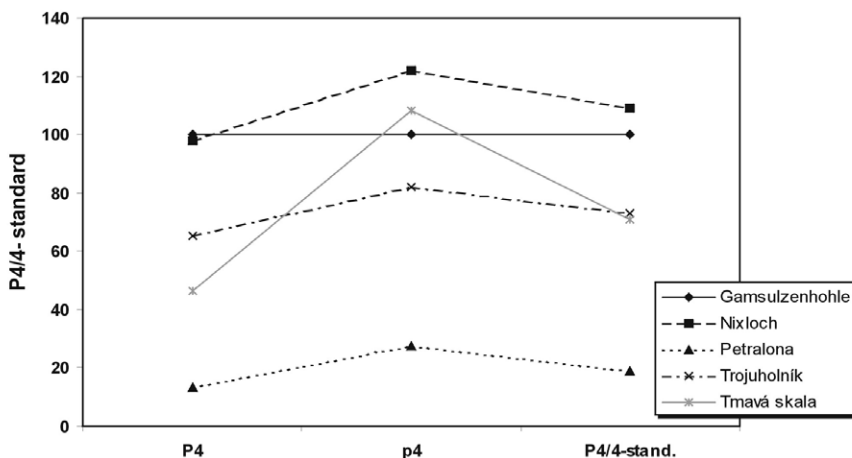


Obr. 8. Grafické vyhodnotenie štandardizovaných morfodynamických indexov štvrtých vrchných a spodných premolárov z jaskyne Tmavá skala voči štandardu z jaskyne Gamssulzenhöhle (Rabeder, 1995; upravené)
 Fig. 8. Diagram of the standardized morphodynamic indices of P4 and p4 from the Tmavá skala Cave towards the standard from the Gamssulzen Cave (Rabeder 1995; modified)



Obr. 9. Histogram pre vekové zloženie medvedej populácie z jaskyne Tmavá skala, založený na abrázných štádiách trvalých vrchných a spodných črenových zubov (podľa Stinerovej 1998)
 Fig. 9. Histogram of age stages of the cave bear population from the Tmavá skala Cave, based on the worn stages of permanent premolars (according to Stiner, 1998)

stanovenie presnosti veku. Všeobecne platí, že čím je počet zubov v skúmanej vzorke menší, tým sú získané výsledky menej preukázateľné. Vrchné premoláre s celkovým počtom 3 boli zaradené do morfotypov B, A/D, E a pri spodných premolároch s počtom 4 sa vyskytli morfotypy C1, C3 a D1, z ktorých prevládala morfotyp C1. Vek skamenelín a vývojová úroveň premolárov medveďov bola odhadnutá na približne 30 000 BP (Sabol, 2005).



Obr. 10. Grafické vyjadrenie vzťahu medzi standardizovanými hodnotami indexov P4 a p4 z porovnaných lokalít voči štandardu (jaskyňa Gamssulzenhöhle) (pozri tabuľku 6)

Fig. 10. Graphic representation of the relation among standardized values of P4/p4 indices of correlated sites towards the standard (Gamsulzen Cave) (see also Table 6)

Tabuľka 4. Porovnanie počtu zistených morfortypov štvrtých vrchných premolárov skúmanej lokality (Tmavá skala) s inými európskymi lokalitami (podľa Rabedera a Tsoukali, 1990; Rabedera, 1992, 1995 a Sabola, 2005). Medzinárodná skratka „ka“ znamená tisíc rokov

Table 4. Comparison of the amount of found morphotypes of P4s from studied site (Tmavá skala) with other European localities (according to Rabeder & Tsoukala, 1990; Rabeder, 1992, 1995, and Sabol, 2005). ka = thousand years

Morfotypy	Petralona	Gamsulzenhöhle	Trojuholník	Nixloch	Tmavá skala
A	8				9
B	1	4	1		9
C					5
D		46			3
A/B	1	1			1
A/C	3				
A/D		4	1		3
B/D		4			
E		9	1		3
D/E		2			
F		10			
D/F		34			
C-D/F					1
G		1			
F/G		1			
E/F		7			
A-A/B	1				
A-A/D					1
A/D-D-E					1
Počet P4	14	123	3	28	36
Vek (ka)	110	35-28	~ 30	18	~ 30-25

Tabuľka 5. Porovnanie počtu zistených morfotypov štvrtých spodných premolárov skúmanej lokality (Tmavá skala) s inými európskymi lokalitami (podľa Rabedera a Tsoukali, 1990; Rabedera, 1992, 1995 a Sabola, 2005). Medzinárodná skratka „ka“ znamená tisíc rokov

Table 5. Comparison of the amount of found morphotypes of p4s from studied site (Tmavá skala) with other European localities (according to Rabeder & Tsoukala, 1990; Rabeder, 1992, 1995, and Sabol, 2005). ka = thousand years

Morfotypy	Petralona	Gamsulzehöhle	Trojuholník	Nixloch	Tmavá skala
A	2				
B1	8	1			4
B2	3				3
B1/B2		2			
C1		12	2		13
C2		14			8
C1/C2		17			
C3		2	1		15
D1		5	1		2
D2		9			2
D1/D2		7			
D3		5			7
E1		10			1
E2		4			
E1/E2		1			
E3		1			2
F3		1			
A/B1	1				
A/C1	2				
B/C1		2			
B1/C1	2				
B1/C2		1			
E/F2		2			
E/F3		1			
C1-E1					1
C1-C3					1
Počet P4	18	97	4	34	59
Vek (ka)	110	35-28	~ 30	18	~ 30-25

Lokalita Nixloch leží na území Rakúska. Na tejto lokalite sa terénnym výskumom získalo 28 vrchných premolárov a 34 spodných premolárov, ktoré sa vyznačujú pomerne vysokou vývojovou úrovňou. Pri vrchných črenových zuboch prevládajú morfotypy D, E, F a pri spodných premolároch dominoval morfotyp C1. Vek skúmaného materiálu bol stanovený na 18 000 BP (Rabeder, 1992).

Lokalitu Petralona môžeme nájsť v severnom Grécku. Z tejto lokality sa analyzovalo 14 štvrtých vrchných črenových zubov, pri ktorých sa najčastejšie vyskytoval morfotyp A s celkovým počtom 8. Spodných premolárov bolo 18 a prevládajúcim morfotypom pri nich bol B1, taktiež s počtom 8. Stanovený vek premolárov (ako aj celého fosílného záznamu) je približne 110 000 BP, čo sa odzrkadľuje aj na nízkej vývojovej úrovni premolárov tejto populácie medved'ov jaskynných (Rabeder a Tsoukala, 1990).

Premoláre z rakúskej jaskyne Gamsulzen, získané v hojnom počte, sa vyznačujú rozmanitou morfológiou. Vrchných črenových zubov s prevládajúcimi morfotypmi D a D/F bolo celkovo analyzovaných 123. Počet získaných spodných premolárov bol 97 a dominovali

Tabuľka 6. Štandardizované hodnoty P4- a p4-indexov voči štandardu (jaskyňa Gamssulzen). Hodnota P4/4-štandard reprezentuje geometrický priemer štandardizovaných indexov (podľa Rabedera, 1999 a Sabola, 2005)

Table 6. Standardized values of the P4- and p4-indices towards the standard (Gamssulzen Cave). The value P4/4-standard represents the geometric mean of standardized indices (according to Rabeder, 1999 and Sabol, 2005).

Lokalita	P4-štandard	p4-štandard	P4/4-štandard
Gamsulzehöhle	100	100	100
Nixloch	97,77	122,05	109,24
Petralona	13,26	27,35	19,04
Trojuholník	65,18	81,99	73,1
Tmavá skala	46,17	108,18	70,67

pri nich morfotypy C1/C2 a C2. Vek fosílií medveďov jaskynných z predmetnej lokality bol stanovený radiouhlíkovou metódou v rozmedzí 35 000 – 28 000 BP, čomu odpovedá aj vývojová úroveň skúmaných premolárov. Takto sa populácia medveďov jaskynných z jaskyne Gamssulzen podobá na populáciu z lokality Nixloch (Rabeder, 1995).

Pre vysoký počet získaných fosílií črenových zubov medveďov jaskynných z lokality Gamssulzenhöhle sú ich vypočítané morfodynamické indexy používané ako štandard pri výskume nových lokalít.

Na základe porovnania študovanej vzorky štvrtých vrchných a spodných črenových zubov (obr. 7 a 8, tabuľka 4 až 6) sa zistilo, že premoláre z lokality Tmavá skala stoja z hľadiska morfodynamickej analýzy najbližšie k premolárom z lokality Trojuholník a Gamssulzenhöhle. Tomu odpovedá aj veková príbuznosť porovnávaných lokalít, pričom z morfológického hľadiska sa premoláre medveďov jaskynných z lokality Tmavá skala nachádzajú medzi vývojovou úrovňou premolárov medveďov z jaskyne Trojuholník a Gamssulzen (obr. 10).

ZÁVER

Morfodynamická analýza predstavuje pomocnú metódu na stanovenie evolučnej úrovne morfológie premolárov (ale aj stoličiek) medveďov jaskynných a tým zároveň pomáha upresňovať vek nálezov v nadväznosti na radiouhlíkové datovanie. Jej uplatnenie spočíva predovšetkým pri skúmaní vzoriek z lokalít, kde nebol stanovený rádiometrický vek fosílnych nálezov. Jednou z takýchto lokalít je aj jaskyňa Tmavá skala, kde na základe morfodynamickej analýzy v sprievode s ďalšími metódami výskumu (morfometrická analýza, ontogenetická analýza) sa zistili nasledovné údaje: 1. Celkový počet analyzovaných premolárov v skúmanej vzorke (124, z toho 50 vrchných a 74 spodných premolárov) poskytol štatisticky preukázateľnú vzorku; 2. Pri štvrtých vrchných premolároch sa zistili morfotypy A, B, C, D, A/D, E, A-B, A-A/D, A/D-D-E a C-D/F, z ktorých prevládali morfotypy A a B; 3. Pri štvrtých spodných premolároch sa vyskytovali morfotypy B1, B2, C1, C2, C3, D1, D2, D3, E1, E3, C1-C3 a C1-E1, pričom prevládajúcimi morfotypmi sú C1 a C3; 4. Vypočítané morfodynamické indexy P4 a p4 sa štandardizovali pomocou štandardov z lokality Gamssulzenhöhle. Vynesením zistených hodnôt do grafov vyšiel predpokladaný vek nálezov z jaskyne Tmavá skala na viac ako 25 000 – 30 000 rokov BP; 5. Zistený časový údaj umožňuje datovať medvediu populáciu zo skúmanej lokality do obdobia interštádiálu denekamp (32 000 – 28 000 BP), resp. do obdobia pred týmto vislanským interštádiálom, a stratigraficky ju korelovať so štádiom OIS 3 (58 000 – 23 000 BP); 6. Porovnaním študovanej vzorky medvedích premolárov s nálezmi z ďalších štyroch európskych lokalít sa zistilo, že črenové zuby medveďov jaskynných z lokality Tmavá skala stoja z morfodynamického hľadiska najbližšie

k medvedím premolárom z lokality Trojuholník a Gamssulzenhöhle, čomu odpovedá aj veková príbuznosť porovnávaných lokalít; 7. Z hľadiska vekového zloženia medvedej populácie sú na skúmanej lokalite zastúpené všetky vekové štádia, pričom dominantnou časťou boli predovšetkým mladé jedince; 8. Zistené údaje nepriamo potvrdzujú predpoklad Rabedera o prítomnosti druhu *Ursus ingressus* v karpatskej oblasti, ktorý podľa najnovších poznatkov reprezentuje najstaršiu a najprimitívnejšiu vývojovú líniu medveďov zo skupiny *spelaeus*, prežívajúcu až do obdobia vrchného pleistocénu.

PodĎakovanie: Autori touto cestou ďakujú Grantovej agentúre Ministerstva školstva Slovenskej republiky (projekt VEGA 1/3053/06: Biodiverzita na území Západných Karpát v období vrchného pleistocénu a začiatku holocénu ako odraz klimatických zmien) za finančnú podporu.

LITERATÚRA

- BÁRTA, J., 1980. Významné paleolitické lokality na strednom a západnom Slovensku. Archeologický ústav SAV, Nitra, 60.
- BELLA, P., HOLÚBEK, P., 1999. Zoznam jaskýň na Slovensku. Ministerstvo životného prostredia SR, Bratislava, 268.
- HOLEC, P., SABOL, M., KERNÁTSOVÁ, J., KOVÁČOVÁ-SLAMKOVÁ, M., 1998. Jaskyňa Tmavá skala. *Slovenský kras*, XXXVI, Liptovský Mikuláš, 141-158.
- LIŠKA, M., 1976. Geomorfologické pomery Plaveckého krasu. *Slovenský kras*, XIV, Martin, 31-59.
- LOWE, J. J., WALKER, M. C. J., 1997. Reconstructing Quaternary Environments. Prentice Hall, London, 450.
- MUSIL, R., 1981. *Ursus spelaeus* – der Höhlenbär, III. Weimarer Monographien zur Ur- und Frühgeschichte, Weimar, 112.
- PELÍŠEK, J., 1951. Geologicko-stratigrafické pomery kvartéru v jeskynných Malých Karpát. *Československý kras*, 4, Brno, 261-271.
- RABEDER, G., 1983. Neues von Höhlenbären: Zur Morphogenetik der Backenzähne. *Die Höhle*, 2, Wien, 67-85.
- RABEDER, G., 1992. Das Evolutionsniveau des Nixloch bei Losenstein-Ternberg (O.Ö.). *Mitteilungen der Kommission für Quartärforschung der Österreichischen Akademie der Wissenschaften*, 8, Wien, 133-141.
- RABEDER, G., 1995. Evolutionsniveau und Chronologie der Höhlenbären aus der Gamssulzen-Höhle im Toten Gebirge (Oberösterreich). *Mitteilungen der Kommission für Quartärforschung der Österreichischen Akademie der Wissenschaften*, 9, Wien, 69-81.
- RABEDER, G., 1999. Die Evolution des Höhlenbärengebisses. *Mitteilungen der Kommission für Quartärforschung der Österreichischen Akademie der Wissenschaften*, 11, Wien, 102.
- RABEDER, G., HOFREITER, M., NAGEL, D., WITHALM, G., 2004. New taxa of alpine cave bears (Ursidae, Carnivora). *Cahiers scientifiques*, Rhône, 49-67.
- RABEDER, G., TSOUKALA, E., 1990. Morfodynamická analýza niektorých zubov medvedí z Petralona jaskyne (Chalkidiki, North-Greece). *Beiträge zur Paläontologie von Österreich*, 16, Wien, 103-109.
- SABOL, M., 1998. Jaskynný medveď (*Ursus spelaeus* Rosenmüller et Heinroth) z jaskyne Tmavá skala. *Mineralia Slovaca*, 30, 4, Bratislava, 285-308.
- SABOL, M., 2001. Geographical distribution of Cave Bears (*Ursus spelaeus* Rosenmüller et Heinroth, 1794) in the territory of Slovakia. *Beiträge zur Paläontologie*, 26, Wien, 133-137.
- SABOL, M., 2005. Cave Bears (Ursidae, Mammalia) from the Trojuholník Cave (Slovakia). *Mitteilungen der Kommission für Quartärforschung der Österreichischen Akademie der Wissenschaften*, Band 14, Wien, 161-176.
- SKUTIL, J., 1938. Paleolitikum Slovenska a Podkarpatskej Rusi. *Spisy Historického odboru Matice Slovenskej*, zv. 4, Martin, 160.
- STINER, M., 1998. Mortality analysis of Pleistocene bears and its paleoanthropological relevance. *Journal of Human Evolution*, 34: 303-326.
- ŠMÍDA, B., 1996. Jaskynný georeliéf Plaveckého krasu (Malé Karpaty). Diplomová práca, Bratislava, 108.
- WEINSTOCK, J., 2000. Cave Bears from Southern Germany: Sex Ratios and Age Structure. A Contribution Towards a Better Understanding of the Palaeobiology of *Ursus spelaeus*. *Archaeofauna*, 9, 165-182.

Adresa autorov:

Mgr. Martin Sabol, PhD; Mgr. Katarína Šándorová, Katedra geológie a paleontológie, Prírodovedecká fakulta Univerzity Komenského v Bratislave, Mlynská dolina, SK – 842 15 Bratislava, Slovenská republika, sabol@fns.uniba.sk

MORPHODYNAMICAL ANALYSE OF CAVE BEAR'S MOLARS FROM TMAVÁ SKALA CAVE
(THE LESSER CARPATHIANS, SLOVAKIA)

S u m m a r y

The fossils of cave bears belong to the most found ones in the area of Slovakia. The Tmavá skala Cave is one of a few locations where a higher number of cave bear fossils can be found. It is situated in the area of Plavecký Karst in the Malé Karpaty Mts. and it belongs among the typical bear caves. Within the scope of the research, 124 teeth have been analysed (50 P4s and 74 p4s). The found morphotypes of P4s are as follows: A, B, C, D, A/D, E, A-B, A-A/D, A/D-D-E, and C-D/F. From the viewpoint of number of determined morphotypes, the morphotypes A and B predominated in the sample. For lower premolars, the following morphotypes have been found: B1, B2, C1, C2, C3, D1, D2, D3, E1, E3, C1-C3, and C1-E1. The prevailing morphotypes are C1 and C3. Based on the morphodynamic analysis, morphodynamic indexes P4 and p4 have been calculated and subsequently these were standardised with regard to the standards from the Gamssulzen Cave. Thus, the age of the findings from the Tmavá skala Cave was specified to the period older than 25 000 – 30 000 years BP. This data enables to date a bear population from the studied site to the period of interstadial Denekamp (32 000 – 28 000 BP), or to the period before this Vistulian (Weichselian) interstadial respectively. It also enables to correlate it stratigraphically with OIS 3 stage (58 000 – 23 000 BP). Based on the comparison of studied bear teeth with the findings from other four European sites, it can be concluded that premolars from the Tmavá skala Cave are from the morphological point of view more close relative to the cave bear teeth from both the Trojuholník and Gamssulzen Caves than to the teeth from the Nixloch or Petralona sites. It corresponds also to the age similarity of former localities. Although all ontogenetical ages of the bear population are present at the studied site, the predominated part consists mainly of young animals. The found data indirectly confirm the estimation of Rabeder on the presence of *Ursus ingressus* in the area of the Carpathinas Mts. Based on the latest knowledge, the species represents the oldest and the most primitive evolution line within the bears from the spelaeus-group.